

# Evolución y persistencia de la reproducción sexual: nuevos acercamientos a una vieja pregunta

Claudia Carrillo\*

Mathematical Sciences

Oxford Brookes University

Wheatley OX33 1HX

United Kingdom

ccarrillo-medrano@brookes.ac.uk

Nicholas F. Britton y Michael Mogie

Centre for Mathematical Biology

University of Bath

United Kingdom

## Resumen

Este trabajo es una introducción al tema de la evolución y persistencia de la reproducción sexual, una de las más interesantes preguntas que jamás se haya planteado la biología evolutiva, a la vez que una reseña de los esfuerzos hechos para darle respuesta. El artículo comienza por introducir la terminología básica del tema, continúa con una reseña histórica de los tratamientos dados a las preguntas biológicas que éste ha propiciado, y termina por presentar las líneas de investigación más recientes que se siguen al respecto. También se incluyen ejemplos y discusiones de modelos matemáticos desarrollados con el propósito de investigar este problema. Los términos que aparecen en *negritas cursivas* son explicados en el glosario.

---

\*Agradece el patrocinio de CONACyT (México).

## 1. La evolución y permanencia de la reproducción sexual: una vieja pregunta

Parece razonable pensar que el primer modo de reproducción debe haber sido asexual, surgiendo luego la reproducción sexual, entre tres mil y mil millones de años atrás<sup>1</sup>. El sentido común nos dice que el propósito de la reproducción sexual es la producción de descendencia. Esta función obvia de la reproducción sexual no fue cuestionada hasta que Charles Darwin (1862) escribiera:

“No tenemos la menor idea de las causas últimas de la sexualidad; por qué nuevos seres deben ser producidos por la unión de dos elementos sexuales, en lugar de un proceso *partenogenético*... El tema completo está sumido en la oscuridad.”<sup>2</sup>

Esto fue reiterado tres décadas más tarde por Weissman (1891):

“Pero si la anfimixis [reproducción sexual] no es absolutamente necesaria, la rareza de la reproducción puramente partenogenética demuestra que [la reproducción sexual] debe ser amplia y profundamente importante. Sus beneficios no deben ser buscados al nivel del individuo; ya que los organismos pueden generarse por métodos [asexuales] agámicos... debemos preguntarnos, *cómo pudo la naturaleza dar a la anfimixis la presencia más amplia posible en el mundo orgánico*.”<sup>3</sup>

Así pues, la reproducción sexual no parece más un modo de reproducción obvio, funcional o siquiera sensato. En primer lugar, consume mucha energía pues involucra los procesos de *meiosis*, *recombinación* y fusión de material genético. Además, tiene costos fisiológicos ya que requiere la producción de células reproductivas especializadas, *gametos*, e incluso diversos tipos de éstos o sus portadores (*isogamia vs. anisogamia*, *dioecia vs. hermafroditismo*). En algunas especies,

<sup>1</sup>Greenwood, P.J. y Adams, J. 1987. *The Ecology of Sex*. London: Edward Arnold.

<sup>2</sup>Barrett, P.H. 1977. *The Collected Papers of Charles Darwin*, p.61. El documento original: Darwin, C.R. 1862. On the two forms, or dimorphic condition, in the species of *Primula*, and on their remarkable sexual relations. *Journal of Proceedings of the Linnean Society (Botany)* 6: 77-96.

<sup>3</sup>Weissman, A. 1892. *Essays upon Heredity and Kindred Biological Problems*, v. II, p. 199; énfasis del autor.

la reproducción sexual está asociada a costos *etológicos* adicionales que surgen de la parafernalia, rituales y competencia necesarios para aparearse<sup>4</sup>. Comparado con ciertos tipos de reproducción asexual tales como la *fisión binaria* o la partenogénesis, la reproducción sexual no resulta eficiente. Durante la década de los setentas (s. XX), dos biólogos evolutivos ahora totalmente asociados al estudio de la evolución del sexo, J. Maynard Smith y G.C. Williams, cuantificaron esta observación: si una hembra renunciase a la reproducción sexual y desarrollara de huevos no fertilizados sólo hembras, duplicaría su representación genética en la siguiente generación. La reproducción sexual tiene una desventaja de dos a uno frente a lo que se conoce como el costo de los machos<sup>5</sup> o el costo de la meiosis<sup>6,7</sup>. Desde entonces, un asunto que se había considerado resuelto se convirtió en el centro de un debate que sigue vivo en el siglo XXI. El porqué de la reproducción sexual ha sido llamada la reina de las preguntas en biología evolutiva<sup>8</sup>.

## 2. Un lenguaje común

Discutir el problema que acaba de plantearse llevará a la frecuente mención de términos tales como reproducción (sexual o asexual) e individuo(s) (sexual(es) o asexual(es)). Los biólogos han sostenido profundos debates sobre la definición de conceptos fundamentales tales como individuo, población, reproducción y crecimiento. Aún no existe un consenso. Aunque no es el propósito de este artículo incursionar en filosofía de la ciencia, es importante ponerse de acuerdo desde un principio sobre lo que se entenderá en este texto por individuo, población, reproducción y, lo más importante, reproducción sexual y asexual.

Una función básica de todo ser vivo es pasar sus genes a la siguiente generación, ya sea reproduciéndose, o por *selección* por parentesco<sup>9</sup>.

---

<sup>4</sup>Greenwood, P.J. y Adams, *op. cit.*

<sup>5</sup>Maynard Smith, J. 1971. What Use Is Sex? *Journal of Theoretical Biology* **30**: 319-335.

<sup>6</sup>Williams, G. C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.

<sup>7</sup>Casi un siglo antes (1885), Weissman había señalado el doble costo de la reproducción sexual al escribir: “Esa aumentada fertilidad bien puede ser producida sólo por partenogénesis..., mediante la cual el número de individuos que producían huevos en todas las generaciones sexuales anteriores se vería duplicado”, pero no desarrolló esta observación. Weissman, A. 1889. *op. cit.*, v. I, p.290.

<sup>8</sup>Bell, G. 1982. *The Masterpiece of Nature*. Berkeley: University of California Press.

<sup>9</sup>Mecanismo evolutivo que selecciona patrones de comportamiento que aunque pudieran poner en peligro al individuo que realiza la acción, benefician a individuos

Según Mogie:

“Reproducción es el proceso que inicia una recapitulación de la *ontogenia*. Esto es, la reproducción reinicia la ontogenia. El crecimiento es la parte del proceso que hace que la ontogenia progrese de sus etapas tempranas a las tardías. El individuo es la unidad asociada con una sola progresión ontogenética.”<sup>10</sup>

Esta es la definición que el autor propone después de una revisión de los términos reproducción, crecimiento e individuo, y que adoptará este trabajo. Esto significa que se entiende por reproducción el evento que produce un nuevo individuo a partir de una nueva célula que, a través de un proceso llamado crecimiento, da inicio a un linaje de células que se multiplican, diferencian y desarrollan para formar un nuevo organismo. Como consecuencia del crecimiento, este nuevo individuo puede quedar separado en módulos (crecimiento *clonal*) más que ser una unidad indivisible, pero no se producen cambios fundamentales en la identidad de la estructura que fue iniciada en la reproducción. Una entidad así formada es lo que entenderemos por individuo.

Dado que la reproducción juega un papel central en la vida de un organismo — algunos autores afirman que es el único propósito de la vida y que los individuos son vehículos que los genes utilizan para perpetuarse<sup>11</sup> — no es de sorprender que muchas estrategias reproductivas hayan surgido evolutivamente. Entre todas ellas, es necesario hacer una clara distinción entre reproducción sexual y asexual. Citando de nuevo a Mogie:

“. . . la reproducción sexual implica el inicio de un individuo a partir de una sola célula, que debe ser un *cigoto* o un equivalente, cuyo núcleo ha sido formado por *singamia*. . . la reproducción asexual [implica] el inicio de un individuo a partir de una sola célula, que debe ser un equivalente de cigoto, cuyo núcleo no ha sido formado por *singamia*.”<sup>12</sup>

Mogie utiliza esta definición para aquellos organismos que producen un embrión al reproducirse. En este caso, la definición refleja perfectamente el reto que representa para la reproducción sexual la formación de

---

genéticamente emparentados.

<sup>10</sup>Mogie, M. 1992. *The Evolution of Asexual Reproduction in Plants*, p.10.

<sup>11</sup>Dawkins, R. 1976. *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.

<sup>12</sup>Mogie, M. *op. cit.*, p. 15.

un embrión por medios no sexuales. Contrastes más fuertes entre estas estrategias reproductivas se observan cuando se considera un ejemplo muy conocido de reproducción asexual: la producción de dos individuos unicelulares idénticos después de la *mitosis* de una sola célula, donde cada célula hija hereda, salvo *mutaciones*, el juego completo de cromosomas de la célula madre, y la reproducción sexual en *eucariontes*, por otra parte, que conlleva recombinación genética durante la meiosis y la fusión de pares de gametos para formar la célula hija. Aunque no es siempre cierto que la reproducción asexual lleva a una replica fiel del genoma materno <sup>13</sup>, es claro que la reproducción sexual produce descendencia que es genéticamente diferente de sus progenitores.

