





LECCIÓN INAUGURAL  
DEL CURSO ACADÉMICO  
2018-2019

---

---

UNIVERSIDAD DE ALMERÍA

---

---

UNIVERSIDAD DE ALMERÍA

© del texto: *Julián Cuevas González*

Depósito legal: AL 2189-2018

---

UNIVERSIDAD DE ALMERÍA

---

---

LECCIÓN INAUGURAL  
DEL CURSO ACADÉMICO  
2017-2018

Una historia de amor, rechazo y crimen:  
Biología reproductiva y cainismo  
en *Olea europaea L.*



*Dr. Julián Cuevas González*

Catedrático de Producción Vegetal  
*Departamento de Agronomía*



**25** ANIVERSARIO  
1993-2018  
UNIVERSIDAD  
DE ALMERÍA



Sr. Rector Magnífico de la Universidad de Almería,  
Excelentísimas e ilustrísimas autoridades civiles y  
académicas,  
Miembros de la comunidad universitaria,  
Señoras y señores,  
Con la venia,



## **La sexualidad en Plantas Superiores**

*¿Por qué lo llaman amor cuando quieren decir sexo?*

MANUEL GÓMEZ PEREIRA, 1993

Las Plantas Superiores, las Angiospermas son, por lo común, hermafroditas. Sus flores contienen generalmente órganos sexuales masculinos, las anteras, y dentro de ellas el polen, y órganos sexuales femeninos, el pistilo, que alberga en lo más profundo de sus estructuras el preciado tesoro de los óvulos. Este hermafroditismo contrasta fuertemente con la sexualidad en el Reino Animal donde la estrategia reproductiva muy mayoritariamente seguida es la separación de sexos entre individuos distintos, eliminando con ello de un modo radical la posibilidad,

por lo común pernicioso, de la autofecundación (a un coste eso sí, ya que torna a la mitad de la población, a los machos, de incapaces para la reproducción; necesarios casi siempre, hay excepciones también a esto, pero incapaces de dar comienzo a una nueva generación, privilegio reservado a las hembras).

Las Plantas Superiores son, pues, en su mayoría hermafroditas y capaces de autofecundación. Sin embargo, como veremos, la autofecundación es con mucha frecuencia rechazada mediante diversos mecanismos por las consecuencias negativas que sobre la descendencia pudiera tener (Darwin, 1876). Las Plantas Superiores son, además, sésiles, esto es, se encuentran ancladas al terreno, y eso elimina el cortejo (o lo hace más inadvertido y menos vistoso) y le obliga a una alianza con un vector de polinización, generalmente biótico, insectos, para que actúen como una especie de Celestina, de recaderos del amor, trasladando el componente masculino, el polen, a la superficie del pistilo, al estigma, la puerta de entrada, el punto de inicio de una historia de amor y rechazo, a una historia hermosa, y abnegada, y sufrida, que voy a ilustrar en el caso del olivo cultivado (*Olea europea* subsp. *sativa*), a cuya biología reproductiva he dedicado muchos años de estudio (bajo la guía de mi admirado Maestro, Luis Rallo).



## Sistema reproductivo y vectores de polinización en olivo

*He buscado a través de lo físico, lo metafísico, lo delirante, ... y vuelta a empezar. Y he hecho el descubrimiento más importante de mi carrera, el más importante de mi vida. Sólo en las misteriosas ecuaciones del amor puede encontrarse alguna lógica.*

JOHN FORBES NASH, 1994

A diferencia de otras muchas Angiospermas, el sistema reproductivo del olivo es la andromonoecia, esto es, cada olivo es capaz de llevar a cabo la formación de flores hermafroditas, pero también de flores estaminadas, masculinas, por el aborto generalmente temprano del pistilo; flores estaminadas que son incapaces de formar fruto y que se pueden presentar en ocasiones en proporciones tan elevadas, por ejemplo, en los llamados olivos macho, que la cosecha es mínima. Las posibles razones que justifican una importante asignación de recursos a la formación aparentemente fallida de flores incapaces de dar fruto son varias. Charnov (1982) y Charlesworth y Charlesworth (1981) presentan fascinantes ecuaciones sobre las fuerzas que rigen los diferentes caminos del amor tanto en el Reino Animal como Vegetal y su evolución en la forma de diferentes sis-

temas reproductivos. Estas ecuaciones nos ayudan a entender las condiciones que favorecen la transición entre el hermafroditismo y la andromonoecia. A su análisis en olivo le dedicaré luego un rato.



