



Analía Lanteri

Facultad de Ciencias Naturales y Museo,
Universidad Nacional de La Plata

**Viviana Confalonieri y Marcela
Rodríguez**

Facultad de Ciencias Exactas y
Naturales, UBA

La partenogénesis en el reino animal

Hace poco más de una década una noticia científica conmovía al mundo: la clonación de un mamífero (CIENCIA HOY, 7 (39): 20-22, 1997). Sin embargo, la capacidad de producir una progenie idéntica a la madre, en ausencia de fertilización, es muy frecuente en el reino vegetal y en un gran número de especies animales. Ello se logra a través de un mecanismo reproductivo denominado *partenogénesis*.

¿Qué es la partenogénesis?

La gran mayoría de los animales se reproduce sexualmente, de modo que el desarrollo del huevo se inicia luego de que el óvulo es fertilizado por un espermatozoide. Sin embargo, en el 1% de las especies del planeta los huevos pueden desarrollarse sin que haya ocurrido previa fertilización o fusión de los núcleos de las gametas femenina y masculina. Este tipo de reproducción se denomina *partenogénesis*, del griego *parthenos*, virgen, y *génesis*, generación.

La partenogénesis es particularmente frecuente entre las especies vegetales (con excepción de las gimnospermas o coníferas). Además, ha sido comprobada en alrededor de ochenta vertebrados de sangre fría, como algunos peces (*Poeciliidae*), anfibios (*Anura*, *Urodela*), reptiles (lagartos de las familia *Gekkonidae* y *Teiidae*, entre otras), y en numerosos grupos de invertebrados como gusanos planos y cilíndricos (platelmintos y nemátodos), caracoles (gastropodos), lombrices de tierra (*Oligoquetos lumbricidae*), bichos bolita (crustáceos *Isopoda*) e insectos de los órdenes *Lepidoptera* (polillas), *Diptera* (moscas, mosquitos y jejenes) y *Coleoptera* (gorgojos y taladrillos). La familia de animales con mayor número de especies partenogénéticas es *Curculionidae*, la cual incluye a gorgojos, picudos y taladrillos.

Las especies partenogénéticas de vertebrados, como algunos lagartos de la familia *Gekkonidae* (figura 1)



Figura 1. *Heteronotia binoei*, especie de lagarto de la familia *Gekkonidae* distribuida en Australia, que presenta poblaciones partenogénéticas con un amplio rango geográfico y poblaciones bisexuales de distribución más restringida.

PARTENOGÉNESIS APOMÍCTICA Y AUTOMÍCTICA

PARTENOGÉNESIS APOMÍCTICA (APOMIXIS)

Se suprime la división reduccional de la meiosis y solo tiene lugar una división de maduración similar a una mitosis, que da por resultado una gameta femenina con un número cromosómico igual al de las células somáticas ($2n$). Como no existe recombinación por *crossing-over* (intercambio de segmentos entre cromátides hermanas), los descendientes de hembras apomícticas son clones de sus madres. Los gorgojos exhiben este tipo de partenogénesis.

PARTENOGÉNESIS AUTOMÍCTICA (AUTOMIXIS)

Ocurre una meiosis normal, de modo que la gametogénesis da por resultado cuatro núcleos haploides, y uno de ellos (normalmente el ovocito) se fusiona con un cuerpo polar, restituyéndose así el número diploide en la descendencia. La principal diferencia entre reproducción sexual y automixis es que en la primera hay fertilización por un espermatozoide (anfimixis) y en la segunda se produce una autofecundación (automixis). Este tipo de partenogénesis se ha observado en bichos palos, moscas blancas y polillas.