Otro concepto biológico utilizado en el texto es el de población. Este se definirá como:

“... un grupo de individuos de una especie<sup>14</sup> en un área.”<sup>15</sup>

La mayoría de los autores parece estar de acuerdo en este término.

### 3. Diferentes tipos de respuestas

Retomando el problema de este texto, no debe concluirse que la discusión de por qué la reproducción sexual permaneció latente desde 1862 hasta los años setenta del siglo XX. En 1885 el mismo Weissman ofrecía la primera explicación:

“No sé qué significado pueda atribuírsele a la reproducción sexual que no sea la creación de caracteres hereditarios individuales que formen el material de trabajo de la selección natural.”<sup>16</sup>

Según Weissman, la evolución era un proceso inevitable en la vida y la reproducción sexual proveía a los distintos linajes de la capacidad de adaptarse y cambiar tan rápido como fuera necesario para obedecer el mandato evolutivo. Pero la selección puede retrasar o impedir el cambio evolutivo. Hay ejemplos de especies que casi no han cambiado en

---

<sup>13</sup>E.g. en los insectos sociales *haplo-diploides* los machos son fruto del desarrollo asexual de un huevo meióticamente reducido, que por lo tanto contiene sólo la mitad de los genes maternos.

<sup>14</sup>El concepto mismo de especie es objeto de debate entre los biólogos, al que no se entrará en este artículo.

<sup>15</sup>Begon *et al.* 1996. *Ecology*, p.569.

<sup>16</sup>Weismann, A. 1889. *op. cit.*, v. I, p. 281.

millones de años (e.g. *Latimeria chalumnae*, el coelacanto, es muy similar a sus ancestros de hace más de 360 millones de años), así como los hay de otras cuya evolución ha sido acelerada por el hombre, por ejemplo en respuesta a cambios ambientales (e.g. algunas formas melánicas de la palomilla *Biston betularia* a causa del aumento de la contaminación industrial) o selección artificial (e.g. razas de perros, caballos o manipulación de cosechas). Una vez que se reconoció esto, Fisher (1930)<sup>17</sup> y Müller (1932)<sup>18</sup>, seguidores de Weissman que contribuyeron con los primeros intentos del área genética por explicar las ventajas de la reproducción sexual, plantearon que si bien nuevas combinaciones genéticas son producto de un proceso aleatorio y no teleológico, estas pueden ser compartidas entre individuos sexuales y no entre asexuales. Este argumento se consideró suficiente para considerar el problema de la reproducción sexual resuelto.

Basándose en él, en 1965 Crow y Kimura presentaron un modelo matemático<sup>19</sup> donde consideran una población asexual de  $N$  individuos en la que mutaciones benéficas, que confieren una ventaja selectiva  $s$  al portador, ocurren a una tasa  $U$  por individuo por generación. En promedio  $g$  generaciones transcurren entre la aparición de mutaciones favorables distintas en un individuo y sus descendientes, mientras que en una población sexual, debido a la recombinación genética,  $NUg$  mutantes se incorporan cada  $g$  generaciones. Por lo tanto, la razón de mutaciones incorporadas en una población sexual con respecto a una asexual es de  $NUg : 1$ . Para esta razón ellos obtuvieron la expresión

$$\frac{NU}{s} \ln[N(e^{\frac{s}{UN}} - 1) + 1],$$

y mostraron numéricamente que las ventajas de la recombinación genética pueden ser despreciables para poblaciones pequeñas, pero no así para poblaciones más grandes. Por ejemplo, usando  $s = 10^{-2}$ ,  $U = 10^{-8}$  y  $N = 10^3$ , esta razón es 1.007, pero en una población con  $10^6$  individuos es de 2.38, lo que sobrepasa ya el doble costo del sexo. Lo mismo ocurre para tasas mutacionales  $U$  más altas o ventajas selectivas  $s$  menores. Es decir, que las combinaciones genéticas favorables en poblaciones asexuales les confieren ventajas inmediatamente,

---

<sup>17</sup>Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.

<sup>18</sup>Müller, H.J. 1932. Some genetic aspects of sex. *American Naturalist* **66**: 118-138.

<sup>19</sup>Crow, J.F. y Kimura, M. 1965. Evolution in sexual and asexual populations. *American Naturalist* **99**: 439-450.

pero no a largo plazo, cerrándose así el argumento de Crow y Kimura a favor de la reproducción sexual.

Los años sesenta fueron testigo de otra discusión entre biólogos evolutivos. En el centro de ésta se encontraba la elección entre el individuo o la especie (el grupo) como la unidad de selección. En 1962 Wynne-Edwards publicó en un libro resultados de sus estudios sobre comportamiento animal que lo habían llevado a concluir que en algunas especies ciertas estrategias son evolutivamente seleccionadas por sus beneficios al grupo y no sólo al individuo<sup>20</sup>. Su libro dividió a los biólogos evolutivos entre los “grupistas” e “individualistas”. Esta discusión, aparentemente desligada del tema de este artículo, tuvo importantes consecuencias en su desarrollo, como se verá más adelante. Sus repercusiones llevaron a Maynard Smith y a Williams a puntualizar el costo de la reproducción sexual y continuar el debate. Los últimos treinta años han visto la producción de vasta literatura científica cuyo propósito es explicar la reproducción sexual. Hay acuerdo en que la reproducción sexual debe tener suficientes ventajas evolutivas como para sobrepasar su doble costo y mantenerse como la forma de reproducción más común, pero ninguna de las teorías propuestas ha recibido aprobación unánime. El origen de todas estas teorías puede ser dividido aproximadamente entre la biología molecular, la genética o la ecología<sup>21</sup>.

### 3.1. El enfoque de la biología molecular

La explicación que los biólogos moleculares han dado la reproducción sexual está basada en el hecho de que los mecanismos que utiliza una célula para reparar daños genéticos son los mismos que usa en la recombinación de material genético. El ADN se daña continuamente por la acción de rayos ultravioleta (UV) y elementos químicos. Es entonces reparado por enzimas, que obtienen información sobre la composición original del ADN de la copia que se guarda en su característica estructura molecular de doble hélice. Sin embargo, con frecuencia ambas copias están dañadas y la información para reparaciones sólo puede provenir del mismo gen en otro organismo obtenido a través de la reproducción sexual. La posibilidad de que ambas partes del mismo gen estén dañadas en dos organismos distintos es muy remota. Harris Bernstein es

---

<sup>20</sup>Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. London: Oliver and Boyd.

<sup>21</sup>Kondrashov, A.S. 1993. Classification of hypothesis on the advantages of amphimixis. *Journal of Heredity* **84**: 372-387.

el principal expositor y defensor de esta teoría (1977)<sup>22</sup>. El argumenta que la reproducción sexual existe para reparar genes basándose en experimentos con *E. coli* y *Drosophila*, donde se encontró que individuos mutantes que no pueden reparar sus genes tampoco pueden recombinarlos. Aunque se ha aceptado que la necesidad de reparar daños genéticos pudiera haber dado origen a la reproducción sexual, científicos de otras áreas tales como la genética<sup>23</sup> o la ecología<sup>24</sup> dudan que ésta sea la razón por la cual la reproducción sexual ha permanecido.

### 3.2. El enfoque de la genética

A los genetistas les interesan las mutaciones. Estos frecuentes cambios en la información genética de un organismo no pueden ser corregidos. Algunos de ellos son benéficos y otros dañinos para sus portadores, y al resto se les llama mutaciones “silenciosas” porque cambian el ADN pero no la información resultante.<sup>25</sup> Por muy baja que sea la tasa mutacional, ésta produce una acumulación gradual y constante de cambios genéticos<sup>26</sup>. El campo de la genética ha dado lugar a dos teorías relacionadas con mutaciones benéficas o dañinas (deletéreas) respectivamente.

Los genetistas que se han enfocado en las mutaciones que mejoran el genotipo de los organismos —las mutaciones benéficas— han concluido que la reproducción sexual es la forma en que estos fortuitos inventos genéticos se juntan en un individuo y se esparcen en una población. Es decir, sin la reproducción sexual, cada mutación benéfica quedaría confinada al individuo que la porta o a sus descendientes asexualmente producidos. Más aún, las mutaciones benéficas recesivas, para poder manifestar sus efectos, tendrían que ser “inventadas” en el

<sup>22</sup>Bernstein, H. 1977. Germ line recombination may be primarily a manifestation of DNA repair processes. *Journal of Theoretical Biology* **69**: 371-380.

<sup>23</sup>Rice, W.R. 2002. Experimental tests of the adaptive significance of sexual recombination. *Nature Reviews Genetics* **3**: 241-251.

<sup>24</sup>West, S.A., Lively, C.M. y Read, A.F. 1999. A pluralist approach to sex and recombination. *Journal of Evolutionary Biology* **12**: 1003-1012.