Figura 1. Flor hermafrodita (izquierda) y estaminada (derecha) del olivo

Además, el olivo no es polinizado por insectos; el olivo es polinizado por el viento. Es cierto, que los ancestros del olivo eran entomófilos, eran polinizados por insectos, y la flor del olivo aún conserva rasgos de aquella ancestral entomofilia, la corola blanca, el polen reticulado, y un ligero aroma que bastante gente es capaz de percibir cuando se inicia la floración del azahar del olivo; no tan marcado como el aroma del jazmín o la lila, también de la familia Oleacea, pero aún perceptible en la distancia.

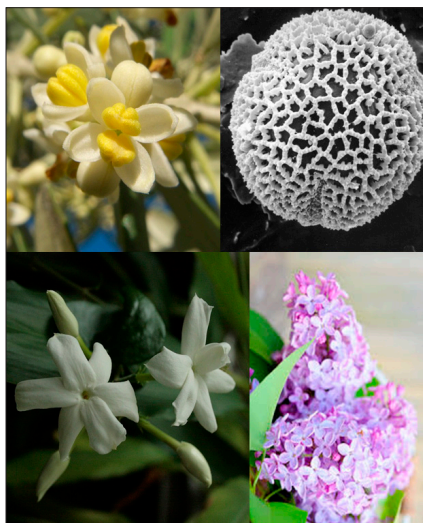


Figura 2. Flor y polen de olivo (arriba). Jazmín y lila (abajo)

En cualquier caso, nuestras variedades de olivo son actualmente polinizadas gracias al viento, vector de polinización inespecífico y errático, pero infatigable y constante. Esta condición azarosa de la anemofilia explica la extraordinaria producción de polen por las flores del olivo y su difusión a grandes distancias. En trabajos previos, que desarrollé en la Universidad de California, en Davis, cuantifiqué la cantidad media de polen formada en una flor de olivo en 116,240 granos de polen (Cuevas y Polito 2004). Contrariamente a lo que yo sostenía como hipótesis de partida la cantidad de polen formada en las flores hermafro-

ditas resultó ser la aproximadamente la misma que en las flores estaminadas, lo que significa que un olivo en su año de carga viene a producir nada menos que 58 millones de granos de polen por olivo y campaña: un tormento para los alérgicos.

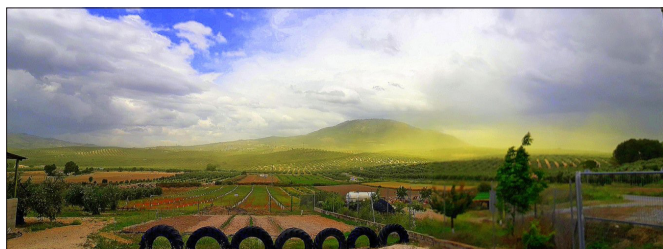


Figura 3. Nube de polen de olivo en Brácana de Granada.  
Fotografía: Miguel Ángel Galdeano Vargas

## La polinización del olivo

*Cuando emprendas tu viaje a Ítaca  
pide que el camino sea largo,  
lleno de aventuras, lleno de experiencias.*

KONSTANTINOS PETROU KAVAFIS, 1911

Con el precio del sufrimiento de los alérgicos, esta elevada producción de polen y la eficiencia de su reparto por el viento busca asegurar su transporte al destino correcto, al estigma de las flores hermafroditas de otros olivos que pueden estar distantes

kilómetros de la fuente del polen. Hay que reparar que el olivo no fue siempre así de predominante, que el olivo silvestre, el acebuche, escasea mucho más, y que, aunque puede formar manchas, los acebuchales, su aparición en el monte mediterráneo es más dispersa e intermitente (Lumaret et al., 2004). Por lo tanto, la enorme producción de polen por la especie *Olea europea* tiene claro sentido biológico. No se trata de fastidiar a los alérgicos.

La anemofilia, este largo y azaroso viaje en la búsqueda del amor, es el primer signo de que el olivo rechaza para la fecundación a su propio polen. Por eso lo produce en abundancia para aumentar sus posibilidades de generar descendencia fecundando las flores de otros olivos y por eso lo envía a la batalla con el auxilio del viento. De la existencia de este rechazo a su propio polen se deriva que el olivo no debe plantarse sólo, que necesita compañía. Esta compañía no puede ser la plantación de más olivos de la misma variedad, porque la multiplicación vegetativa por estaca o injerto implica que todos los olivos de una misma variedad, digamos 'Picual', son un solo individuo desde el punto de vista genético, son clones, y por eso el rechazo al propio polen se extiende al rechazo al polen de todas las flores de todos los olivos de la misma variedad. A pesar de eso, los olivareros continúan poniendo con frecuencia una sola variedad en sus campos, error que ya advertí hace 25 años.



