

# La correlación entre la poliploidía y la reproducción asexual

M. Vallejo-Marín<sup>1,\*</sup>

(1) Biological and Environmental Sciences, University of Stirling, Stirling, United Kingdom, FK9 4LA

\* Autor de correspondencia: M. Vallejo-Marín [[mario.vallejo@stir.ac.uk](mailto:mario.vallejo@stir.ac.uk)]

> Recibido el 02 de marzo de 2014 - Aceptado el 08 de mayo de 2014

**Vallejo-Marín, M. 2014. La correlación entre la poliploidía y la reproducción asexual. *Ecosistemas* 23(3): 78-82. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.10**

La poliploidía, la existencia de más de dos juegos de cromosomas apareados u homólogos, en un individuo, y la reproducción asexual por vías apomixtica o vegetativa, están fuertemente correlacionadas. Sin embargo hasta la fecha, pocos estudios han investigado directamente las hipótesis que intentan explicar el origen evolutivo de esta correlación. En esta nota, presentaré algunas de las hipótesis propuestas para explicar la correlación entre poliploidía y la reproducción asexual, y discutiré de qué forma los análisis filogenéticos nos pueden ayudar para establecer la fuerza y la causalidad de esta asociación. Adicionalmente, presentaré un ejemplo de cómo sistemas alopoliploides de evolución reciente pueden servir para estudiar la interacción entre poliploidía y la reproducción asexual, y para probar hipótesis específicas derivadas de estudios correlativos y comparativos.

**Palabras clave:** alopoliploidía; clonalidad; duplicación del genoma; especiación; reproducción vegetativa

**Vallejo-Marín, M. 2014. Correlation between polyploidy and asexual reproduction. *Ecosistemas* 23(3): 78-82. Doi.: 10.7818/ECOS.2014.23-3.10**

Polyplody, the presence of more than two paired or homologous sets of chromosomes in an individual, and asexual reproduction through either apomixis or vegetative growth, are strongly correlated. However, few studies have directly tested the hypotheses put forward to explain the evolutionary origin of this correlation. Here I will present some of the hypotheses explaining the correlation between polyploidy and asexual reproduction, and discuss the use of phylogenetic analyses to establish the strength and causality of this association. Furthermore, I will present an example of how recently evolved allopolyploid systems can be used to study the interaction between polyploidy and asexuality, and to test specific hypotheses derived from both correlative and comparative studies.

**Key words:** allopolyploidy; clonality; genome duplication; speciation; vegetative reproduction

## Introducción

La poliploidía, la presencia de más de dos juegos de cromosomas apareados u homólogos, en un individuo, es un fenómeno ampliamente distribuido en las plantas (Soltis et al. 2009). La poliploidización está asociada con algunas de las transiciones evolutivas más importantes en la historia de las plantas terrestres, incluyendo la diversificación de las angiospermas (Jiao et al. 2011). Se estima que aproximadamente el 35 % de las plantas vasculares son poliploides recientes (Wood et al. 2009; Mayrose et al. 2011). La poliploidía puede ser un mecanismo de especiación "instantánea" ya que la diferencia en el número de cromosomas entre las especies parentales y el poliploide, resultan usualmente en aislamiento reproductivo. La poliploidía juega un papel importante en la especiación de plantas, y se estima que aproximadamente el 15 % de los eventos de especiación en angiospermas, y el 31 % en los helechos, son acompañados de la poliploidización (Wood et al. 2009). La poliploidía es especialmente prevalente en taxa de origen híbrido, en parte porque la duplicación del genoma puede ayudar a resolver los problemas asociados con el apareamiento de cromosomas que emergen al reunir genomas divergentes (Otto 2007; Hegarty et al. 2012).

La poliploidía está asociada con la capacidad de reproducción asexual (Gustafsson 1948; Stebbins 1950; Mable 2004; Baldwin y Husband 2013). En plantas, la reproducción asexual ocurre princi-

palmente a través de la producción de semillas sin la recombinación de gametos (apomixis) y a través de la reproducción clonal, también denominada crecimiento clonal o reproducción vegetativa, y que se refiere a la reproducción asexual a través de la propagación de partes de la planta que no incluyen semillas (Vallejo-Marín et al. 2010) (Glosario). La reproducción clonal es la forma más común reproducción asexual, y puede ser el método reproductivo dominante en ciertos ecosistemas (Vallejo-Marín et al. 2010). Sin embargo, un gran número de especies combinan la reproducción sexual y asexual simultáneamente (Fryxell 1957; Vallejo-Marín et al. 2010). Por ejemplo, aproximadamente el 80 % de las angiospermas, son capaces de reproducirse a través de tanto la vía sexual como asexual por medio de la reproducción clonal (Klimes et al. 1997). A pesar de que la correlación entre poliploidía y la reproducción asexual ha sido reconocida por más de 60 años, las causas que producen esta correlación no han sido establecidas firmemente.