<sup>25</sup>Considérese la siguiente analogía: “jitomate” y “gitomate” son dos posibilidades de escribir la misma palabra. Aunque se ha cambiado una letra, j por g, o viceversa, el concepto descrito no es alterado y todo mundo entiende a qué se hace referencia. Otros cambios de sólo una letra, sin embargo, pueden alterar completamente el significado de lo que se dice. Por ejemplo, si se cambia “s” en la palabra casar por “z”, se obtiene “cazar”. Las mutaciones silenciosas son el equivalente de deletrear una misma palabra de maneras distintas.

<sup>26</sup>Kondrashov, A.S. 1988. Deleterious mutations and the evolution of sexual reproduction. *Nature*: **336**: 435-440.



mismo individuo asexual más de una vez, algo que es difícil que ocurra, mientras que la descendencia de organismos sexuales puede obtener el número necesario de copias del gen recesivo que permita su expresión<sup>27</sup>. Para estos genetistas, otra ventaja de la reproducción sexual es que reduce el desequilibrio de ligamiento. Esto es, genes asociados normalmente pueden separarse durante la recombinación y después cruzarse de tal manera que la progenie resultante ya no presenta las mismas asociaciones genéticas. En cambio, la población adquiere muchas combinaciones nuevas. Pero justo de aquí se ha planteado la objeción más contundente a la teoría de las mutaciones benéficas: la recombinación no necesariamente junta mutaciones favorables. La reproducción sexual crea nuevas combinaciones, entre las cuales se pueden encontrar las consideradas deseables, pero es más probable que la reproducción sexual rompa combinaciones anteriores, sin importar que tan benéficas o dañinas sean. Lo propio de la reproducción sexual es crear descendientes que son diferentes de lo que se tenía antes mediante un proceso aleatorio<sup>28</sup>.

Considérense ahora las mutaciones deletéreas. Müller fue uno de los pioneros de las explicaciones genéticas de la reproducción sexual y en 1964 dio forma completa a una de ellas que ahora lleva por nombre “la matraca de Müller”<sup>29</sup>, que de manera simplificada puede describirse de la siguiente manera:

Considérese un individuo asexual que presenta una mutación dañina (denotada por A) y que produce descendencia genéticamente idéntica a sí mismo. Sin tomar en cuenta otras mutaciones (que se denotarán B, C, D, etcétera), cada uno de sus descendientes hereda la mutación A. Algunos también podrían llevar otras mutaciones (e.g. A y B, o A, B y C). Ya que estas mutaciones son deletéreas, aquellos individuos que tengan menos tendrán mayor probabilidad de sobrevivir y pasar sus genes a las generaciones futuras<sup>30</sup>. Sin embargo, si el número de individuos sanos es muy reducido, pueden desaparecer de la población por azar, de forma que de los individuos que quedan, los más sanos tienen dos y no una mutación (e.g. A y B). Así, la matraca ha girado una

---

<sup>27</sup>Kirkpatrick, M. y Jenkins, C. 1989. Genetic segregation and the maintenance of sexual reproduction. *Nature* **339**: 300-301.

<sup>28</sup>Michod, R.E. y Levin, B.R., eds. 1988. *The Evolution of Sex: An Examination of Current Ideas*. Massachusetts: Sinauer.

<sup>29</sup>Müller, H.J. 1964. The relation of recombination to mutational advance. *Mutation Research* **1**: 2-9.

<sup>30</sup>Concepto que en inglés se llama *fitness* y que aquí se traduce como *eficacia biológica*, de acuerdo con lo propuesto por Soler *et al.*, 2001. Traducción al español de los términos ingleses más conflictivos utilizados en Etología, Ecología y Evolución.

muesca. De forma similar, si los individuos que sólo tienen dos mutaciones desaparecen, la matraca avanza una muesca más y ahora los más sanos cargan tres mutaciones, y así sucesivamente. Es importante notar que la matraca de Müller no funciona si hay recombinación genética de por medio. Considérense los lugares genéticos A y B en dos individuos **diploides**, uno que tiene genotipo Aa/BB, y el otro AA/Bb, donde los alelos A y B son el tipo normal y los alelos a y b son mutaciones dañinas. Uno produce gametos A/B y a/B, el otro A/B y A/b. Su descendencia presentará los genotipos AABB, AaBB, AABb y AaBb. Nótese que los de tipo AABB no cargan ninguna mutación aunque cada progenitor llevaba una. Así es como se mantiene en el tiempo la eficacia biológica de una población sexual, mientras que una población asexual ve deteriorada su composición genética. En consecuencia, las poblaciones sexuales debieran perdurar por mucho más tiempo que las asexuales, resultando esto en la permanencia de la reproducción sexual. Esta explicación tuvo después fuerte apoyo de evidencia circunstancial y experimental<sup>31</sup>.

Alexey Kondrashov, el otro gran exponente y líder de las teorías genéticas, desarrolló la hipótesis mutacional determinista<sup>32</sup>. En ella propone que la reproducción sexual pudiera mantenerse porque es más eficiente que la reproducción asexual a la hora de purgar a una población de mutaciones dañinas. Para entender esta hipótesis, piénsese en selección truncada, que es un tipo de selección en la que individuos con más de un cierto número  $k$  de mutaciones dañinas muere antes de reproducirse, mientras que aquellos con  $k$  o menos mutaciones dañinas pueden llegar a reproducirse. Claramente, el número de mutaciones dañinas en un individuo asexual no excederá por más de uno el umbral  $k$  (de lo contrario moriría al adquirir la mutación número  $k + 1$ ), tampoco será menor que el número de mutaciones presentes en el progenitor con el menor número de mutaciones. Por su parte, como se vio en la matraca de Müller, la reproducción sexual produce algunos individuos con más de  $k + 1$  mutaciones dañinas y algunos que tienen menos mutaciones dañinas que cualquiera de sus progenitores. Los individuos sexuales con más de  $k + 1$  mutaciones dañinas morirán, pero como todos los individuos asexuales que mueren tienen  $k + 1$  mutaciones mientras que muchos de los sexuales que mueren tienen más de  $k + 1$ , se necesitan menos muertes para purgar una población sexual de las que se requieren para purgar a una asexual del mismo número de

---

<sup>31</sup>Bell, G. 1988. *Sex and Death in Protozoa: The History of an Obsession*. Cambridge: Cambridge University Press.

<sup>32</sup>Kondrashov, A.S. 1988. *Op. cit.*

mutaciones. Por lo tanto, el número promedio de mutaciones que causa la muerte de un sexual es mayor que el que causa la de un asexual (aunque el número que se necesita para matar a un sexual y a un asexual es el mismo,  $k + 1$ ). Esto le da a la reproducción sexual beneficios que reducen su costo. Si el beneficio es suficientemente grande (esto es, si la tasa de aparición de mutaciones dañinas es suficientemente alta) rebasará el costo de la reproducción sexual, dando una ventaja general a la reproducción sexual y manteniéndola en la población.

La crítica principal a ambos tipos de explicaciones genéticas es que aún si fuesen válidas, lo cual no es claro en todas las manifestaciones de la reproducción sexual, tomaría mucho tiempo observar los beneficios de la reproducción sexual. Cualquier competidor asexual sobrepasaría en número a su contraparte sexual mucho antes de que la reproducción sexual pudiera jugar su papel purgante.

### 3.3. El enfoque de la ecología

Es razonable afirmar que el debate ecológico sobre la reproducción sexual surgió de la discusión sobre el individuo vs. el grupo como unidad de selección. Aunque Williams<sup>33</sup> había logrado demostrar que beneficios al grupo son el resultado de acciones egoístas promovidas por los intereses del individuo, no podía explicar a la reproducción sexual en el marco de su teoría individualista. Esta aparecía como la probable excepción a su regla, lo que lo llevó a buscar una explicación y producir así un razonamiento, ahora ya rebasado, que se conoce como “los modelos de la lotería”. En ellos se identifica una conexión entre la reproducción sexual y condiciones ambientales inciertas. En su modelo del pulgón y el rotífero, Williams se centra en organismos que se reproducen asexualmente durante varias generaciones pero que recurren a la reproducción sexual en cuanto cambia su medio ambiente. Para los pulgones llega el invierno, para los rotíferos la sequía. En ese momento las hembras mezclan sus genes con los de los machos y se producen así estructuras resistentes que sobreviven hasta que de nuevo se dan condiciones ambientales favorables. En el modelo de las fresas y los corales Williams observó que estos organismos, que normalmente se “reproducen”<sup>34</sup> mediante la extensión de ramas a sus alrededores, re-

---

<sup>33</sup>Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection : A Critique of Some Current Evolutionary Thought*. Princeton: Princeton University Press.