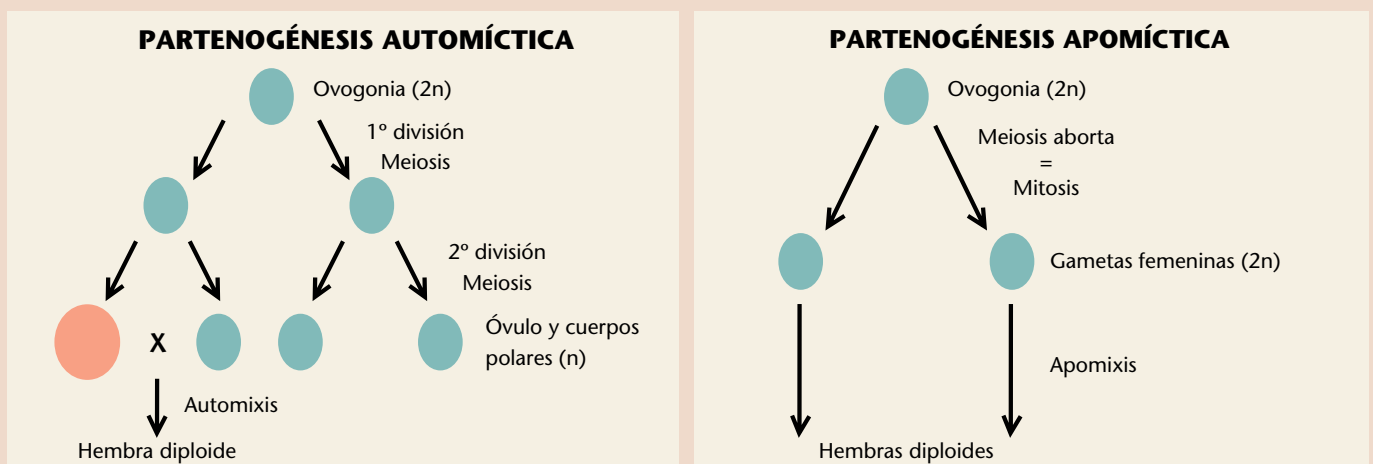


Figura 2. Esquema que ilustra la gametogénesis en organismos con partenogénesis automíctica (con meiosis y autofecundación entre óvulo y un cuerpo polar) y apomíctica (sin meiosis, con gametas femeninas diploides, capaces de producir hembras que son clones de sus madres).

presentan poblaciones conformadas exclusivamente por hembras que producen descendientes genéticamente idénticos a ellas, mecanismo conocido como reproducción clonal. El término *clonación* (del griego *klon*, retoño) hace referencia a la obtención de uno o varios individuos genéticamente idénticos a la célula que les dio origen. En la última década del siglo XX dicho término alcanzó gran difusión en los medios científico-académicos y en la prensa, debido a la obtención del primer clon de un mamífero, la oveja Dolly, a partir de una célula diferenciada (CIENCIA HOY, 7 (39): 20-22, 1997). Por eso en la actualidad se habla de ‘clonación artificial’, con fines reproductivos o terapéuticos, en contraposición con la ‘clonación natural’ o partenogénesis.

La reproducción clonal incluye otras dos variantes, la hibridogénesis y la pseudogamia, en las cuales es necesaria la participación de los machos de la misma especie o de una especie emparentada y simpátrida (que habita en la misma área). En la hibridogénesis hay fusión entre el ovocito haploide y el núcleo espermático de dichas especies, pero los cromosomas masculinos son removidos y sólo el complemento cromosómico femenino se transmite a la célula huevo. En la pseudogamia o ginogénesis no hay fertilización, pero es preciso que el espermatozoide de la ‘especie donante’ active la división del huevo. Estas especies, entre las que se citan varios peces de la familia *Poeciliidae* y taladrillos del género *Ips*, pueden presentar reproducción bisexual en la siguiente generación.

En los invertebrados, y particularmente en los insectos, las progenitoras partenogenéticas pueden originar

sólo hembras (*partenogénesis telitóquica*), sólo machos (*partenogénesis arrenotóquica*) o individuos de ambos sexos (*partenogénesis anfitóquica*). La partenogénesis telitóquica es la más común y puede ser apomítica o automítica, dependiendo de la presencia o ausencia de meiosis (división celular que permite obtener gametas con la mitad del número cromosómico que las células somáticas) (recuadro I y figura 2).

La abeja melífera y numerosas avispa de la serie parasítica de los himenópteros presentan un sistema reproductivo haplo-diploide, en que coexisten la reproducción bisexual y la partenogénesis (figura 3). A partir de huevos no fecundados se originan machos haploides (zánganos) por partenogénesis arrenotóquica y a partir de huevos fecundados se originan hembras diploides (obreras y reina).

Las pulgas de agua, pequeños crustáceos acuáticos comúnmente empleados como alimento de peces (figura 4), exhiben una partenogénesis cíclica en la cual las formas partenogenéticas aparecen cuando las condiciones del ambiente son favorables. En invierno las hembras se reproducen sexualmente y realizan puestas de huevos grandes, ricos en vitelo (sustancia de reserva), que se desarrollan lentamente. Pero en verano las puestas incluyen numerosos huevos de tamaño pequeño y vitelo escaso, que se desarrollan rápidamente sin que medie fertilización. Este mecanismo evita que los huevos se desequen con el calor y los adultos alcancen su mayor expansión poblacional durante la estación más favorable.

Los pulgones (áfidos) y las avispa productoras de agallas (cinipoideos) exhiben una partenogénesis cíclica bastante complicada en que las hembras partenogenéticas manifiestan un pronunciado polimorfismo y habitan en distintos ambientes y/o plantas hospedadoras. Por ejemplo, el áfido del Hemisferio Norte *Sacchiphantes viridis* presenta un ciclo alternante de generaciones sexuales y partenogenéticas entre dos especies de coníferas. Los huevos fertilizados son puestos en abetos y dan origen a hembras partenogenéticas, cuya progenie es alada y migra hacia los alerces. En ese hospedador los áfidos producen varias generaciones partenogenéticas y, al año siguiente, la última generación migra nuevamente hacia los abetos, donde nacen individuos que se reproducen sexualmente y completan el ciclo. Por otra parte, dos especies estrictamente partenogenéticas habrían derivado del áfido *S. viridis*: *S. habietis*, cuyos hospedadores son los abetos, y *S. segregis*, cuyo único hospedador es el alerce. En ambas especies la generación sexual se suprimió completamente. Los estudios realizados sugieren, además, que la alternancia de generaciones sexuales y asexuales en áfidos estaría influenciada por factores del ambiente, pues en regiones de clima templado los ciclos alternantes son más comunes que en zonas próximas a los polos o el ecuador.