En esta nota, presentaré algunas de las hipótesis propuestas en la literatura para explicar la correlación entre la poliploidía y la reproducción asexual, y discutiré cómo los análisis filogenéticos nos podrían ayudar a establecer la causalidad y fuerza de esta correlación en diferentes grupos taxonómicos. Debido a que hasta la fecha no existen trabajos taxonómicos a nivel de angiospermas que hayan utilizado las herramientas de la biología comparativa para estudiar esta correlación, este campo ofrece amplias oportunidades

para estudios futuros. Adicionalmente, presentaré un ejemplo de cómo sistemas aloploidios de evolución reciente pueden servir para estudiar la interacción entre la poliploidía y la reproducción asexual, y para probar hipótesis específicas derivadas de estudios correlativos y comparativos.

## GLOSARIO

Término	Definición
Apomixis	Reproducción asexual por medio de semillas.
Clonalidad	Reproducción clonal.
Reproducción asexual	Producción de nuevos individuos sin la fusión de gametos o recombinación genética; resulta en individuos genéticamente idénticos al que los produce. Usualmente dividida en apomixis y reproducción clonal.
Reproducción clonal	Reproducción asexual a través de la propagación de partes de la planta que no incluyen semillas; también denominada crecimiento clonal o reproducción vegetativa (Vallejo-Marín et al 2010).

## Hipótesis para explicar la correlación entre poliploidía y la reproducción asexual

Se puede formular por lo menos tres hipótesis, no mutuamente exclusivas, para explicar la correlación entre la poliploidía y la reproducción asexual. **(1) La reproducción asexual y la poliploidía están indirectamente correlacionadas debido a que ambas evolucionan en respuesta a factores comunes o en ambientes similares.** En otras palabras, correlación no implica causalidad. Por ejemplo, las plantas en latitudes altas tienden a reproducirse asexualmente y a ser poliploides (Brochmann et al. 2004). La reproducción vegetativa o por apomixia puede estar favorecida en altas latitudes por ejemplo debido a una mayor capacidad de colonización en ambientes marginales (Bierzychudek 1985; Hörandl 2006). De manera similar, la poliploidía podría ser favorecida en estos ambientes debido a una mayor resistencia a fluctuaciones climáticas asociadas con cambios ambientales severos (Stebbins 1984; Brochmann et al. 2004; Hörandl 2006). Así mismo, se ha sugerido que tanto la poliploidía como la reproducción asexual podrían ser favorecidas en la colonización de nuevos ambientes, lo que podría ayudar a explicar su aparente sobre-representación en especies invasoras (te Beest et al. 2012). **(2) La poliploidía favorece la expresión de la reproducción asexual.** Esta hipótesis supone que la evolución de la poliploidía favorece una mayor expresión de la reproducción asexual (Gustafsson 1948; Stebbins 1950). El mecanismo que favorece una mayor inversión en reproducción asexual en poliploides puede ser simplemente que la poliploidía interfiere con la reproducción sexual y la reproducción asexual es la única estrategia de propagación disponible como parece ser el caso en plantas poliploides apomícticas (Stebbins 1950). **(3) La reproducción asexual facilita el establecimiento de la poliploidía.** La tercera hipótesis sugiere que la poliploidía evoluciona más comúnmente en especies diploides que son capaces de reproducirse asexualmente, y raramente en especies diploides sin reproducción asexual, porque la asexualidad permite la persistencia de genotipos poliploides aún en casos donde la reproducción sexual se encuentra comprometida (e.g. debido a la falta de parejas sexuales compatibles). Stebbins (1950) sugirió que, en general, la reproducción vegetativa o clonal es un pre-requisito para la evolución de la poliploidía, aunque existen numerosas excepciones de especies poliploides que no son capaces de reproducirse asexualmente.