<sup>34</sup>De acuerdo con las definiciones de la sección anterior, esto sería considerado crecimiento y no reproducción, pero no es este el punto de vista en el trabajo de Williams.

curren a la producción sexual de semillas y plánulas, respectivamente, cuando se trata de invadir otros territorios. Estos cigotos se dispersan lejos del área ocupada por sus progenitores, a terrenos donde seguramente encontrarán condiciones ambientales muy diferentes a las de su origen. En un tercer modelo, el del roble y el ostión, se iguala la inestabilidad ambiental a un ambiente saturado por feroces competidores de la misma generación, tal como le sucede a la progenie de los robles y los ostiones. Miles de minúsculos embriones tienen que competir, y probablemente morir, antes de que los sobrevivientes encuentren un hueco donde establecerse y madurar. Todos estos modelos se encuentran en el libro *Sexo y evolución*<sup>35</sup>. Así pues, para Williams, la reproducción sexual sobrepasaba sus costos al producir progenie variada, de la cual algunos serían capaces de adaptarse a cualquier ambiente. La descendencia de organismos asexuales, más uniforme, está en desventaja frente a la heterogeneidad ambiental. La analogía con una lotería o una rifa proviene de que es más probable que la reproducción sexual gane ya que tiene muchos boletos diferentes, mientras que la reproducción asexual tiene muchas copias del mismo número.

Sin embargo, los biólogos no aceptaron completamente los modelos de la lotería. Argumentaron en contra que no todos los organismos sexuales producen descendencia que obligadamente enfrentará condiciones ambientales inciertas. Pero la prueba más dura de estos modelos fue hecha en 1982, cuando G. Bell decidió comparar los modelos con hechos. Según las conclusiones de Williams, la reproducción sexual sería favorecida en medios hostiles, inestables o impredecibles, y entre organismos de corta vida que producen muchos descendientes. Bell observó el fenómeno contrario: las especies asexuales tienden a vivir a latitudes y alturas mayores (climas más extremos, menos oxígeno), en ambientes que son más duros que las áreas centro-tropicales que los sexuales suelen ocupar. Este patrón de distribución geográfica de las formas sexuales y asexuales está bien documentado en poblaciones de plantas fanerógamas tales como el género *Taraxacum*<sup>36</sup> o *Towsendia*<sup>37</sup>, así como en poblaciones animales<sup>38</sup>. De este análisis comparativo, Bell

---

<sup>35</sup>Williams, G. C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.

<sup>36</sup>van Baarlen, P., van Dijk, P., Hoekstra, R.F. y de Jong, J.H. 2000. Meiotic recombination in sexual diploid and apomictic triploid dandelions (*Taraxacum officinale* L.). *Genome* **43**(5): 827-835.

<sup>37</sup>Bierzzychudek, P. 1985. Patterns in plant parthenogenesis. *Experientia* **41**: 1255-1264.

<sup>38</sup>Glesner, R.R. y Tilman, D. 1978. Sexuality and the components of environmental uncertainty: clues from geographical parthenogenesis in terrestrial animals. *American Naturalist* **112**: 659-673.

concluyó que para los organismos sexuales, que viven en ambientes estables, tiene ventajas producir progenie variada que puede adaptarse a diferentes *nichos* de manera que evita la competencia en un habitat saturado, o “manglar”<sup>39</sup>, como llamó a su teoría.

Una vez más es necesario retroceder en el tiempo para examinar otra idea importante en la biología evolutiva. Se trata de La Reina de Corazones, propuesta por primera vez en 1973. El autor de esta “nueva ley evolutiva”<sup>40</sup> es Leigh van Valen, quien nombró así a su teoría basándose en un pasaje de *A través del espejo*, de Lewis Carroll:

“Bueno, en *nuestro* país” dijo Alicia aún jadeando un poco, “normalmente se llegaría a alguna parte — después de correr tan rápido por mucho tiempo como lo hemos estado haciendo.” “Un país un tanto lento”, dijo la Reina [de Corazones]. “*Aquí*, como bien ves, hay que correr tan rápido como *te* sea posible sólo para mantenerte en el mismo lugar. Si quieres llegar a otra parte, entonces debes correr al menos **el doble** de rápido.”<sup>41</sup>

Mientras estudiaba fósiles marinos, van Valen descubrió que las especies se extinguen aleatoriamente, influyendo poco la antigüedad de sus linajes en sus probabilidades de extinción o sobrevivencia. Esto contradecía la forma en que había evolucionado la interpretación de las ideas de Darwin. Se creía entonces que las especies se adaptaban a su medio ambiente conforme éste las selecciona evolutivamente. La idea de van Valen de que las especies nunca dominan o reprueban completamente el juego de la adaptación fue entonces rechazada. Treinta años después, sin embargo, la teoría de la Reina de Corazones es ampliamente aceptada y ha encontrado su nicho entre las explicaciones de la reproducción sexual. De acuerdo con la hipótesis de la Reina de Corazones, es ventajoso diversificarse, pero la principal causa de que la diversificación sea evolutivamente seleccionada no es el medio ambiente abiótico. Más bien es la necesidad de combatir a competidores, depredadores y patógenos, el medio ambiente que está sujeto a las mismas presiones selectivas y que por lo tanto cambia constantemente. La relación huésped-parásito encaja particularmente bien en esta teoría:

<sup>39</sup>En inglés: Tangled Bank Theory.

<sup>40</sup>Su manuscrito de hecho lleva este título: van Valen, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.

<sup>41</sup>En la cita anterior, las itálicas se encuentran en el original de Carroll, mientras que las negritas han sido usadas por los autores de esta reseña para resaltar la conexión de esta historia con el doble costo propio de la reproducción sexual.

los parásitos, que normalmente tienen ciclos de vida cortos, necesitan adaptarse a sus huéspedes. Muchas generaciones del parásito ocurren en una sola del huésped, así que este último está bajo enorme presión para encontrar las defensas adecuadas. Aparentemente, la reproducción sexual produce la variedad suficiente que demanda la relación huésped-parásito.

Hasta cierto punto, los tres tipos de teorías ecológicas parecen explicar la reproducción sexual. En la década de los noventa, los experimentos de Lively y Vrijenhoek con poblaciones de *Poeciliopsis monacha* en México inclinaron la balanza hacia la Reina de Corazones. Las variedades asexuales de estos peces son híbridos triploides cuyas hembras se reproducen asexualmente, aunque requieren de un donador de espermatozoides (una forma de reproducción asexual que se conoce como *pseudogamia*). Diferentes linajes clonales pueden coexistir, así como lo hacen sexuales y asexuales. Estos peces tienen como parásitos a trematodos del género *Uvulifer*, quienes les transmiten una enfermedad que los mancha de negro. Las formas sexuales *P. monacha* son menos susceptibles de ser infectadas que sus contrapartes asexuales *P. 2monachalucida*. En una de las poblaciones observadas, que había recolonizado una poza después de una sequía severa y estaba estrechamente emparentada, los individuos sexuales estaban más parasitados que los linajes clonales. Sin embargo, después de introducir individuos sexuales de otra poza, los sexuales rápidamente se recuperaron y la enfermedad de las manchas negras se volvió más común entre los clones<sup>42</sup>.

#### 4. Un enfoque plural

A pesar de la evidencia en su favor, la Reina de Corazones también ha sido cuestionada. La mayor crítica que se le hace es que requeriría un comportamiento cíclico con sincronización precisa entre el huésped y sus parásitos o que el efecto de los parásitos en la condición del huésped sea muy severo o que impliquen selección truncada ordenada — sólo los huéspedes más sanos pueden reproducirse. Además, si una teoría concuerda con los hechos, ello no quiere decir que lo propuesto por la teoría sea la causa última de lo que se observa. Para finales de los noventa, los científicos no buscaban más la teoría correcta, sino que abogaban por un enfoque “plural”, un punto de vista que Maynard Smith había mantenido desde que abordara la cuestión a principios de los setenta.

---

<sup>42</sup>Lively, C.M., Craddock, C. y Vrijenhoek, R.C. 1990. Red Queen hypothesis supported by parasitism in sexual and clonal fish. *Nature* **344**: 864-866.

En su libro *La evolución del sexo*<sup>43</sup>, dejó ver una actitud abierta al aclarar que creía que las características evolucionan para el beneficio del individuo, pero que en el caso de la reproducción sexual era difícil discernir si el beneficio era para el individuo o el grupo. En sus trabajos posteriores Maynard Smith estudió tanto la influencia de cambios en el medio ambiente como las mutaciones como posibles explicaciones de la reproducción sexual. Haciendo eco de las observaciones de Maynard Smith, un entusiasta declarado de la Reina de Corazones, Curtis Lively, estuvo entre los primeros en hacer notar que otros mecanismos también pueden influir. Estudios como los suyos en peces tenían la desventaja de querer encontrar evidencia a favor o en contra de un factor determinado. Estos estudios eran de inferencia, por lo que se podría ignorar la posibilidad de que una combinación de varios factores fuera la explicación de la reproducción sexual, como por ejemplo la presencia de parásitos actuando junto a la acumulación de mutaciones. Las simulaciones que realizó junto con Howard le mostraban que esto podía estar sucediendo<sup>44</sup>. Pocos meses después su nombre aparecería entre los de autores que abogaban por una actitud abierta y plural al tratar de explicar la reproducción sexual y el proceso de recombinación genética asociado a éste<sup>45</sup>. Los autores de este artículo consideran que el enfoque plural tiene ventajas porque es posible que múltiples factores se conjuguen para dar ventajas a la reproducción sexual que le permitan sobrepasar su doble costo. Y no sólo esto, sino que además de actuar simultáneamente, también lo estén haciendo en *sinergia*. Cualquier otro tipo de enfoque no capturaría este fenómeno, ni podría propiciar experimentos para estimar parámetros más que para desechar o confirmar cierto punto de vista. Los autores explican cómo la Reina de Corazones y las hipótesis mutacionales, la de Müller y la de Kondrashov, se complementan más que contradecirse. Este artículo encabeza el número de noviembre del volumen 12 (1999) de *Journal of Evolutionary Biology*, que está completamente dedicado a la evolución de la reproducción sexual. Y así el debate pasó al siglo XXI. En este contexto pluralista, una escuela de verano para doctorantes y un simposium organizados por Franz Weissing se dedicaron al mismo tema en Groningen, Holanda, en 2000, donde se reunieron adeptos de todas las corrientes que han abordado el problema. Un resumen de los trabajos presentados se puede encontrar en <http://www.bio.vu.nl/nls/newsletters/nls-00-4/node3.html>.