Figura 3. Esquema que ilustra la reproducción en organismos haplo-diploides, como las abejas melíferas y otros insectos del orden *Hymenoptera*, en que por reproducción sexual se obtienen hembras (obreras y reina) y por partenogénesis arrenotóquica se obtienen machos (zánganos).

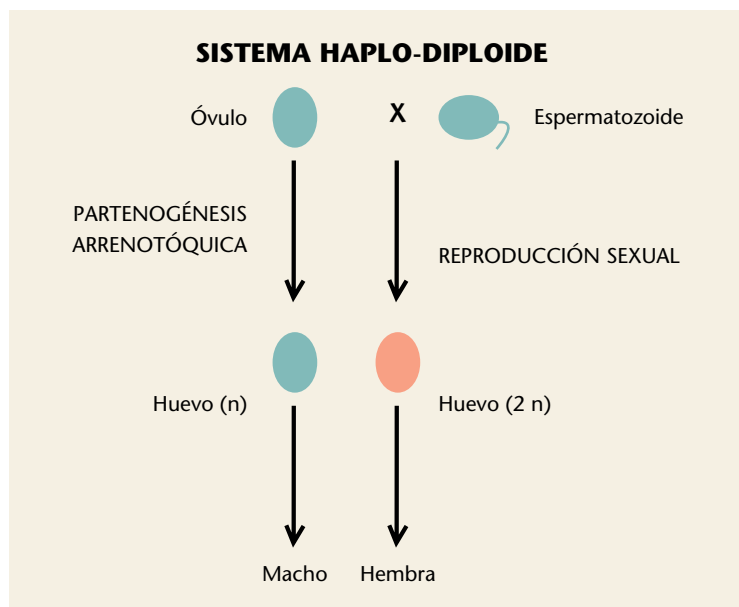




Figura 4. *Daphnia pulex* (pulga de agua), especie de crustáceo de agua dulce empleada frecuentemente como alimento de peces. Presenta una partenogénesis cíclica, donde las formas partenogenéticas aparecen cuando las condiciones del ambiente son favorables.

Figura 5. Rotífero de la familia *Bdelloidae* visto al microscopio electrónico. Estos animales acuáticos, microscópicos, habrían evolucionado en ausencia de reproducción sexual durante unos 35 millones de años (asexuales antiguos) y se habrían diversificado por la acumulación de mutaciones y la acción de la 'selección divergente'.

Asexuales antiguos y la paradoja del sexo

Estudios filogenéticos tendientes a reconstruir la historia evolutiva de distintos grupos de organismos señalan que la partenogénesis habría surgido muchas veces independientemente en el árbol de la vida (véase 'Cladismo y diversidad biológica', *CIENCIA HOY*, 4 (21): 26-34, 1992). Asimismo, en cada uno de los grupos taxonómicos que presenta este tipo de reproducción, las especies partenogenéticas son linajes derivados (más recientes en términos evolutivos), con respecto a sus probables antecesores con reproducción sexual.

Existen sin embargo algunos grupos de eucariotas de rango superior conformados enteramente por especies partenogenéticas a los que se conoce como *asexuales antiguos*, ya que han vivido sin sexo por millones de años. Uno de los ejemplos mejor estudiados es el de los rotíferos bdelloideos (figura 5), animales microscópicos que habitan en ríos, estanques y otros ambientes húmedos, entre los cuales no se conocen los machos. Datos moleculares de secuencias de ADN (véase 'ADN: una molécula maravillosa', *CIENCIA HOY*, 2 (8): 28-35, 1990; 'El ADN del pasado: estudio del material genético de las momias y los fósiles', *CIENCIA HOY*, 11 (64): 45-55) y del registro

fósil señalan que habrían vivido sin reproducción sexual por unos 35 millones de años.

Los *asexuales antiguos* han recibido el curioso apelativo de *asexuales escandalosos*, por la idea generalizada entre los científicos respecto a que las especies con partenogénesis apomítica o clonal son líneas evolutivamente muertas y están condenadas a la extinción (véase 'Vida en extinción', *CIENCIA HOY*, 2 (10): 26-35, 1990), pues carecen de los mecanismos generadores de variabilidad genética asociados a la meiosis. Sin embargo, estas ideas están siendo refutadas por los estudios moleculares, que dan cuenta de una considerable variabilidad genética en muchas especies clonales, tanto de vertebrados como de invertebrados, y sugieren que estas criaturas habrían sido capaces de originar especies diferentes (véase 'La variabilidad genética y la conservación de poblaciones naturales', *CIENCIA HOY* 6 (27): 14-20). Por acumulación de mutaciones raras (cambios aleatorios en las secuencias de bases del ADN), dichas especies incrementarían la variabilidad a largo plazo, en contraposición con las especies *automíticas* (con partenogénesis meiótica), cuyo número cromosómico diploide se restaura por la fusión del ovocito con un cuerpo polar, impidiendo que aumente la heterocigosis y ocasionando una gran pérdida de variabilidad genética en cada episodio reproductivo.