## Análisis comparativos

La habilidad de distinguir entre las distintas hipótesis que explican la correlación entre la poliploidía y la reproducción asexual depende, en parte, en asignar direccionalidad a las transiciones evolutivas entre los estados de diploidía y poliploidía, y entre reproducción únicamente vía sexual y la capacidad de reproducirse asexualmente. En otras palabras, se necesita determinar, por ejemplo, si una mayor expresión de la capacidad de reproducción asexual evoluciona posteriormente a la duplicación del genoma. Para hacer esto es necesario realizar un análisis filogenético que incluya inferencias de estados ancestrales para cada rasgo, y que permita asignar polaridad a estos cambios a través de la historia evolutiva del grupo de estudio (Harvey y Pagel 1991; Pagel 1994). Desafortunadamente, a la fecha no existen análisis a nivel de angiospermas que permitan identificar las tasas relativas de transición filogenética entre estos rasgos.

El análisis filogenético de la correlación evolutiva entre asexualidad y poliploidía requiere de tres elementos: una filogenia, y estimaciones cuantitativas de poliploidía y de la capacidad relativa de reproducción vía sexual vs. asexual. Actualmente se dispone de una gran cantidad de hipótesis filogenéticas con diferentes grados de resolución lo que sugiere que la disponibilidad de filogenias no es un factor limitante (e.g., Olmstead et al. 2008; Bremer et al. 2009). Estudios de conteo de cromosomas (Goldblatt y Johnson 2006), modelos probabilísticos para estimar cambios en el número de cromosomas en un contexto filogenético (Mayrose et al. 2010), y más recientemente estudios de duplicación del genoma usando secuenciación masiva ofrecen la oportunidad de generar estimados detallados de la ploidía de grupos enteros y de identificar eventos de duplicación del genoma que datan del origen de las plantas con flores (e.g., Amborella Genome Project 2013). Por lo tanto, es probable que la disponibilidad de información en ploidía de grupos de plantas tampoco limite los análisis filogenéticos de correlación. Sin embargo, obtener datos cuantitativos de la expresión de la reproducción asexual puede ser más difícil (Arnaud-Haond et al. 2007). La variedad de estrategias de reproducción asexual en plantas (Klimes et al. 1997) ocasiona que sea difícil asociar estructuras particulares con la expresión de la asexualidad. Por ejemplo, la producción de semillas puede ser el resultado de la reproducción sexual o asexual (la última en especies apomícticas). También resulta complejo implementar métodos de cuantificación directa de la inversión en clonalidad en poblaciones naturales ya que frecuentemente las estructuras involucradas en la reproducción clonal del individuo genético (*genet*) también participan en el crecimiento vegetativo del individuo fisiológico (*ramet*), como es el caso de estolones y raíces. Por esta razón, es posible que métodos indirectos ofrezcan una solución al problema de cuantificar la expresión de la clonalidad en poblaciones naturales. Por ejemplo, un método clásico de estimación de reproducción clonal en plantas es la diversidad genotípica (Ellstrand y Roose 1987; Arnaud-Haond et al. 2007),  $P_d = G / N$ , donde  $G$  representa el número de genotipos distintos (*genets*), y  $N$  el número de individuos (*ramets*) en la muestra. Este y otros estimadores similares [e.g.,  $R = (G - 1) / (N - 1)$ ; Dorken y Eckert (2001)] ofrecen aproximaciones a la contribución de la reproducción sexual y asexual a la población. Cabe notar, que estas estimaciones no representan necesariamente la expresión de la clonalidad en el momento de la reproducción sino que indican la contribución asexual vs. sexual en el momento del muestreo, usualmente a nivel de adultos. Si los propágulos sexuales y asexuales tienen diferente eficacia biológica (o adecuación), lo que es probablemente común, las estimaciones de diversidad genotípica obtenidas en plantas establecidas no reflejaran necesariamente las tasas de inversión en los diferentes modos de reproducción. A pesar de estas limitaciones, las estimaciones de diversidad genotípica, son probablemente la forma más accesible de obtener datos de expresión de la reproducción asexual en un número suficiente de especies para llevar a cabo los análisis de correlación filogenética.