<sup>43</sup>Maynard Smith, J. 1978. *The Evolution of Sex*. Cambridge: Cambridge University Press.

<sup>44</sup>Howard, R.S. y Lively, C.M. 1998. The maintenance of sex by parasitism and mutation accumulation under epistatic fitness functions. *Evolution* **52**: 604-610.

<sup>45</sup>West *et al.*, *op. cit*

## 5. Nuevos enfoques genéticos

Tan sólo en abril de 2002, *Nature*, una de las revistas científicas más importantes, dedicó uno de sus números especiales a la investigación genética sobre la evolución de la reproducción sexual. *Nature Review Genetics* contiene cinco artículos sobre diferentes aspectos de este amplio campo de investigación, tres de los cuales se centran en explicar las ventajas de la recombinación genética. También para los genetistas la ubicuidad de la reproducción sexual es “uno de los enigmas más duraderos de la biología evolutiva”<sup>46</sup>. Su curiosidad es alimentada por avances tecnológicos tales como el uso de mejores marcadores genéticos, que permiten hacer cálculos más precisos de la *carga mutacional*, de la cantidad de *cruzamiento intercromosómico* y de la inserción de mutaciones neutrales. Ahora les es posible entender mejor el papel que juega la recombinación genética en reducir la acumulación de mutaciones deletéreas y así poner las teorías genéticas mutacionales a prueba. También les intriga la permanencia de linajes asexuales muy antiguos, tales como el orden Bdelloidea de los rotíferos, que parecen mostrar signos de evolución a pesar de haber sido asexuales alrededor de 80 millones de años. Maynard Smith llegó a decir que estos organismos constituyen “un escándalo evolutivo”.<sup>47</sup> A esto siguió el descubrimiento de que existe variación genética entre muchos otros organismos asexuales. También en abril de 2002 la Linnean Society organizó un congreso en Londres cuyo tema, *Aspectos ecológicos y evolutivos de la variación genética intraclonal*, fue objeto de dos días de intensas discusiones entre especialistas en el área<sup>48</sup>.

## 6. Nuevos modelos matemáticos

Las secciones anteriores habrán dado una idea al lector de qué problema tan interesante y complejo es la evolución y permanencia de la reproducción sexual, tanto para los biólogos evolutivos, como para los ecólogos y los genetistas. La “reina de los problemas evolutivos” tam-

---

<sup>46</sup>Otto, S.P. y Lenormand, T. 2002. Resolving the paradox of sex and recombination. *Nature Reviews Genetics* **3**: 252-261.

<sup>47</sup>Maynard Smith, J. 1986. Contemplating life without sex, p. 301.

<sup>48</sup>Los trabajos presentados se pueden encontrar en Loxdale, H.D. y Lushai, G. (eds.) 2003. *Íntraclonal Genetic Variation: Ecological and Evolutionary Aspects*. Proceedings of the joint Royal Entomological Society-Linnean Society Symposium, *Biological Journal of the Linnean Society* **79** (18 full manuscripts plus 1 Short Communication), pp. 208.



bién ha llamado la atención de matemáticos, quienes, desde los trabajos de Crow y Kimura en 1965, han producido varios modelos para tratar de explicar los costos y las ventajas de la reproducción sexual. La mayoría de los modelos se ha centrado en encontrar las condiciones para la prevalencia de esta estrategia reproductiva.

La exposición de estos modelos comienza por el ya clásico modelo de Maynard Smith<sup>49</sup>, donde él atribuye el alto costo de la reproducción sexual a los machos de una especie. Su razonamiento es el siguiente: considérese una población con igual número de machos  $N_m$  y hembras  $N_f$ . Supóngase que, después de la ocurrencia de una mutación dominante, aparece un número pequeño de hembras asexuales  $n_a$  en la población. Estas hembras no presentan una fertilidad reducida, de manera que producen el mismo número  $k$ ,  $k > 0$ , de huevos que las hembras sexuales, ni tampoco tienen menor éxito reproductivo (una fracción  $S$ ,  $0 \leq S \leq 1$ , de la progenie de ambos tipos de hembras sobrevive). Sus descendientes son idénticos a la madre y se desarrollan por partenogénesis. Bajo estos supuestos, la generación de la progenie tendrá  $Sk n_a$  clones asexuales, todas hembras,  $\frac{1}{2}Sk N_f$  hembras sexualmente engendradas y  $\frac{1}{2}Sk N_f$  machos sexualmente engendrados. Se ve inmediatamente que la mitad de los recursos reproductivos de las hembras sexuales ha sido invertida en la producción de machos. En tan sólo una generación, la proporción de hembras asexuales ha aumentado de  $n_a/(N_f + N_m + n_a)$  a  $Sk n_a/(\frac{1}{2}Sk N_f + \frac{1}{2}Sk N_m + Sk n_a)$ . Ya que  $n_a$  era muy pequeño comparado con el total de individuos sexuales en la población, este aumento aproximadamente duplica la presencia de individuos asexuales. En este modelo las hembras asexuales terminan por reemplazar a las hembras y los machos sexuales.

Los costos de la reproducción sexual podrían ser menores en especies hermafroditas, pues cada individuo actúa como hembra y macho. Para analizar esta situación, Charlesworth<sup>50</sup> propuso una modificación del modelo de Maynard Smith que se resume a continuación: en una población con  $N$  individuos sexuales y  $n$  asexuales, donde los asexuales lo son vía la función femenina — esto es, sus huevos se desarrollan partenogénicamente — pero producen gametos masculinos que heredan la mitad de sus genes y pueden fertilizar los huevos producidos por los sexuales, sea  $k$  el número de huevos que produce cada individuo ( $k > 0$ ) y sea  $S$  la proporción de ellos exitosamente fecundados

<sup>49</sup>Maynard Smith, J. 1971. What Use Is Sex? *Journal of Theoretical Biology* **30**: 319-335.

<sup>50</sup>Charlesworth, B. 1980. The cost of sex in relation to mating system. *Journal of Theoretical Biology* **84**: 655-671

( $0 \leq S \leq 1$ ). Entonces  $SkN$  de la progenie es producida sexualmente, y  $Skn$  asexualmente. Pero de los sexualmente producidos se tienen  $SkN[n/(N+n)]$  que provienen de huevos fertilizados por el polen de asexuales. De ellos, la mitad carga el gen de la asexualidad. Esto da un total de  $Skn + \frac{1}{2}SkN[n/(N+n)]$  descendientes asexuales. En una generación, la proporción de individuos asexuales pasó de  $n/(N+n)$  a

$$\frac{Skn + \frac{1}{2}SkN[n/(N+n)]}{SkN - \frac{1}{2}SkN[n/(N+n)] + Skn + \frac{1}{2}SkN[n/(N+n)]},$$

o sea de  $n/(N+n)$  a

$$\frac{n + \frac{1}{2}N[n/(N+n)]}{N+n},$$

donde esta última proporción se aproxima a  $3n/2(N+n)$  cuando  $n$  es pequeño, como lo es al recién aparecer la asexualidad. Así pues, en hermafroditas hay una ventaja de 1.5 para los asexuales. Aunque la reducción del costo en este segundo modelo es considerable, permanece alto y los asexuales acaban por desplazar a los sexuales.

En ambos modelos se ha supuesto que los individuos sexuales y asexuales tienen las mismas capacidades en sus funciones femenina y masculina. Esto es, que las hembras de ambos tipos producen igual número de huevos, y que los gametos masculinos de sexuales y asexuales fertilizan de igual manera. Otros modelos que aquí no se discuten suponen que los asexuales no tienen función masculina. Esta es una omisión importante pues, sobre todo en plantas hermafroditas, hay extensa evidencia de que las variedades asexuales descienden de ancestros sexuales y han retenido la producción de polen. Cualquiera de estos extremos subestima la importancia de la función masculina en asexuales y sus consecuencias para el costo del sexo. Para remediar esta deficiencia, Joshi y Moody<sup>51</sup> propusieron un modelo en el que el número de gametos masculinos producidos por los asexuales es  $n$  veces,  $0 \leq n \leq 1$ , el de los sexuales, mientras que estos últimos pierden una fracción  $k_m$ ,  $0 \leq k_m \leq 1$ , de sus huevos al invertir en su función masculina. También suponen que el número de gametos masculinos producidos por asexuales que fertiliza exitosamente es  $c$  veces,  $0 \leq c \leq 1$ , el de los sexuales, cubriendo así una amplia gama de situaciones biológicas entre los extremos considerados por modelos anteriores. Al considerar la frecuencia

---

<sup>51</sup>Joshi, A. y Moody, M. 1995. Male gamete output of asexuals and the dynamics of populations polymorphic for reproductive mode. *Journal of Theoretical Biology* 174 189-197.