Por otra parte, investigaciones recientes en varias especies de invertebrados que se creían exclusivamente partenogenéticas han demostrado que algunas de ellas presentan 'sexo esporádico', dado que bajo ciertas condiciones aparecen machos en sus poblaciones. Este intercambio ocasional entre los genomas de machos y de hembras sería suficiente para reducir significativamente los perjuicios ocasionados por la asexualidad y posibilitaría la persistencia de las especies partenogenéticas a corto y largo plazo.

Ahora bien, si las especies partenogenéticas no son líneas evolutivamente muertas y la reproducción clonal les confiere una serie de ventajas sobre las especies de reproducción sexual, ¿por qué la mayoría de las especies animales se reproduce sexualmente? Esta pregunta conduce a una paradoja aún no resuelta que se conoce como 'la paradoja del sexo' (Maynard Smith, 1978).

En efecto, las especies clonales tienen la posibilidad de colonizar nuevos ambientes a partir de una sola hembra, que no necesita del encuentro con el sexo opuesto para poder procrear, y que además tendría un mayor potencial biótico. Se habla entonces de un doble costo del sexo, pues en la reproducción sexual se debe invertir energía en la búsqueda de la pareja y el apareamiento, así como también en la producción de estructuras reproductivas (por ejemplo, las flores en las plantas). Durante la época de apareamiento los animales tienen menor capacidad de conseguir recursos y de evadir a los depredadores, la cópula implica riesgos de adquirir ciertas enfermedades y la mezcla aleatoria de genes (durante la meiosis y con los del sexo opuesto en la anfimixis) podría determinar la pérdida de las combinaciones génicas que les han permitido sobrevivir exitosamente durante muchas generaciones.

Con todos estos costos es difícil entender por qué prevalece el sexo y por qué 'la paradoja del sexo' no se ha resuelto definitivamente. Sin embargo, la mayoría de los biólogos evolutivos concuerda en que la reproducción sexual favorece el surgimiento de mutaciones beneficiosas por recombinación y determina un aumento de la variabilidad genética y de la eficiencia de la selección natural, posibilitando la adaptación de los organismos frente a los cambios ambientales. De ahí su prevalencia sobre cualquier tipo de reproducción asexual.

Origen de la partenogénesis

A pesar de que se conocen muchas especies partenogenéticas, poco se sabe acerca de los mecanismos que han originado este tipo de reproducción. En el reino animal se han propuesto cuatro mecanismos básicos que determinarían la transición a la asexualidad: partenogénesis espontánea (por mutación), por hibridación, contagiosa e infecciosa (recuadro II y figura 6). Asimismo,

TIPOS DE PARTENOGENÉNESIS SEGÚN SU ORIGEN

PARTENOGENÉNESIS ESPONTÁNEA

Los linajes partenogenéticos surgirían por mutaciones producidas en genes que intervienen en la sexualidad, la meiosis o los niveles hormonales.

PARTENOGENÉNESIS POR HIBRIDACIÓN

En los híbridos resultantes del cruzamiento entre dos especies de reproducción sexual, la meiosis podría estar impedida y ello conduciría a una pérdida de la sexualidad.

PARTENOGENÉNESIS CONTAGIOSA

Los genes que determinan la asexualidad se transmitirían de manera contagiosa, por hibridación entre hembras partenogenéticas preexistentes (que adquirieron previamente dichos genes) y machos de la misma especie u otra cercanamente relacionada, de reproducción sexual.

PARTENOGENÉNESIS INFECCIOSA

El origen de los linajes partenogenéticos se debería a la infección por diversos microorganismos de herencia materna, como la bacteria *Wolbachia*.