## Interacción entre la poliploidía y la clonalidad en neo-poliploides

La evolución reciente de especies poliploides (neo-poliploides, Ramsey y Schemske 2002) a partir de ancestros diploides ofrece una oportunidad excelente para investigar la manera en que la ploidía interactúa con la reproducción asexual. En esta sección discutiré el potencial de la reproducción clonal para afectar el origen y establecimiento de especies neo-poliploides.

### La reproducción asexual puede conferir seguridad reproductiva

Los neo-poliploides tienden a ocurrir de manera simpátrica con sus ancestros diploides (Ramsey y Schemske 2002). Al originarse, los neo-poliploides se encuentran en minoría en la población y la mayor parte de los apareamientos de los poliploides serán con genotipos diploides. Debido a que diferencias en ploidía usualmente resultan en cigotos inviables, los poliploides sufren de un costo reproductivo al que se denomina desventaja del citotipo en minoría (Levin 1975). Si los neo-poliploides dependen de la fecundación cruzada con otros individuos para reproducirse, esta situación puede llevar a la exclusión del nuevo citotipo y al fracaso del linaje poliploide. Por otra parte, este costo de los apareamientos entre citotipos podría disminuir en poliploides capaces de reproducción uniparental (e.g., autofertilización o clonalidad).

La clonalidad puede reducir los costos enfrentados por los citotipos en minoría de varias maneras. Por una parte, la capacidad de reproducción clonal puede actuar como un mecanismo de garantía reproductiva (*reproductive assurance*) que permita a los nuevos citotipos persistir aun cuando la tasa de éxito reproductivo a través de la fecundación cruzada sea limitada (Vallejo-Marín y O'Brien 2007). Hipotéticamente, uno o pocos individuos del nuevo citotipo pueden persistir y hasta aumentar en frecuencia clonalmente, generando nuevas oportunidades para el apareamiento de gametos entre individuos del mismo citotipo. De esta forma, la reproducción vegetativa provee una solución temporal a la limitación de la reproducción sexual impuesta a los citotipos en minoría.

Usualmente, las plantas con capacidad de reproducción asexual por medio de propágulos vegetativos, mantienen la capacidad de reproducirse sexualmente (Vallejo-Marín et al. 2010). En contraste, las plantas con reproducción asexual vía apomixis son usualmente incapaces de reproducirse a través de la vía sexual. Es interesante que la vasta mayoría de plantas apomícticas (así como los animales) son usualmente poliploides (Otto y Whitton 2000; Mable 2004). En este caso extremo, la reproducción asexual ha desplazado a la sexual, convirtiéndose en el único mecanismo disponible para la persistencia de estos grupos poliploides.

La agregación espacial de individuos del mismo citotipo por medio de la reproducción clonal (e.g., agrupando *ramets* del mismo *genet* poliploide) podría reducir la posibilidad del entrecruzamiento entre citotipos favoreciendo así una mayor expresión de la clonalidad en neo-poliploides (Baldwin y Husband 2013). En uno de los pocos estudios que han comparado el nivel de agregación espacial de genotipos de neo-poliploides y sus ancestros diploides, Baldwin y Husband (2013) encontraron que no había diferencia en el nivel de agregación espacial de clones en poblaciones diploides y tetraploides de *Chamaerion angustifolium* (L.) Holub. Sin embargo este resultado no invalida la posibilidad de que aunque no haya aumentado después de la poliploidización, el nivel de reproducción vegetativa heredado de los ancestros diploides pueda haber facilitado el establecimiento de los citotipos en minoría en una primera instancia. Estudios adicionales donde se determine el efecto de la agrupación espacial de genotipos debido a la reproducción vegetativa para disminuir el flujo génico dentro de poblaciones de ploidía mixta, pueden ayudar a determinar si en realidad la reproducción asexual puede favorecer al establecimiento de citotipos nuevos.

## La poliploidía puede influir la depresión endogámica, alterando el patrón de selección sobre la reproducción uniparental