$p$  del gen que codifica para reproducción sexual en una población con  $p_s$  sexuales y  $p_a$  asexuales,

$$p = \frac{p_s + \frac{1}{2}p_a n c}{p_s + p_a n c},$$

se tiene que esta frecuencia en la siguiente generación está dada por:

$$p' = \frac{p_s w_s (1 - k_m) p}{p_s w_s (1 - k_m) + p_a w_a (1 - n k_m)},$$

donde las  $w_i$  son las eficacias biológicas de sexuales y asexuales. Utilizando el parámetro  $\mu = w_s/w_a$ , se puede mostrar que existe un valor  $\mu_-$  por debajo del cual los sexuales desaparecen de la población, y otro valor  $\mu_+$  por encima del cual pueden desplazar a los asexuales y permanecer. Si  $\mu > 4 > \mu_+$ , entonces los sexuales siempre desplazan a los asexuales, independientemente de los valores de  $c$ ,  $k$  y  $n$ . Para  $\mu_- \leq \mu \leq \mu_+$ , es posible encontrar un estado de equilibrio único que representa la coexistencia de sexuales y asexuales, pero es inestable y por lo tanto sólo un modo reproductivo puede prevalecer en la población.

Mogie es uno de los autores que más ha subrayado la importancia de la función masculina en asexuales<sup>52</sup>, pero difiere de Joshi y Moody al considerar que una función masculina reducida en asexuales<sup>53</sup> muy probablemente se debe a selección natural y no es una consecuencia intrínseca del surgimiento de esta estrategia reproductiva. El y Britton<sup>54</sup> plantearon un modelo para una población de fanerógamas hermafroditas donde se supone que sexuales y asexuales producen el mismo número de gametos masculinos, pero que éstos pudieran no ser de la misma calidad<sup>55</sup>. Una fracción  $1 - g$  del polen producido por asexuales es estéril o capaz de engendrar un producto que casi siempre es abortado, mientras que el resto,  $g$ , es de la misma calidad que el polen de los individuos sexuales y tan viable como aquel. Si la población tiene una fracción  $x_a$  de asexuales y  $x_s$  de sexuales, entonces las expresiones

$$P_a = 1 + \frac{1}{2}\mu g x_s, \text{ y } P_s = \frac{1}{2}\mu g x_a + \mu x_s$$

<sup>52</sup>Mogie, M. *op. cit.*, capítulo 4

<sup>53</sup>E.g. Weinzierl, R.P., Berthold, K., Beukeboom, L.W. y Michiels, N.K. 1998. Reduced male allocation in the parthenogenetic hermaphrodite *Dugesia polychroa*. *Evolution* **52**(1): 109-115.

<sup>54</sup>Britton, N.F. y Mogie, M. 2001. Poor male function favours the coexistence of sexual and asexual relatives. *Ecology Letters* **4**: 116-121.

<sup>55</sup>E.g. Weimarck, G. 1973. Male meiosis in some amphimictic and apomictic *Hierochloa* (Gramineae). *Bot. Not.*, **126**: 7-36.

son proporcionales a las tasas reproductivas básicas de asexuales y sexuales, donde  $\mu \geq 0$  es un parámetro que representa las ventajas ecológicas de haber sido producido sexualmente<sup>56</sup>. Suponiendo que la producción de descendencia es local, pero que ésta después se dispersa por difusión, se obtiene la ecuación

$$\frac{\partial x_a}{\partial t} = \frac{(P_a - P_s)x_s x_a}{P_a x_a + P_s x_s} + \frac{1}{2}\sigma^2 \left( \frac{\partial^2 x_a}{\partial \xi^2} + \frac{\partial^2 x_a}{\partial \eta^2} \right),$$

donde  $\sigma^2$  es la varianza de una distribución normal alrededor de los progenitores, y  $\eta$  y  $\xi$  son variables espaciales. El resultado de este trabajo coincide con el de modelos anteriores al no poder encontrarse un estado polimórfico estable, pero difiere fuertemente porque discute la importancia de la estructura espacial de la población como posible explicación al fenómeno de coexistencia<sup>57</sup>. Otro aspecto espacial que Britton y Mogie hicieron notar fue la importancia de la escala de dispersión de los propágulos de uno y otro tipo. Finalmente, ellos también se encargaron de hacer observaciones respecto a la distribución geográfica de formas sexuales y asexuales que se observa actualmente — formas sexuales hacia los trópicos, asexuales en alturas y latitudes más extremas, y zonas de coexistencia en el medio — y discutieron cómo los resultados de su modelo acoplados a la superioridad colonizadora de los asexuales después de una era glacial pueden explicar dicha distribución.

Por supuesto que obtener coexistencia entre los resultados de un modelo no es el único objetivo. Sin embargo, se tiene un problema cuando, dado que la coexistencia de formas sexuales y asexuales es un fenómeno que se observa en la naturaleza (e.g. especies de plantas de los géneros *Taraxacum* y *Antennaria*), los modelos matemáticos producidos al respecto predicen que sólo un tipo de reproducción puede prevalecer en una población. Esto lleva a plantearse aún más preguntas: las formas relacionadas sexuales y asexuales, ¿realmente coexisten (en el sentido de que exhiben un **polimorfismo** estable)? ¿Será que la coexistencia que se ha observado en la naturaleza es sólo una etapa en un proceso de separación geográfica que se da muy lentamente, produciendo así una ilusión de coexistencia entre formas sexuales y asexuales? ¿O será que los modelos matemáticos que se han hecho no han capturado la esencia del problema que modelan?

---

<sup>56</sup>Cuyo valor pudiera ser 1.5 según: Kelley, S.E., Antonovics, J. y Schmitt, J. 1988. A test of the short term advantage of sexual reproduction. *Nature* **331**: 714-716.

<sup>57</sup>Hasta entonces, este aspecto había sido casi ignorado, siendo una notable excepción el siguiente trabajo: Keeling, M.J. y Rand, D.A. 1995. A spatial mechanism for the evolution and maintenance of sexual reproduction. *Oikos* **74**: 414-424.

## 6.1. Modelos espaciales

Tratando de abordar las preguntas anteriores, los autores de esta reseña han realizado investigaciones<sup>58</sup> donde se incluyen factores espaciales importantes de la ecología de las plantas fanerógamas, tales como los mecanismos de polinización y de dispersión, en un esfuerzo por modelar de manera más realista estas poblaciones mixtas. La motivación principal de nuestro trabajo es la siguiente:

Cuando sólo se toma en cuenta la dinámica temporal de una población, se asume que los apareamientos entre individuos se hacen al azar, eliminando así cualquier patrón espacial. Sin embargo, los mecanismos de polinización hacen necesario revisar este supuesto. Las poblaciones de fanerógamas son con frecuencia polinizadas por insectos, los cuales se mueven de una flor a sus vecinas cercanas, lo que implica que, en términos de paternidad, una planta interactúa con un número limitado de individuos y no que cruza sus genes al azar con cualquier otro individuo en la población. Meagher<sup>59</sup> calcula que un individuo tiene menos de seis posible parejas en la hierba *Chamaelirium luteum*.

Para estudiar interacciones locales determinadas por el comportamiento de los polinizadores, una posibilidad es construir un autómata celular cuyas reglas capturen el mecanismo de recolección de polen entre individuos sexuales y asexuales, estudiando el cambio en la composición de la población de una generación a la siguiente. Una latiz cuadrada constituye el habitat donde celdas sexuales, asexuales y vacías coexisten. La distribución original de estas celdas es aleatoria y uniforme (ver figura 1), pero el intercambio de polen se hace sólo con los ocho individuos que rodean a un individuo sexual, y una celda vacía sólo puede ser colonizada por los descendientes producidos por los individuos, sexuales o asexuales, de las ocho celdas en su vecindad inmediata. El resultado principal de este modelo fue la formación de grupúsculos de plantas del mismo tipo, y la paulatina eliminación de la población de uno u otro tipo, excepto en una pequeña región del espacio de parámetros donde, si bien de nuevo se observaba exclusión de uno de los dos tipos, ésta ocurría después de aproximadamente 10 mil generaciones, lo cual en términos biológicos pudiera representar coexistencia de formas sexuales y asexuales durante un periodo interglacial.

---

<sup>58</sup>Carrillo, C., Britton, N.F. y Mogie, M. 2002. Coexistence of sexual and asexual conspecifics: a cellular automaton model. *Journal of Theoretical Biology* **217**(3): 275-285, y otros manuscritos en preparación.

<sup>59</sup>Meagher, T.R. 1986. Analysis of the paternity within a single natural population of *Chamaelirium luteum* L. Identification of most-likely male parents. *American Naturalist* **127**: 199-215.

