

# EVOLUCIÓN DE LA DIOECIA EN EL GÉNERO RUMEX (Polygonaceae)

Navajas-Pérez, R<sup>1</sup>., Jamilena, M<sup>2</sup>., de la Herrán, R<sup>1</sup>., Ruiz-Rejón, C<sup>1</sup>., Ruiz-Rejón, M<sup>1</sup>., Garrido-Ramos, M.A<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Departamento de Genética, Facultad de Ciencias, Universidad de Granada. 18071, Granada.

<sup>2</sup>Departamento de Biología Aplicada; Área de Genética; Escuela Politécnica Superior; Universidad de Almería; 04120, Almería.



## Introducción

Las plantas, en general, constituyen un buen sistema para investigar el origen y la evolución de la dioecia por cuanto este fenómeno ha ocurrido varias veces en diferentes grupos y en un período de tiempo relativamente reciente. Dentro de las plantas, el género *Rumex* (Polygonaceae) es especialmente interesante porque junto a especies dioicas con diferentes sistemas genéticos y cromosómicos de determinación sexual coexisten especies hermafroditas y ginodioicas. Este género está dividido en cuatro subgéneros (López González, 1990) (Tabla 1). Dos de estos subgéneros, el subgénero *Platypodium* y el subgénero *Rumex*, incluyen exclusivamente especies hermafroditas. El subgénero *Acetosella*, por otra parte, engloba especies dioicas, todas ellas con un sistema cromosómico determinante del sexo XX/XY y un sistema de control genético basado en la presencia de un cromosoma Y activo (Löve, 1944). Por su parte, el otro subgénero, *Acetosa*, reúne especies de muy distinta condición sexual, dioicas, ginodioicas, hermafroditas y polígamas. La dioecia a lo largo del subgénero *Acetosa* se encuentra distribuida en dos secciones en la Península Ibérica (Figura 1). La primera sección, la sección *Acetosella*, reúne a un grupo de especies que presenta gran coherencia a nivel morfológico y molecular. Se trata de especies todas dioicas y con un sistema cromosómico complejo de determinismo del sexo (Wilby y Parker, 1988). Así, las hembras son 2n=14 (12 autosomas + XX) mientras que los machos son 2n=15 (12 autosomas + XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub>). Se ha descrito para este grupo de especies un sistema de control genético basado en la proporción entre el número de cromosomas X y el número de juegos autosómicos (relación X:A) (Ainsworth, 1999). A esta sección pertenecen las especies *Rumex acetosa*, *Rumex papillaris*, *Rumex intermedius* y *Rumex thyrsoides*, entre otras. La segunda sección, la sección *Scutati*, engloba a representantes hermafroditas y polígamos, así como a la especie *Rumex suffruticosus*, que es también dioica. El sistema de determinismo sexual para esta especie es del tipo XX/XY, y se supone que su sistema de control genético del sexo está basado en la presencia de un cromosoma Y activo. Por otro lado, se ha descrito una especie ginodioica, *Rumex lunaria*, perteneciente a la sección *Hastati*, también del subgénero *Acetosa*.

Esta clasificación, por tanto, asume: a) que la dioecia ha surgido varias veces a lo largo de la evolución del género *Rumex*, b) la ausencia de relación evolutiva alguna entre los sistemas de control genético del tipo Y-activo y del tipo X:autosomas, que habrían surgido de forma independiente c) que los sistemas cromosómicos sencillo y complejo, de igual manera, evolucionaron de manera separada, y d) que la dioecia ha aparecido directamente de un ancestro hermafrodita y no a partir de un ginodioico.

Sin embargo, se observa en el género *Rumex* que todos los representantes hermafroditas y ginodioicos tienen un número cromosómico básico x=9 o x=10 (a excepción de la especie *Rumex bucephalophorus*, representante del subgénero *Platypodium*, que es x=8). Por otra parte, tradicionalmente se venía creyendo que todas las especies dioicas, tanto las del subgénero *Acetosella*, como las del subgénero *Acetosa*, tenían un número cromosómico básico x=7. Esto se cumple en la mayoría de los casos. Sin embargo, nosotros hemos encontrado para la especie *Rumex suffruticosus*, perteneciente a la sección *Scutati* del subgénero *Acetosa*, un número cromosómico básico de x=8.

Sobre este escenario evolutivo, algunos autores (Degraeve, 1976) han trazado una historia del género apoyada en un antecesor x=10 común para todas las especies, que habría dado lugar a las distintas especies por fenómenos de reducción cromosómica independientes, apoyando de esta manera la clasificación actual. En cambio, Smith (1972) propuso que todas las especies dioicas del género *Rumex* habrían derivado de un mismo antecesor x=9 o x=10, mediante mecanismos de reducción cromosómica. Esta hipótesis asumiría que todas las especies dioicas del género habrían compartido un antecesor común, abriendo de esta manera la posibilidad de testar si la dioecia en *Rumex* es un carácter derivado de la ginodioecia o lo es del hermafroditismo directamente, así como si el sistema de control genético del tipo X:autosomas lo es con respecto al sistema del tipo Y-activo.