Los organismos autopoliploides sufren de una menor depresión por endogamia que sus ancestros inmediatos diploides (Lande y Schemske 1985; Husband y Schemske 1997). Este fenómeno se debe en parte simplemente a que las mutaciones recesivas deletéreas que son responsables de la depresión por endogamia (Charlesworth y Charlesworth 1987), tienen menor probabilidad de ocurrir de manera homocigota en un organismo que es, por ejemplo, tetraploide que en uno diploide. Sin embargo la relación entre depresión por endogamia y poliploidía es más compleja y depende de otros factores, incluyendo si los poliploides se derivan de la hibridización de organismos diferenciados (e.g., entre especies distintas; aloplopoliploides) o no diferenciados (autopoliploides). La mayoría de estudios teóricos en las consecuencias de la poliploidía en la depresión por endogamia se han hecho en modelos autopoliploides, y no existen estudios que determinan hasta que nivel la depresión endogámica es influenciada por la alopoliploidía. Más aun, estudios teóricos sugieren que bajo ciertas condiciones la depresión endogámica en autopoliploides puede ser igual o incluso mayor que en sus equivalentes diploides (Ronfort 1999). Sin embargo, en los pocos organismos donde se ha estudiado esta pregunta empíricamente, existen pruebas que la depresión endogámica es de hecho más baja en poliploides que en diploides (Ramsey y Schemske 2002).

Si la poliploidía reduce la depresión endogámica, entonces es posible que el cambio en la presión selectiva actuando en los sistemas de apareamiento también cambie. La depresión por endogamia es uno de los factores principales que previenen la evolución de tasas mayores de autofertilización (Lande y Schemske 1985; Charlesworth y Charlesworth 1987). La reducción en la tasa de depresión por endogamia podría facilitar la evolución de tasas de autofertilización más altas en poliploides. Si a esto se agrega las posibles ventajas en la eficacia biológica de los poliploides de autofertilizarse como un mecanismo para reducir la transferencia de polen de otros citotipos incompatibles, entonces es esperable que incrementar la tasa de autofertilización pueda ser favorecido al disminuir los costos de la autofertilización (depresión por endogamia) y aumentar sus beneficios (reducir cruzas entre citotipos) (Rausch y Morgan 2005). Finalmente, cambios en la depresión por endogamia también pueden facilitar una mayor inversión en la expresión de la reproducción clonal (Baldwin y Husband 2013). Uno de los mecanismos que pueden limitar la inversión en reproducción clonal es el incremento en las tasas de autofertilización que resulta de la agregación espacial y la transferencia de polen entre plantas del mismo genotipo (componente clonal de la geitonogamia; Eckert 2000; Vallejo-Marín et al. 2010). A menores tasas de depresión endogámica, se esperaría que la selección en contra de la agregación espacial de genotipos vía reproducción clonal se relajara.

### La reproducción asexual puede estabilizar a los sistemas neo-poliploides

El estudio de sistemas donde la transición a la poliploidía es muy reciente ofrece una valiosa oportunidad para entender el efecto de la interacción entre poliploidía y la reproducción asexual. En esta sección describiré el caso de la evolución de *Mimulus peregrinus* Vallejo-Marín (Phrymaceae) una especie clonal poliploide originada en los últimos 140 años (Vallejo-Marín 2012). La evolución de *M. peregrinus* representa el ejemplo más reciente de especiación por la vía de alopoliploidización en plantas, un proceso que ha dado origen a diversas especies en los últimos 200 años incluyendo ejemplos en los géneros *Tragopogon* L. (Buggs 2008), *Senecio* L. (Hegarty et al. 2012), *Spartina* Schreb. (Ainouche et al. 2004) y *Cardamine* L. (Mandáková et al. 2013).

El género *Mimulus* (Phrymaceae) contiene aproximadamente 120 especies de plantas herbáceas anuales o perennes distribuidas a través del continente Americano, en Asia y Australia (Beardsley y Olmstead 2002). Uno de los centros principales de diversificación de este género está en el Oeste de Norteamérica. Diferentes especies del género *Mimulus* fueron introducidas al Reino Unido en el siglo XIX, donde fueron adoptadas como plantas de ornato (Vallejo-Marín y Lye 2013). Esta serie de introducciones agrupó especies de *Mimulus* que ocurren naturalmente en regiones alopatricas. Dos especies, *M. guttatus* DC. y *M. luteus* L. fueron introducidas en la primera parte del siglo XIX desde Norteamérica y Chile, respectivamente (Roberts 1964). Estas dos especies forman parte de la misma sección dentro de *Mimulus* (Sección *Simiolus*), pero difieren en el número de cromosomas (Grant 1924; Mukherjee y Vickery 1962). Mientras que *M. guttatus* es diploide ( $2n = 2x = 28$ ), *M. luteus* es tetraploide ( $2n = 4x = 60-62$ ). Los híbridos entre estas dos especies son plantas triploides ( $2n = 3x = 45-46$ ), estériles que se encuentran naturalizadas en el Reino Unido desde la década de 1870, y se les denomina *M. x robertsii* (Silverside 1990; Preston et al. 2002) (Fig. 1). En 2011, se descubrieron individuos alopoliploides ( $2n = 6x = 92$ ) creciendo en una población de *M. x robertsii* en el sur de Escocia. Esta especie se describió con el nombre de *M. peregrinus*, y a diferencia de los triploides con los que co-ocurre, *M. peregrinus* presenta una alta tasa de fertilidad polínica y es capaz de reproducirse vía semillas (Vallejo-Marín 2012). La diferencia en número cromosómico entre *M. peregrinus* y las especies putativas parentales, *M. guttatus* y *M. luteus* resulta en el aislamiento reproductivo de la especie nueva (MVM, resultados no publicados). Sin embargo, el cruzamiento entre individuos distintos de *M. peregrinus* resulta en tasas altas de producción de semillas.