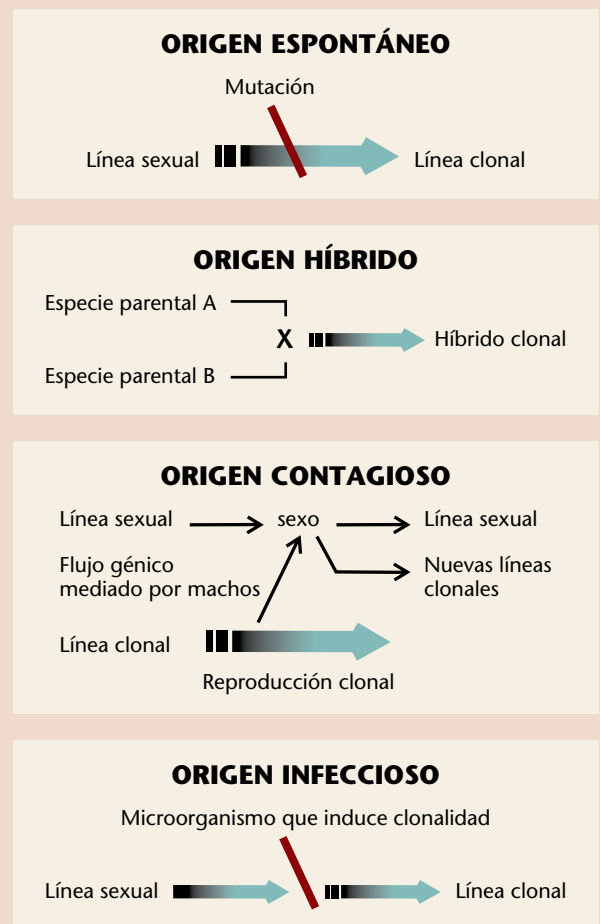


Figura 6. Esquema que ilustra las hipótesis más comunes para explicar el origen de la partenogénesis en animales: espontáneo, híbrido, contagioso e infeccioso. Modificado de Simon et al. (2003).

en cada grupo animal la partenogénesis adquiere rasgos particulares. Por ejemplo, en insectos se halla frecuentemente correlacionada con la atrofia completa o parcial de las alas, de modo que las especies partenogenéticas presentan *vagilidad* (capacidad de movimiento por medios propios) escasa o nula en el estado adulto. La ausencia de alas constituye una desventaja para los insectos de reproducción sexual que deben trasladarse para el encuentro con el sexo opuesto, pero no afecta a las formas partenogenéticas, donde la disminución en la capacidad de vuelo estaría correlacionada con una mayor fecundidad e incrementaría el potencial de dispersión pasiva a través de las formas inmaduras (huevos, larvas o pupas).

La correlación entre partenogénesis y ausencia de alas se observa en muchos insectos de vida parásita, como piojos y pulgas, y en algunas especies de vida libre que habitan en ambientes donde el costo energético del vuelo es alto, por ejemplo en estepas, desiertos, costas oceánicas o zonas de alta montaña. En ambientes con una mayor complejidad biótica, como los bosques y las selvas, existe una menor proporción de insectos ápteros y la partenogénesis es menos frecuente.

Otra característica comúnmente asociada con la partenogénesis es la poliploidía, definida como el aumento de la dotación cromosómica completa de un organismo, de tal suerte que sus células somáticas tienen tres o más juegos de cromosomas. Dado que las hembras poliploides producen generalmente gametas inviables, pues la meiosis da lugar a un número irregular de cromosomas en cada núcleo, la partenogénesis se convierte en la única forma de escapar de la esterilidad.

Para explicar el origen de la poliploidía se han propuesto dos hipótesis principales. La hipótesis de hibridación plantea que algunas hembras que habrían adquirido la capacidad de producir ovocitos con un número $2n$ de cromosomas serían fecundadas ocasionalmente por machos normales (esperma n), originándose así una progenie triploide de origen híbrido. Niveles mayores de ploidía se obtendrían como consecuencia de sucesivas hibridaciones, como ocurre en vertebrados partenogenéticos. Según la hipótesis de segregación, bajo los efectos de las bajas temperaturas u otras variables ambientales algunas hembras podrían adquirir la capacidad de originar una progenie con distintos grados de ploidía, debido a la formación de diferentes placas metafásicas durante la división celular.

El descubrimiento de la bacteria endosimbionte *Wolbachia pipientis* (Rickettsiales) infectando numerosas especies de artrópodos y nemátodos abrió una nueva posibilidad en el estudio del origen de la asexualidad en estos organismos: la *partenogénesis infecciosa*.

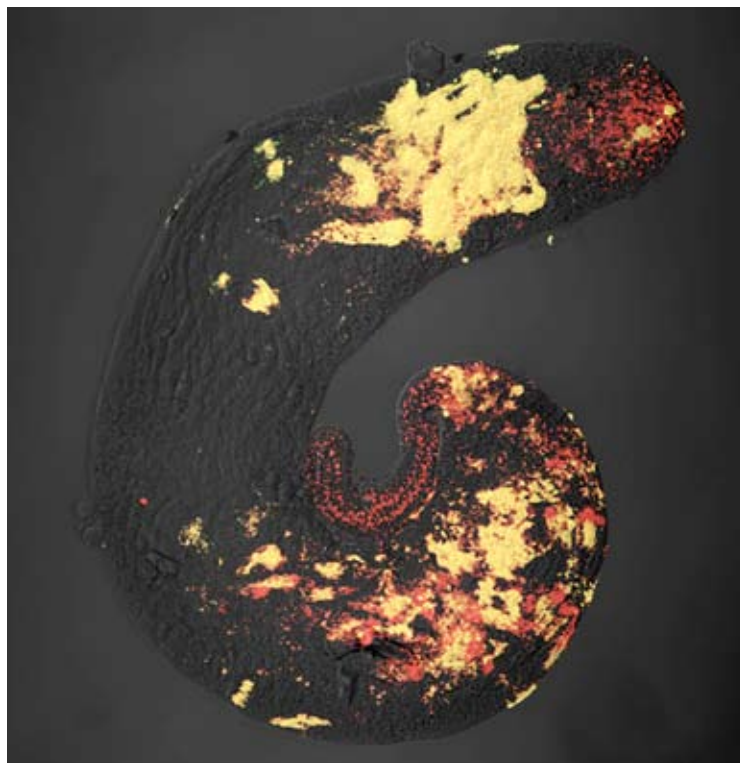
Wolbachia (figura 7), como se la conoce en la literatura especializada, se transmite principalmente por vía materna (de madres a hijas mediante las células reproductivas) y también por transferencia horizontal (entre