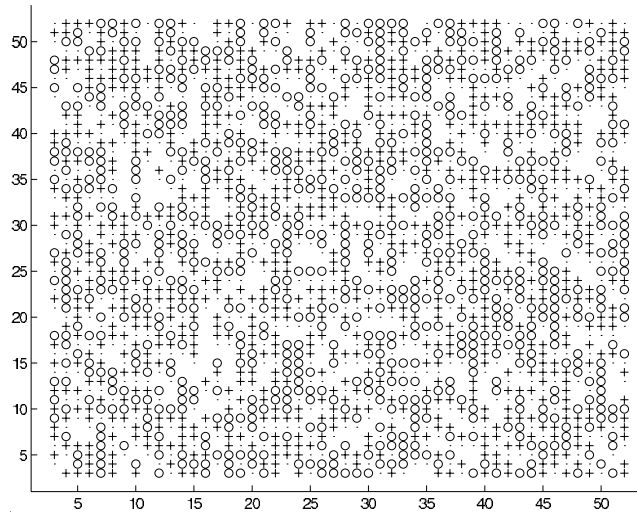


Figura 1: Latiz que simula el estado inicial del habitat de la población en el autómata celular. La distribución de celdas vacías ( ), sexuales (o) y asexuales (+) es uniforme. Para mayor claridad se muestra una latiz de  $50 \times 50$  celdas, pero las simulaciones fueron hechas utilizando  $225^2$  celdas.

En contraste a lo que sucede con el polen, una semilla puede ser dispersada por el viento a distancias mucho mayores (e.g. las semillas con peluza de las *Asteraceae*) o por animales<sup>60</sup>, a lugares en los que puede tener pocos vecinos que compartan su modo reproductivo, pero también pocos competidores potenciales. Tales semillas pueden iniciar un nuevo foco de colonización de su modo reproductivo, aunque, para semillas que cargan el embrión de un individuo sexual, pudiera ser que tal individuo germine, madure y muera sin ser fertilizado dada la escasez de plantas a su alrededor. Varios estudios han discutido la importancia de considerar los patrones de dispersión de semilla adecuados<sup>61</sup>, ya que han demostrado que un número no despreciable de semillas son dispersadas más lejos de la mayoría, y creen que éstas podrían jugar un papel determinante en la expansión de la población. Según estos estudios, las curvas estadísticas que mejor reflejan los patrones de dispersión observados son las leptocúrticas, donde menos propágulos se quedan en el

<sup>60</sup>Stiles, E.W. 1992. Animals as seed dispersers. In: *Seeds: the Ecology of Regeneration in Plant Communities* (Fenner, M.,ed.), pp. 87-104. Wallingford, UK: CAB International.

<sup>61</sup>E.g. Nathan, R. y Muller-Landau, H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* **15**(7): 278 - 285.

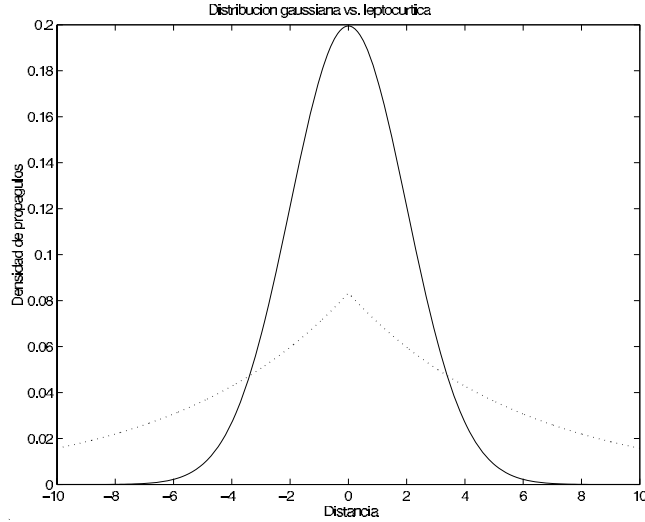


Figura 2: La figura muestra una distribución gaussiana de propágulos (línea sólida) comparada con una distribución leptocúrtica (línea punteada), donde se puede apreciar que en esta última distribución un número mayor de propágulos es dispersado a mayor distancia que en la distribución normal.

centro de la distribución y se observan más en las colas, en comparación con la curva gaussiana. Véase la figura 2.

Sobra decir que la inclusión de dispersión de largo alcance en un modelo también implicará consideraciones espaciales, siendo éstas distintas de las que se siguen de la inclusión de un fenómeno espacial de corto alcance como la polinización. Para estudiar dispersión de largo alcance se puede recurrir a un sistema de ecuaciones integrales que pueden incorporar varios tipos de patrones de dispersión. Las ecuaciones del modelo son:

$$N_s^{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{\infty} k_s(x-y)f(N_s^t(y), N_a^t(y))dy$$

y

$$N_a^{t+1}(x) = \int_{-\infty}^{\infty} k_a(x-y)g(N_s^t(y), N_a^t(y))dy,$$

donde  $k_s(x-y)$  y  $k_a(x-y)$  corresponden al patrón de dispersión de semillas sexuales y asexuales, respectivamente, y  $f$  y  $g$  son funciones que describen el crecimiento de estas componentes de la población. La utilidad de este tipo de modelo es que en el lugar de las  $k_i$  se puede insertar el patrón que un estudio biológico considere adecuado, pudiéndose llevar a cabo un análisis matemático del mismo tanto para patrones

de dispersión normal como leptocúrticos<sup>62</sup>. Entre sus resultados, este modelo exhibe coexistencia de formas sexuales y asexuales.

La mayor lección hasta ahora recibida es que diferentes enfoques deben ser combinados para poder explicar un fenómeno que presenta componentes actuando en diferentes escalas. Ciertamente, los resultados del autómata celular y el sistema de ecuaciones integrales parecieran contradecirse, pero lo que en realidad se tiene son dos modelos de dos aspectos diferentes del mismo problema: interacciones que ocurren a escalas de vuelo de insectos (varios centímetros) que dan origen a subpoblaciones de individuos relacionados, dispersión de propágulos a escalas mayores (varios metros), y patrones geográficos observados a nivel de kilómetros — en el caso de los dientes de león europeos, por ejemplo, las formas asexuales están en latitudes al norte, las sexuales están en Europa Central y la coexistencia se observa en el medio<sup>63</sup>. En un enfoque integral, la densidad en una subpoblación es un factor importante en la expansión global. Los propágulos que cubren largas distancias y establecen frentes colonizadores, sujetos a estocasticidad demográfica, también dependen de la densidad local de plantas del mismo tipo para poder establecer una población lejana a la principal de la cual provienen. Una posibilidad para modelar con múltiples escalas ha sido planteada por Shigesada y Kawasaki<sup>64</sup>, pero por su complejidad no se discute aquí.

Con el fin de ejemplificar la relevancia de considerar el espacio en los modelos matemáticos que describan a poblaciones donde están presentes diferentes estrategias reproductivas, hemos presentado dos modelos aplicados a poblaciones de fanerógamas. Debemos reiterar que estos organismos son ideales para el estudio del problema de la reproducción sexual vs. la asexual porque las formas asexuales que actualmente existen son descendientes de formas sexuales y coexisten con ellas. A pesar de esto, la reproducción sexual no ha sido desplazada por la asexual. El interés de los biólogos y los matemáticos no se ha limitado, por supuesto, a este problema. Una recopilación muy interesante de trabajos que discuten la complejidad de los modelos espaciales se puede encontrar en el libro de Dieckmann, Law y Metz<sup>65</sup>. Otro trabajo que

---

<sup>62</sup>ver Kot, M., Lewis, M.A. y van den Driessche, P. 1996. Dispersal data and the spread of invading organisms *Ecology* **77**: 2027-2042.

<sup>63</sup>Beukeboom, L. 2000. Evolution of sex determination in invertebrates, in Symposium on Evolutionary Ecology of Sex, University of Groningen, NL.

<sup>64</sup>Shigesada, N. y Kawasaki, K. 1997. *Biological Invasions: Theory and Practice*. (Oxford Series in Ecology and Evolution). Oxford: Oxford University Press.

<sup>65</sup>Dieckmann, R., Law, R. y Metz, J. A. J. 2000 *The Geometry of Ecological Interactions*. Cambridge: Cambridge University Press



vale la pena consultar es el libro de Peter Turchin sobre cuantificación del movimiento<sup>66</sup>.