**Figura 1.** Individuo del híbrido triploide estéril *Mimulus x robertsii* (Phrymaceae). Poblaciones de *M. x robertsii* ( $2n = 3x = 45, 46$ ) se mantienen a través de reproducción clonal (vegetativa) a lo largo de arroyos y zonas húmedas en el Reino Unido. Algunas de estas poblaciones han dado origen a la especie alopoliploide *M. peregrinus* ( $2n = 6x = 92$ ), la cual combina la capacidad de reproducirse clonalmente con una alta tasa de fertilidad sexual vía semillas. La fotografía muestra una planta triploide en la región de las tierras altas sureñas en South Lanarkshire, Escocia. Diámetro aproximado de la flor: 3cm.

**Figure 1.** Individual of the triploid, sterile, taxon *Mimulus x robertsii* (Phrymaceae). Populations of *M. x robertsii* ( $2n = 3x = 45, 46$ ) persist through clonal reproduction along streams and wet areas in the United Kingdom. Some of these populations have given rise to the allopolyploid species, *M. peregrinus* ( $2n = 6x = 92$ ), which combines clonal reproduction with a high rate of sexual fertility via seeds. This photograph shows a triploid individual in the region of the southern highlands in South Lanarkshire, Scotland. Approximate floral diameter: 3cm.

En el caso de *M. peregrinus*, el papel de la reproducción asexual en el origen de este poliploide es evidente. La ausencia local de *M. guttatus* y *M. luteus* en la población de origen de *M. peregrinus*, y en cambio la abundancia numérica del triploide *M. x robertsii*, sugieren que el poliploide se ha originado a través de la duplicación del genoma de un triploide (Vallejo-Marín 2012). Debido a la alta tasa de infertilidad del triploide (Roberts 1964; Vallejo-Marín 2012), las poblaciones naturales de este taxón se deben de mantener casi exclusivamente a través de reproducción clonal por medio de la dispersión de fragmentos vegetativos de la planta. En este caso, la reproducción clonal ha actuado como un mecanismo de garantía reproductiva que ha permitido al híbrido triploide persistir lo suficiente como para que se haya podido generar un taxón poliploide fértil.

La coexistencia temporal y espacial del ancestro triploide y su derivado poliploide, así como el hecho de que el evento de poliploidización que dio origen a *M. peregrinus*, ofrecen a su vez la oportunidad de estudiar experimentalmente las consecuencias inmediatas de la poliploidización en la expresión de la reproducción asexual. Es posible, por ejemplo, comparar la inversión en la reproducción clonal en las especies parentales, el híbrido triploide, y la nueva especie alopoliploide (Vallejo-Marín y Lye 2013). Aún más, la capacidad de re-sintetizar alopoliploides usando colchicina (Hegarty et al. 2012), ofrece la oportunidad de comparar las consecuencias fenotípicas de la poliploidización en poblaciones naturales con lo observado en alopoliploides recreados experimentales (cf., Rosenthal et al. 2005).

## Conclusión

La correlación entre la poliploidía y la reproducción asexual se ha reconocido desde hace más de 60 años. Aunque existen varias hipótesis no mutuamente exclusivas para explicar cómo puede surgir esta asociación, a la fecha carecemos de evidencia directa de la causalidad y direccionalidad de esta correlación. El uso combinado de análisis comparativos y el estudio de organismos poliploides, capaces de reproducirse asexualmente, y de origen reciente ofrece una oportunidad para desarrollar y evaluar estas hipótesis. El estudio de la interacción entre la poliploidía y la reproducción asexual es un campo fértil para el estudio de procesos evolutivos y ecológicos que han sido clave en la historia de la especiación en plantas.