especies no relacionadas filogenéticamente que viven en ambientes similares), y sería responsable del origen de partenogénesis telitóquica y de otras alteraciones reproductivas en artrópodos. La bacteria emplea una 'estrategia egoísta' al utilizar a sus hospedadores para su propia expansión, y de este modo ha llegado a infectar al 75% de los insectos, al 45% de los arácnidos y al 35% de los isópodos terrestres (bichos bolita), infección que alcanza el nivel de pandemia.

La inducción de partenogénesis por *Wolbachia* fue demostrada para himenópteros parasitoides (pequeñas avispas cuyas hembras depositan huevos en otros insectos o arañas, desarrollándose a expensas de sus hospedadores), con sistemas haplo-diploides (hembras diploides y machos haploides). Las hembras infectadas producen una progenie enteramente diploide de hijas que se reproducen por partenogénesis telitóquica, pero si la infección se cura con antibióticos, las hembras 'sanas' vuelven a producir machos por arrenotoquia.

En especies de insectos diplo-diploides (hembras y machos diploides) el efecto de *Wolbachia* es aún poco conocido. Podría estar involucrada en el origen de la partenogénesis telitóquica o en el surgimiento de hembras funcionales a partir de individuos genéticamente masculinos, ocasionar una matanza de la progenie masculina o inducir incompatibilidad citoplásmica, fenómeno que resulta en la mortalidad de los embriones surgidos a partir de determinados cruzamientos.

Figura 7. Célula animal con bacterias pertenecientes al endosimbionte *Wolbachia pipientis* (Rickettsiales). Esta bacteria infecta a numerosos insectos con partenogénesis telitóquica.



Distribución de la partenogénesis

Las especies bisexuales y sus afines partenogénéticas, o los linajes bisexuales y partenogénéticos de una misma especie, suelen presentar diferente rango geográfico, de modo que en las formas partenogénéticas la distribución es más amplia que en las bisexuales. Este fenómeno, descrito por primera vez en 1928 por el biólogo francés A Vandel, se denomina *partenogénesis geográfica* y se asocia frecuentemente con la *poliploidía geográfica*. Por ejemplo, se ha comprobado que la mayoría de los gorgojos partenogénéticos son poliploides, principalmente triploides (60% de las especies) y los linajes con mayores niveles de ploidía presentan una distribución más amplia que los diploides.

Casos de partenogénesis geográfica se han reportado para otros animales y vegetales, como la maleza 'diente de león', algunos géneros de compuestas y algas, milpiés, planarias, insectos (bichos palo, polillas, cucarachas y saltamontes), caracoles, ostrácodos y lagartijas.

Uno de los ejemplos mejor estudiados se refiere al gorgojo europeo *Otiorhynchus scaber*, que presenta formas bisexuales restringidas a ciertas áreas de las cadenas montañosas del centro de Europa, y formas partenogénéticas generalmente poliploides, con amplia distribución en el norte del continente (figura 8). Las pequeñas áreas de los Alpes ocupadas por las formas bisexuales son cañadones

de ríos que habrían estado libres de hielo glaciar durante la última glaciación ocurrida hace 80.000 años. Sólo las formas partenogénéticas poliploides fueron capaces de colonizar exitosamente vastas zonas boreales de climas muy rigurosos (principalmente Escandinavia), a medida que se produjo la retracción de los glaciares.

El Pleistoceno o edad de hielo comenzó hace aproximadamente dos millones de años (véase 'Los climas del cuaternario', CIENCIA HOY, 8 (45): 52-60, 1998) y tuvo una gran influencia en la diferenciación de numerosas especies y subespecies. Durante ese período geológico se produjeron extraordinarias oscilaciones climáticas, de manera que los sucesivos ciclos glaciares fueron interrumpidos por períodos de climas templado-cálidos (períodos interglaciares), similares a los que han predominado en tiempos recientes (últimos diez mil años).