## 7. A manera de conclusión

La reseña anterior habrá dado al lector una idea de cómo la evolución y permanencia de la reproducción sexual ha sido uno de los problemas más intrigantes de la biología evolutiva. Menos claro, tal vez, haya quedado el porqué de la importancia actual del tema. Al revisar las diversas explicaciones que se han ofrecido al respecto, y leer los resultados de experimentos tales como los de Lively y Vrijenhoek, es casi inevitable concluir que alguna de ellas es la correcta, que el problema está claro y resuelto. Y sin embargo, se mueve<sup>67</sup>. Koen Martens del Instituto de Ciencias Naturales de Bélgica es el coordinador de una red de entrenamiento científico llamada SEXASEX, que tan sólo en mayo de 2005 comenzó a trabajar bajo el patrocinio de la Unión Europea a través de su prestigiado programa Marie Curie. El considerable apoyo en dinero y recursos humanos que ha recibido este proyecto muestra claramente la importancia que aún se le da a este tema de investigación. Los objetivos de SEXASEX son: identificar mecanismos que determinan el modo reproductivo, poner a prueba las hipótesis sobre los efectos a largo plazo de la reproducción asexual, determinar la cohesión dinámica de especies que presentan reproducción sexual y asexual, esclarecer la coexistencia de estos tipos de reproducción, así como la permanencia de linajes puramente asexuales, y establecer los nexos entre la distribución geográfica de la reproducción sexual y asexual con posibles causas históricas y evolutivas. Técnicas de análisis molecular y genético, así como estudios ecológicos y modelos teóricos, están todos considerados en la metodología de este proyecto que se declara inscrito en el enfoque plural del estudio de la evolución de la reproducción sexual. Información más detallada puede consultarse en <http://www.naturalsciences.be/EVIRENS>. Y con esto podemos concluir que la evolución y permanencia de la reproducción sexual, así como un mayor entendimiento de las ventajas y costos de su contraparte asexual, seguirán siendo preguntas abiertas de la biología evolutiva en el siglo XXI.

---

<sup>66</sup>Turchin, P. 1998. *Quantitative Analysis of Movement*. Sunderland: Sinauer.

<sup>67</sup>Epur si muove, palabras apócrifas de Galileo Galilei al abjurar su teoría heliocéntrica

## Agradecimientos.

A Pablo Padilla y dos árbitros anónimos por su lectura del artículo y los comentarios que ayudaron a mejorarlo. A Carlos Galaviz por ayudar en la traducción de los términos biológicos. A Kirill Cherednichenko por su ayuda con cuestiones L<sup>A</sup>T<sub>E</sub>Xnicas y de producción.

## Glosario

Este breve glosario contiene los términos que aparecen en negritas cursivas en el artículo. Una [C] al final de una entrada significa que la definición fue tomada del diccionario Collins de Biología. En otros casos la definición ha sido tomada del diccionario Penguin de Biología, lo que se indica con una [P]. Si la definición proviene de alguna otra fuente, ésta se indica al final de la entrada. En cualquier caso, las fuentes son completamente citadas en la bibliografía del artículo. Si una entrada llega a hacer uso de la definición dada en otra entrada del glosario, dicho término es indicado con MAYUSCULAS PEQUEÑAS para que el lector pueda hacer la referencia correspondiente.

**anisogamia** estado en que los GAMETOS difieren uno de otro, *e.g* masculino y femenino. Generalmente el primero es más pequeño y activo que el segundo [C].

**carga mutacional** el alcance que tiene el efecto de mutación(es) en la eficacia biológica de una población [P].

**cigoto** producto celular de la unión de GAMETOS. Generalmente DIPLOIDE [P].

**clon** cualquiera de un grupo de organismos de genotipo idéntico producido por algún tipo de reproducción asexual y algunos procesos sexuales, tales como autofertilización HAPLOIDE o la endogamia de una línea homocigótica [P].

**cruzamiento intercromosómico** intercambio mutuo de secciones de cromátidas homólogas en la primera profase meiótica [P].

**dioecia** (en plantas) que presenta flores masculinas en un individuo y flores femeninas en otro individuo [C]. órganos reproductivos masculinos y femeninos en diferentes individuos [P].

**diploide** núcleos (y sus células) en las que los cromosomas aparecen en pares homólogos (aunque rara vez apareados), de forma que se observa el doble del número HAPLOIDE [P].

**etología** estudio de diversos aspectos del comportamiento animal [P].

**eucarionte** organismo en cuyas células el material genético está contenido en uno o más núcleos y por lo tanto separado del citoplasma por dos membranas nucleares [P].

**fisión binaria** reproducción que ocurre cuando una célula se divide en dos partes iguales [C].

**gameto** célula HAPLOIDE (a veces núcleo) especializado en fertilización [P]; célula HAPLOIDE especializada que se fusiona con un gameto del sexo opuesto (o tipo reproductivo) para formar un CIGOTO DIPLOIDE [C].

**haplo-** prefijo que indica unicidad [C].

**haploide 1.** (del núcleo de una célula) que contiene uno de cada tipo de cromosoma. **2.** un organismo haploide en el que la etapa principal de la vida presenta núcleos con uno de cada tipo de cromosoma, denotado por 'n'. Tales organismos (*e.g.* hongos, algas) generalmente presentan una breve fase DIPLOIDE (2n), recuperando el estado haploide a través de la MEIOSIS [C].

**haplo-diploidia** forma de reproducción que permite a las hembras controlar el género y la razón de sexos (géneros) de la progenie. La madre controla el género de su progenia durante la segregación de cromosomas al producir huevos. Ella puede retener el esperma y producir así un huevo no fertilizado (o liberar el esperma y producir huevos fertilizados). En algunas especies (*e.g.* avis[as, abejas y hormigas), los machos se desarrollan a partir de huevos no fertilizados que tienen sólo la mitad del genoma materno. Este modo de determinación del género se conoce como arrenotoquia. Cuando las hembras son el producto HAPLOIDE, se le llaman telitoquia (Greenwood and Adams, 1987).

**hermafrodita** individuo que funciona tanto como macho que como hembra durante parte de su vida. Cuando esto sucede más o menos simultáneamente, se dice que el individuo es un hermafrodita simultáneo, mientras que un individuo que funciona como un sexo durante una parte de su vida y cambia al otro sexo más tarde, o cambia de un sexo a otro varias veces en el curso de su vida, es llamado hermafrodita secuencial o cambia-sexo (Greenwood and Adams, 1987).

**isogamia** sistema en el que los GAMETOS de diferente sexo o tipo reproductivo son de tamaño similar (Greenwood and Adams, 1987).

**meiosis** tipo de división nuclear asociada con la reproducción sexual, que produce cuatro células HAPLOIDES a partir de una sola célula DIPLOIDE, mediante un proceso que consta de dos ciclos de división. Aunque la meiosis es un proceso continuo, se le divide en varias etapas (profase, metafase, anafase y telofase) [C]; proceso mediante el cual un

núcleo se divide en cuatro núcleos después de dos divisiones; cada nuevo núcleo tiene la mitad del número original de cromosomas, y en la mayoría de los casos los cuatro forman un grupo genéticamente diverso de núcleos HAPLOIDES. Un aspecto indispensable de la reproducción sexual en EUCARIONTES ya que sin ella la fertilización duplicaría el número cromosómico en cada generación. La meiosis asegura, al menos en poblaciones sexuales exogámicas, una amplia variación genética entre la progenie. Esto es el resultado de la RECOMBINACIÓN GENÉTICA, aleatoria y no [P].

**mitosis** tipo de división nuclear por medio de la cual dos células hijas son producidas a partir de una célula madre, sin cambios en el número cromosómico [C]. (**katiokinésis**) método de división nuclear que produce dos núcleos genéticamente idénticos al núcleo precursor y entre sí [P].

**mutación** alteración en el arreglo, o en la cantidad, de material genético en una célula o virus [P].

**nicho** el nicho potencial es aquel que una especie podría ocupar en la ausencia de competidores, mientras que el nicho real es aquél al que está restringida como resultado de la presencia de competidores y de la naturaleza específica de la interacción competitiva con ellos (Begon *et al.*, 1996).

**ontogenia** el curso completo del desarrollo de un individuo, y estrategia vital [P].

**partenogénesis** (en animales) el desarrollo de un individuo a partir de un huevo no fertilizado por esperma. Este proceso ocurre principalmente en invertebrados inferiores, particularmente los insectos [C]; transformación de un GAMETO no fertilizado (comúnmente un huevo) en un nuevo individuo [P].

**polimorfismo** la presencia en una población de dos o más formas, producidas cuando diferentes alelos de un gen están presentes en la misma población y el alelo menos común no es mantenido en ella sólo por repetidas MUTACIONES [C].

**pseudogamia** fenómeno donde la fertilización o donación de GAMETOS masculinos es requerida para el desarrollo PARTENOGENÉTICO/APOMÍCTICO de progenie que toma todos sus genes de la madre [P].

**recombinación** rearreglo de genes durante la MEIOSIS de forma que un GAMETO tiene genotipo HAPLOIDE con una nueva combinación de genes [C]; cualquier proceso, que no sea mutacional, por medio del cual un organismo produce células con combinaciones genéticas diferentes de cualesquiera que haya heredado [P].

**selección** la tasa diferencia de reproducción de un fenotipo en una población comparado con otros fenotipos. Así, un organismo que produce más descendientes que a su vez sobreviven hasta reproducirse tiene una “ventaja selectiva”. Las presiones ambientales que causan la selección pueden ser naturales (*e.g.* competencia por comida) o artificiales (*e.g.* insecticidas) [P].

**sinergia** la acción conjunta de dos o más agentes, frecuentemente produciendo un efecto mayor que el de éstos actuando separadamente [C].

**singamia** la fusión de GAMETOS [C].