## Agradecimientos

El autor agradece a Rubén Torices Blanco por su generosa invitación a contribuir a este volumen de sistemas reproductivos en plantas, y a dos revisores anónimos por sus valiosas sugerencias. Este trabajo es financiado en parte por una beca del Natural Environment Research Council, Reino Unido (NE/J012645/1).

## Referencias

- Ainouche, M., Baumel, A., Salmon, A., Yannic, G. 2004. Hybridization, polyploidy and speciation in *Spartina* (Poaceae). *New Phytologist* 161:165-172.
- Amborella Genome Project 2013. The *Amborella* genome and the evolution of flowering plants. *Science* 342:1241089.
- Arnaud-Haond, S., Duarte, C.M., Alberto, F., Serrao, E.A. 2007. Standardizing methods to address clonality in population studies. *Molecular Ecology* 16:5115-5139.
- Baldwin, S.J., Husband, B.C. 2013. The association between polyploidy and clonal reproduction in diploid and tetraploid *Chamerion angustifolium*. *Molecular Ecology* 22:1806-1819.
- Beardsley P. M., Olmstead, R.G. 2002. Redefining Phrymaceae: The placement of *Mimulus*, tribe *Mimuleae* and *Phryma*. *American Journal of Botany* 89:1093-1102.
- te Beest, M., Le Roux, J.J., Richardson, D.M., Brysting, A.K., Suda, J., Kubešová, M., Pyšek, P. 2012. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany* 109: 19-45.