En las áreas subtropicales y templadas de América de Sur los ciclos del Pleistoceno se manifestaron a través de una serie de episodios cálidos y húmedos que alternaron con ciclos frescos y muy secos. Como consecuencia de esta variación cíclica se produjeron sucesivas expansiones y retracciones de las áreas de selva y sabanas, que habrían favorecido la diferenciación de especies y linajes partenogénéticos. Por ejemplo, el gorgojo *Naupactus cervinus* (figura 9) presenta poblaciones bisexuales en el extremo meridional de la Mata Atlántica conocido como selva Paranaense (sur de Brasil y nordeste de la Argenti-



Figura 8. Distribución de los distintos linajes del gorgojo *Otiorhynchus dubius* que constituye un ejemplo de partenogénesis y poliploidía geográficas. Las formas bisexuales diploides se hallaron solo en áreas de refugios del Pleistoceno en los Alpes y los clones tetraploides conquistaron la mayor parte de los bosques paleárticos. Modificado de E Suomalainen (1949), *Annales Entomologici Fennici*, 14: 206-212.

na), y linajes partenogenéticos en vastas zonas de praderas y estepas de la Argentina, sur del Brasil y el Uruguay. Son precisamente estos linajes partenogenéticos los que lograron colonizar exitosamente numerosos países de América del Norte, Europa, África y Oceanía, mediante el intercambio comercial de diversos cultivos.

Insectos partenogenéticos y el surgimiento de plagas agrícolas

La distribución no uniforme de formas bisexuales y partenogenéticas sugiere una aparente superioridad de los linajes partenogenéticos para colonizar ambientes de climas rigurosos y/o con un alto grado de disturbio.

Las especies que se reproducen por partenogénesis, a pesar de su menor variabilidad genética, estarían mejor adaptadas que sus contrapartidas sexuales para afrontar las condiciones adversas imperantes fuera de su ambiente original. Además, si las hembras partenogenéticas coexistieran en un mismo ambiente con sus antecesores de reproducción sexual, podrían ser eventualmente fecundadas por machos de estos últimos, dando lugar a un efecto genético deletéreo que quebraría la identidad de ambas especies. Las formas partenogenéticas tienden a dispersarse hacia ambientes marginales, no ocupados previamente por sus antecesores sexuales.

El análisis de la proporción entre formas partenogenéticas y bisexuales de los gorgojos del género *Otiorhynchus* en diferentes zonas de Europa indica que mientras en Escandinavia las formas partenogenéticas alcanzan el 78%, en los Alpes austríacos estas no superan el 28%. En la Argentina, las zonas de vegetación abierta actualmente ocupadas por actividades agropecuarias presentan un porcentaje de gorgojos partenogenéticos cercano al 80%, en tanto que las especies bisexuales no superan el 20%, siendo la presencia de estas últimas mucho más esporádica y dependiente de la cercanía de bosques xerófilos o selvas subtropicales.

Entre las ventajas de la partenogénesis telitóquica para la colonización de nuevos ambientes se ha mencionado que una sola hembra transportada en cualquier estado de desarrollo tiene la potencialidad de comenzar una nueva población. Al liberarse del costo de producir machos, la fecundidad de las hembras partenogenéticas se duplicaría con respecto a aquellas que producen una descendencia de sexos balanceados. Además, en el caso particular de los gorgojos, el número de puestas y la cantidad de huevos por puesta son generalmente superiores en las formas partenogenéticas que en las bisexuales.

La frecuente asociación entre partenogénesis y poliploidía es otra de las variables a tener en cuenta en el surgimiento de potenciales plagas. De las 75 especies de gorgojos partenogenéticos cuya ploidía fue estudiada,



Figura 9. *Naupactus cervinus*, gorgojo partenogenético nativo de las selvas subtropicales de Sudamérica, que ha sido capaz de expandir su rango geográfico hacia numerosos países de distintos continentes, junto con los cultivos de cítricos y plantas ornamentales. Todas sus poblaciones se hallan actualmente infectadas por la bacteria *Wolbachia pipientis*.

sólo cuatro son diploides y el resto son poliploides. Los poliploides presentan generalmente mayor tamaño corporal, y en ellos el aumento de la heterocigosis favorecería la adaptación a nuevos ambientes y aumentaría la expectativa de vida, actuando como *buffer* contra el efecto de mutaciones deletéreas en homocigotos recesivos (véase 'La variabilidad genética y la conservación de poblaciones naturales', CIENCIA HOY, 5 (27): 14-20, 1994). Así la partenogénesis, la poliploidía o ambos factores podrían dar cuenta de la enorme capacidad invasora de numerosas especies de gorgojos.

Al obtener ventajas adaptativas a corto plazo y al contar con requerimientos de hábitat menos restrictivos, las hembras partenogenéticas actuarían como oportunistas, colonizando ambientes disturbados como los agroecosistemas. Por el contrario, las especies de reproducción sexual serían más exitosas en ambientes complejos, donde su progenie genéticamente más diversa es capaz de ocupar distintos nichos ecológicos y alcanzar un éxito evolutivo a largo plazo.