Nosotros, en este trabajo, hemos tratado de aclarar estos aspectos mediante un análisis filogenético, usando dos marcadores moleculares, uno citoplasmático y otro nuclear. Como marcador nuclear hemos empleado los espaciadores existentes entre genes ribosómicos (ITSs). Como marcador citoplasmático hemos empleado el intrón del gen cloroplastidial trnL, así como el espaciador entre este gen y el trnF (Figura 2). Para ello, hemos utilizado los cebadores universales ITS1 e ITS4, para el primer caso, y TrnL-C y TrnL-F, para el segundo, tal y como se muestra en la Figura 2.

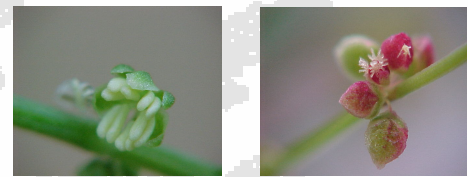


Figura 1.- Detalle de flor masculina (izquierda) y flor femenina (derecha), de *Rumex acetosa*.

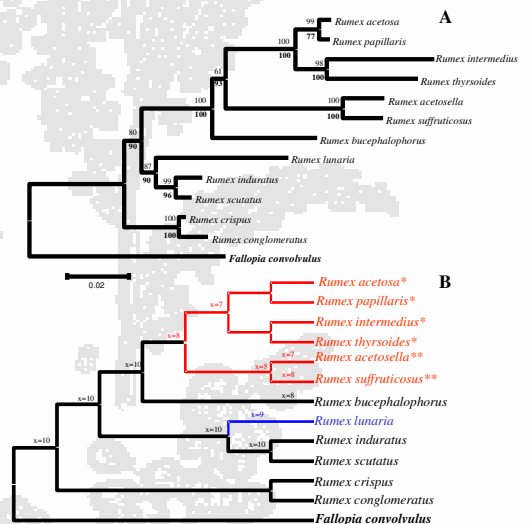


Figura 3.- (A) Árbol filogenético de las especies del género *Rumex* obtenido mediante los métodos de Neighbor-joining (usando el programa Mega 2.1) y Máxima verosimilitud (según el algoritmo Quartet-puzzling, utilizando el programa PUZZLE). En los nodos se indican los valores de bootstrap (arriba) y los valores de significación Quartet-puzzling (abajo). (B) Árbol en el que se relaciona la filogenia con la evolución de los sistemas reproductivos en el género *Rumex*, por un lado, y con la evolución de los números cromosómicos por otro. En rojo se representa el clado de especies dioicas. En azul se señala la especie ginodioica del grupo. Sobre los nodos se indican los números cromosómicos básicos. El \* indica sistema cromosómico complejo XXXY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub> y sistema de control genético del tipo X:A. \*\* indican sistema cromosómico XXXY y sistema de control genético del tipo Y-activo. Como outgroup se ha empleado la especie *Fallopia convolvulus*, también perteneciente a la familia Polygonaceae.

Subgénero	Sección	Especie	Número cromosómico básico	Sistema sexual	Sistema cromosómico	Sistema genético
<i>Acetosella</i>		<i>Rumex acetosella</i>	7	Dioecia	XXXY	Y-activo
<i>Acetosa</i>	<i>Scutati</i>	<i>Rumex suffruticosus</i>	8	Dioecia	XXXY	Y-activo
		<i>Rumex scutatus</i>	10	Hermafroditismo/polígama		
		<i>Rumex induratus</i>	10	Hermafroditismo/polígama		
<i>Acetosa</i>	<i>Hastati</i>	<i>Rumex acetosa</i>	7	Dioecia	XX/XY <sub>1</sub> Y <sub>2</sub>	X:A
		<i>Rumex papillaris</i>	7	Dioecia	XX/XY <sub>1</sub> Y <sub>2</sub>	X:A
		<i>Rumex intermedius</i>	7	Dioecia	XX/XY <sub>1</sub> Y <sub>2</sub>	X:A
		<i>Rumex thyrsoides</i>	7	Dioecia	XX/XY <sub>1</sub> Y <sub>2</sub>	X:A
		<i>Rumex lunaria</i>	9	Ginodioecia		
<i>Platypodium</i>		<i>Rumex bucephalophorus</i>	8	Hermafroditismo		
<i>Rumex</i>	<i>Rumex</i>	<i>Rumex conglomeratus</i>	10	Hermafroditismo		
		<i>Rumex crispus</i>	10	Hermafroditismo		

Tabla 1.- Resumen de la clasificación actual del género *Rumex* (López González, 1990).