- Bierzzychudek P. 1985. Patterns in plant parthenogenesis. *Experientia* 41:1255-1264.
- Bremer, B., Bremer, K., Chase, M.W., Fay, M.F., Reveal, J.L., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Stevens, P. F., Anderberg, A.A., Moore, M.J., Olmstead, R.G., Rudall, P.J., Sytsma, K.J., Tank, D.C., Wurdack, K., Xiang, J.Q.Y., Zmarzty, S. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105-121.
- Brochmann, C., Brysting, A., Alsos, I., Borgen, L., Grundt, H., Scheen, A., Elven, R. 2004. Polyploidy in arctic plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:521-536.
- Buggs, R.J.A. 2008. Towards natural polyploid model organisms. *Molecular Ecology* 17:1875-1876.
- Charlesworth, D., Charlesworth, B. 1987. Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:237-268.
- Dorken, M.E., Eckert, C.G. 2001. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology* 89:339-350.
- Eckert, C.G. 2000. Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology* 81:532-542.
- Ellstrand, N.C., Roose, M. L. 1987. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany* 74:123-131.
- Fryxell, P.A. 1957. Mode of reproduction of higher plants. *The Botanical Review* 23:135-233.
- Goldblatt, P., Johnson, D.E. 2006. Index to plant chromosome numbers, 2001-2003. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 106.
- Grant, A.L. 1924. A monograph of the genus *Mimulus*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 11:99-380.
- Gustafsson, Å. 1948. Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. *Hereditas* 34:1-22.
- Harvey, P.H., Pagel, M.D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, NY, Estados Unidos.
- Hegarty, M.J., Abbott, R.J., Hiscock, S.J. 2012. Allopolyploid speciation in action: The origins and evolution of *Senecio cambrensis*. En: P.S., Soltis, D.E., (eds.). *Polyploidy and Genome Evolution*, pp. 245-270. Springer-Verlag, Berlin, Alemania.
- Hörandl, E. 2006. The complex causality of geographical parthenogenesis. *New Phytologist* 171:525-538.
- Husband, B.C., Schemske, D.W. 1997. The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *Epilobium angustifolium* (Onagraceae): Implications for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution* 51:737-746.
- Jiao, Y., Wickett, N.J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A.S., Landherr, L., Ralph, P.E., Tomsho, L. P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P.S., Soltis, D.E., Clifton, S. W., Schlarbaum, S.E., Schuster, S.C., Ma, H., Leebens-Mack, J., de Pamphilis, C.W. 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* 473:97-113.
- Klimes, L., Klimesova, J., Hendriks, R., Van Groenendael, J. 1997. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. En: de Kroon, H., van Groenendael, J. (eds.). *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*, pp. 29. Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos.
- Lande R., Schemske, D.W. 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. 1. Genetic models. *Evolution* 39:24-40.
- Levin D.A. 1975. Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* :35-43.
- Mable B.K. 2004. 'Why polyploidy is rarer in animals than in plants': myths and mechanisms. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:453-466.
- Mandáková, T., Kovarik, A., Zozomová-Lihová, J., Shimizu-Inatsugi, R., Shimizu, K.K., Mummenhoff, K., Marhold, K., Lysak, M.A. 2013. The more the merrier: recent hybridization and polyploidy in *Cardamine*. *Plant Cell* 25:3280-3295.
- Mayrose, I., Barker, M.S., Otto, S.P. 2010. Probabilistic models of chromosome number evolution and the inference of polyploidy. *Systematic Biology* 59: 132-44.
- Mayrose I., Zhan, S.H., Rothfels, C.J., Magnuson-Ford, K., Barker, M.S., Rieseberg, L.H., Otto, S.P. 2011. Recently formed polyploid plants diversify at lower rates. *Science* 333:1257-1257.
- Mukherjee B.B., Vickery, R.K. 1962. Chromosome counts in the section *Simiolus* of the genus *Mimulus* (Scrophulariaceae). V. The chromosomal homologies of *M. guttatus* and its allied species and varieties. *Madroño* 16:141-172.
- Olmstead, R.G., Bohs, L., Migid, H.A., Santiago-Valentin, E., Garcia, V.F., Collier, S.M. 2008. A molecular phylogeny of the Solanaceae. *Taxon* 57:1159-1181.
- Otto, S.P. 2007. The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell* 131:452-462.
- Otto, S., Whitton, J. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual Reviews Genetics* 34:401-437.
- Pagel, M.D. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proceedings of the Royal Academy of Science London B* 255:37-45.
- Preston, C.D., Pearman, D.A., Dines, T.D. 2002. *New Atlas of the British and Irish Flora*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido.
- Ramsey, J., Schemske, D.W. 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 33:589-639.
- Rausch, J.H., Morgan, M.T. 2005. The effect of self-fertilization, inbreeding depression, and population size on autopolyploid establishment. *Evolution* 59: 1867-1875.
- Roberts, R.H. 1964. *Mimulus* hybrids in Britain. *Watsonia* 6:70-75.
- Ronfort, J. 1999. The mutation load under tetrasomic inheritance and its consequences for the evolution of the selfing rate in autotetraploid species. *Genetical Research* 74:31-42.
- Rosenthal, D.M., Rieseberg, L.H., Donovan, L.A. 2005. Re-creating ancient hybrid species' complex phenotypes from early-generation synthetic hybrids: Three examples using wild sunflowers. *The American Naturalist* 166:26-41.
- Silverside, A.J. 1990. A new binomial in *Mimulus*. *Watsonia* 18:210-212.
- Soltis, D.E., Albert, V.A., Leebens-Mack, J., Bell, C.D., Paterson, A.H., Zheng, C., Sankoff, D., de Pamphilis, C.W., Wall, P.K., Soltis, P.S. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* 96:336-348.
- Stebbins, G.L. 1984. Polyploidy and the distribution of the Arctic-Alpine Flora. New evidence and a new approach. *Botanica Helvetica* 94:1-13.
- Stebbins, G.L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York, Estados Unidos.
- Vallejo-Marín, M. 2012. *Mimulus peregrinus* (Phrymaceae): A new British allopolyploid species. *PhytoKeys* 14:1-14.
- Vallejo-Marín, M., Lye, G.C. 2013. Hybridisation and genetic diversity in introduced *Mimulus* (Phrymaceae). *Heredity* 110:111-122.
- Vallejo-Marín, M., O'Brien, H.E. 2007. Correlated evolution of self-incompatibility and clonal reproduction in *Solanum* (Solanaceae). *New Phytologist* 173:415-421.
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M.E., Barrett, S.C.H. 2010. The Ecological and Evolutionary Consequences of Clonality for Plant Mating. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics* 41:193-213.
- Wood, T.E., Takebayashi, N., Barker, M.S., Mayrose, I., Greenspoon, P.B., Rieseberg, L.H. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106:13875-13879.