Figura 4. Acebuchales en Bornos (Cádiz).  
Fotografía: Concepción Muñoz Díez

## **Interacción polen-pistilo y Sistema autoincompatible en olivo. Una historia de amor y rechazo. Love Journey (and Rejection)**

*En el presente volumen se ha demostrado que la descendencia resultado de la unión de dos individuos, especialmente si los progenitores han estado expuestos a muy diferentes condiciones, tiene una inmensa ventaja en altura, peso, vigor y fertilidad sobre la descendencia resultado de la autofecundación de uno de los mismos parentales*

CHARLES DARWIN, 1876

Sea como sea, el transporte del polen da inicio a una historia de amor y rechazo que paso ahora a ilustrar. Una vez que el polen alcanza el estigma de la flor inicia una intensa comunicación con el pistilo de la flor receptora antes de poder alcanzar el óvulo. A

diferencia de las Gimnospermas (cuya traducción habitual sería plantas con semilla desnuda), las Angiospermas encierran sus óvulos en el interior del pistilo. El pistilo es un órgano complejo, compuesto de estigma, estilo y ovario, y que, aunque algunos lo asemejan a una cárcel que encierra los óvulos, a mí me gusta más conceptualarlo como una torre de marfil donde se aloja una doncella; o dos, o cuatro o muchas más. En el caso del olivo, son cuatro los óvulos contenidos en su ovario.



Figura 5. Germinación del polen sobre el estigma de la flor del olivo en una imagen de Microscopía de Barrido

El polen, pues, tras alcanzar el estigma debe transferir los núcleos espermáticos al interior del saco embrionario femenino, lo que realiza gracias a la formación de un tubo, el tubo polínico, que recorre

toda la distancia desde la superficie de la flor a sus partes más internas e íntimas. En este punto resulta oportuno reparar en los intervinientes en este proceso de fecundación interna, porque a diferencia de lo que conocemos en el Reino Animal, la fecundación en las Angiospermas es doble. Al proceso de fusión de los gametos masculinos y femeninos en flores se le llama doble fecundación porque, por un lado, uno de los núcleos espermáticos del polen se fusiona con la ovocélula para dar lugar al cigoto, luego embrión, mientras que otro núcleo espermático tras su descarga en el saco embrionario de la flor se fusiona con los dos núcleos polares para generar el endospermo. El endospermo es un tejido triploide con función nutricia para el embrión en desarrollo, que por lo general se consume antes de la dispersión del fruto, pero que en otras ocasiones alcanza la fase de dispersión de la semilla, y entonces quien lo consume puede ser un humano, caso de la leche de coco, que es endospermo en fase líquida, o el caso de las aliozas, conocidas por la costumbre inveterada de comer almendras verdes o hacer ajo de aliozas, cuando las almendras aún contienen endospermo en fase semilíquida. El endospermo cumple funciones de nutrición del embrión, funciones que en mamíferos desempeña la placenta. Es muy interesante destacar que el endospermo a diferencia del embrión es triploide (no es así en la onagra); contiene un juego genético paterno y doble materno. Su



origen se remonta las primeras Angiospermas (Williams and Friedman, 2002) y su desarrollo evolutivo se interpreta como la reasunción del control del destino de la descendencia por parte materna, en el eterno conflicto entre padre-madre-hijos («kin selection») (Charnov, 1979).

Antes de descargar los gametos masculinos en el interior del saco embrionario para realizar la doble fecundación, el polen mantiene una intensa y prolongada interacción con el pistilo, que es tejido diploide materno. Esta situación contrasta de nuevo con la presente en las Gimnospermas donde el polen accede (casi) directamente al micrópilo del óvulo, o al menos a la cámara de polinización («pollen chamber») con limitada relación con los tejidos maternos (escamas seminíferas) (Little et al., 2014). Por el contrario, la presencia y desarrollo del pistilo brindó a las Angiospermas un mecanismo selectivo, un órgano fundamental que, junto con su más estrecha relación con los insectos polinizadores, se interpreta como clave en el éxito evolutivo de las Angiospermas, capaces de colonizar desde las áreas más frías del planeta, a las zonas más cálidas y desérticas. Esto es así porque la existencia del pistilo posibilita un filtro, una selección del polen que va a llevar a cabo la fecundación, aspecto de extraordinaria importancia en la evolución.