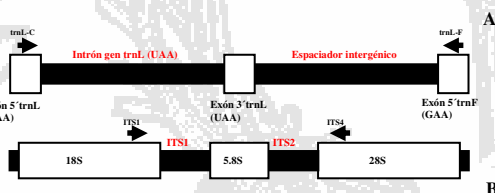


Figura 2.- Esquema de los marcadores moleculares utilizados. Intrón del gen cloroplastidial trnL y espaciador entre éste y el gen trnF (2a). Espaciadores intergénicos (ITS) de los genes ribosómicos nucleares (2b). Las flechas indican la localización de los cebadores universales empleados para la amplificación de estas regiones.

## Bibliografía

- Ainsworth, C. C., In J., Winitfeld, M. & Parker, J. S. (1999). In: Ainsworth, C. C. Sex determination in plants. BIOS Scientific Publishers Limited.
- Degraeve, N. (1976). La Cible 231-240.
- López González, G. (1990). In: Castroviejo, S., Llorens, M., López González, G., Montero, P., Muñoz Garmendia, F., Pavia, J. & Villar, L. Flora Ibérica vol. II. Lince, A. (1944). Hereditas 30:1-136.
- Smith, B. W. (1972). Chromosomes Today 172-182.
- Wilby, A. S. & Parker, J. S. (1988). Hereditas 61:55-62.

## Resultados

Hemos empleado de manera conjunta los datos procedentes de las secuencias nucleares y cloroplastidiales, con objeto de realizar una inferencia filogenética por medio de los métodos del vecino más próximo (Neighbor-joining) y máxima verosimilitud. Con ambos métodos se obtiene el mismo árbol filogenético, que es el que se muestra en la Figura 3A. En éste, se observa la presencia de tres clados apoyados de forma robusta por valores elevados de bootstrap y *Quartet-puzzling* (Figura 3A). Un clado basal está formado por las especies hermafroditas del subgénero *Rumex*. Un segundo clado lo constituyen las especies hermafroditas (*Rumex scutatus* y *Rumex induratus*) y la especie ginodioica (*Rumex lunaria*) del subgénero *Acetosa*. El tercer clado está formado por la especie hermafrodita *Rumex bucephalophorus* (del subgénero *Platypodium*) como especie basal, y por dos subclados adicionales. El primero de estos subclados, lo constituyen las especies dioicas *Rumex acetosella* (perteneciente al subgénero *Acetosella*) y *Rumex suffruticosus* (sección *Scutati* del subgénero *Acetosa*). El otro subclado está constituido por cuatro especies (*Rumex acetosa*, *Rumex papillaris*, *Rumex intermedius* y *Rumex thyrsoides*) del grupo de especies *Acetosa* (sección *Acetosa* subgénero *Acetosa*).

La Figura 3B muestra por un lado, la correlación entre la filogenia molecular obtenida y la evolución de los sistemas reproductivos del género *Rumex*, y por otro lado, la relación existente entre la filogenia y la evolución del número cromosómico del género.

Con respecto a la reducción del número cromosómico, es necesario resaltar que los dos clados que reúnen a la totalidad de las especies hermafroditas presentan un número básico x=10 (salvo en el caso de la especie ginodioica *Rumex lunaria*), mientras que el clado compuesto por *Rumex bucephalophorus* y el resto de especies dioicas, incluye especies con x=8 (*Rumex suffruticosus* y *Rumex bucephalophorus*) y x=7 (el resto de especies dioicas).

## Conclusiones

De acuerdo a los datos obtenidos, podemos extraer algunas conclusiones interesantes acerca de la evolución de los sistemas reproductivos en el género *Rumex*:

- La dioecia es un carácter monofilético en el género *Rumex*.
- Existe un paralelismo entre la filogenia obtenida y la marcada tendencia a la reducción cromosómica del género. De esta manera, todas las especies dioicas compartirían un ancestro común con número básico x=8, habiendo alcanzado casi todas una reducción hasta x=7.
- El sistema de control genético del sexo del tipo X:autosomas es, por tanto, derivado del sistema basado en la presencia de un cromosoma Y activo.
- Asimismo, inferimos de nuestros datos que el sistema cromosómico complejo de determinismo sexual (XX/XY<sub>1</sub>Y<sub>2</sub>) ha derivado de un sistema simple XX/XY.
- A pesar de que las especies dioicas y ginodioicas actuales no comparten un ancestro común, se observa un tránsito desde el hermafroditismo hasta la dioecia, pasando por la ginodioecia.