En síntesis, los estudios realizados hasta el presente sugieren que las especies o linajes partenogenéticos de muchos insectos, entre ellos varias especies de gorgojos, poseen una mayor capacidad de dispersión y adaptación a ambientes de climas rigurosos (más fríos, áridos y/o ventosos) que sus contrapartidas sexuales. Así, las áreas levemente perturbadas, divididas en parches, o transformadas por el hombre, como las del centro de la Argentina, proveen hábitats favorables para estas especies, cuyo modo particular de reproducción les permite incrementar sus niveles poblacionales y transformarse en plagas agrícolas. **CH**

GLOSARIO

Polimorfismo: variación intraespecífica que se expresa en caracteres morfológicos discretos o discontinuos. El polimorfismo genético hace referencia a la existencia, en una población, de múltiples alelos de un gen.

Filogenético: relativo a la filogenia o historia evolutiva de un grupo de organismos o taxón.

Heterocigosis: relativo al estado heterocigoto. Un individuo es heterocigoto para un determinado carácter cuando sus cromosomas homólogos poseen diferentes alelos o variantes del mismo gen, para ese carácter. Lo opuesto es la homocigosis. En los individuos homocigotos, los cromosomas homólogos poseen el mismo alelo. Una elevada heterocigosis es indicativa de una mayor variabilidad genética de las poblaciones de una especie.

Eucariotas: organismos cuyas células tienen un núcleo, que contiene los cromosomas, diferenciado y separado del citoplasma por una membrana nuclear. Los organismos procariotas (e.g. bacterias y algas verde-azuladas) no tienen un núcleo diferenciado.

Especies automiéticas: con hembras que se reproducen por partenogénesis automiética o meiótica. Durante la formación de las gametas hay una meiosis normal (división celular reduccional) que da por resultado un óvulo y tres cuerpos polares haploides. Se produce luego una autofecundación entre el óvulo y uno de esos cuerpos polares, restaurándose así el número diploide de cromosomas en la descendencia. En las especies de reproducción sexual hay anfimixis (*anfi* significa diferente) pues el óvulo es fecundado por un espermatozoide y la descendencia posee material genético de origen materno y paterno.

Especies apomiéticas: con hembras que se reproducen por partenogénesis apomiética o ameiótica. Durante la formación de las gametas no se produce meiosis sino una división celular no reduccional, similar a una mitosis, que da por resultado dos células diploides, a partir de las cuales se obtiene una descendencia formada exclusivamente por hembras.

Partenogénesis anfitóquica: tipo de partenogénesis en el cual a partir de óvulos no fecundados se originan machos y hembras.

Partenogénesis arrenotóquica o arrenotoquia: tipo de partenogénesis en el cual a partir de óvulos no fecundados se originan sólo machos.

Partenogénesis telitóquica o telitoquia: tipo de partenogénesis en el cual a partir de óvulos no fecundados se originan sólo hembras.

LECTURAS SUGERIDAS

JUDSON PO y NORMARK BB, 1996, 'Ancient asexual scandals', *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 41-46.

KEARNEY M, 2005, 'Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis' *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (9): 495-502.

MANRÍQUEZ MORÁN, NL, 2007, 'Diversidad clonal en los lacertilios unisexuales del género *Aspidoscelis*', *Boletín de la Sociedad Herpetológica de México*, 15 (1): 1-12.

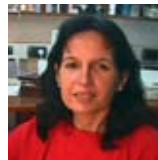
MAYNARD SMITH J, 1978, *The evolution of sex*, Cambridge University Press.

NORMARK BB, 2003, 'The evolution of alternative genetic systems in insects', *Annual Review in Entomology*, 48: 397-423.

SIMON JC, DELMOTTE F, RISPE C & CREASE T, 2003, 'Phylogenetic relationships between parthenogenes and their sexual relatives: The possible routes to parthenogenesis in animals', *Biological Journal of the Linnean Society*, 79: 151-163.

STENBERG P, LUNDMARK M, KNUTELSKI S & SAURA A, 2003, 'Evolution of clonality and polyploidy in a weevil system', *Molecular Biology and Evolution*, 20: 1626-1632.

STOUTHAMER R, BREEUWER JAJ & HURST GDD, 1999, '*Wolbachia pipientis*: Microbial manipulators of arthropod reproduction', *Annual Review of Microbiology*, 53: 71-102.



Analía A Lanteri

Doctora en ciencias naturales, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Profesora titular de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.

Investigadora principal del Conicet.

Jefa de la Sección Coleoptera, División Entomología, Museo de La Plata.

alanteri@fcnym.unlp.edu.ar



Marcela S Rodriguez

Doctora en ciencias biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA.

Docente auxiliar de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA.

Becaria posdoctoral del Conicet.

rodriguez@ege.fcen.uba.ar



Viviana A Confalonieri

Doctora en ciencias biológicas, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA.

Profesora adjunta de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA.

Investigadora principal del Conicet.

bibilu@ege.fcen.uba.ar