De modo que el encuentro amoroso no implica sólo al polen y al óvulo, sino que el primer contacto

del polen se realiza con el estigma, la pista de aterrizaje del polen, donde se adhiere y germina emitiendo un tubo polínico que crece entre las papilas estigmáticas del pistilo de la flor receptora. Por seguir con las analogías, el pistilo representa en este conflicto a la suegra, que discrimina, selecciona y rechaza, pero también da de comer a los pretendientes de su hija. Esto se produce porque el grano de polen apenas dispone de reservas para la germinación, mientras que adquiere una condición heterótrofa cuando crece en el estilo; en esta fase, es por así decir parásito, porque el estilo tras analizar su aptitud, la planta madre le permite su crecimiento cediéndole carbohidratos para la formación del tubo o bien lo condena a muerte por inanición. El pistilo decide entonces por el óvulo si el pretendiente de su hija tiene las cartas de presentación adecuadas y capacidad para generar descendencia sana. Por así decirlo, y aunque el polen se presenta sólo en la casa de la novia, puede llevar una tarjeta de presentación de la planta «padre», la planta que formó el polen; esto es así porque en la superficie del polen («pollen coat»), sobre la exina, se depositan restos de los tejidos del tapetum de la antera, que interactúan con la superficie del estigma y permiten identificar la planta formadora del polen (parental masculino) y en función a su genotipo aceptar el polen o rechazarlo e impedir su germinación (Shiba et al., 2001).

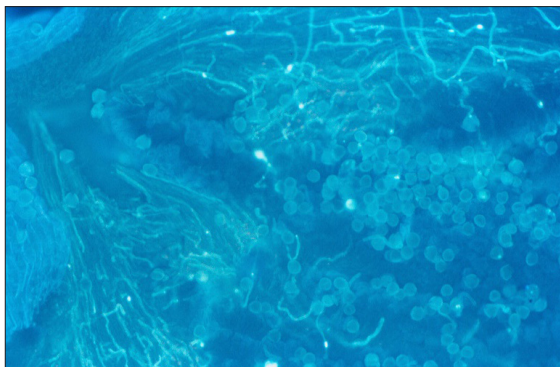


Figura 6. Crecimiento del tubo polínico en el tejido transmisor del estilo. Microscopía de fluorescencia; tinción con azul de anilina. La flor ha sido aplastada para permitir la visión de los tubos polínico creciendo en su interior

En el caso del olivo cultivado, en nuestro laboratorio, es frecuente encontrar más de 1000 granos de polen adheridos a la superficie del estigma; es decir hay más de 1000 potenciales parentales («potential mates»). De todos esos miles no todos son viables y capaces de germinar en la superficie del estigma formando un tubo que penetra entre las papilas del estigma, anclándose de un modo permanente al tejido materno. Algunos son fallidos, no viables cuando alcanzan el estigma, y aún otros siendo viables no se les permite germinar. La germinación representa ya el primer desafío en la conquista de la pareja, y representa también un proceso en el cual la planta

materna realiza una identificación del genotipo del polen y un filtro y selección mediante los mecanismos de autoincompatibilidad polen-pistilo. Estos sistemas se clasifican en dos tipos: el sistema de autoincompatibilidad polen-pistilo de tipo esporofítico, donde el rechazo está basado en el genotipo de la planta formadora del polen, y el sistema de autoincompatibilidad de tipo gametofítico, en el que el rechazo al polen se basa en los alelos que el propio polen tiene. Aunque hay notables excepciones, en el sistema esporofítico, el rechazo es rápido y se impide la germinación del grano de polen, mientras que, en el sistema gametofítico, la germinación es permitida y el rechazo ocurre más tarde, durante el crecimiento del tubo polínico en el estilo.

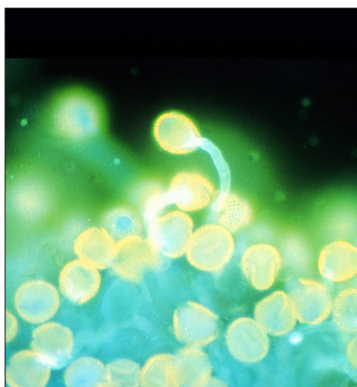


Figura 7. Adhesión y germinación de granos de polen de olivo a un estigma receptivo. Microscopía de fluorescencia; tinción con azul de anilina

## **Female choice. Male competition**

*¡Alcalde: todos somos contingentes, pero tú eres necesario!*

JOSÉ LUIS CUERDA, 1989

Aunque hay amarga controversia sobre si el olivo exhibe un mecanismo de autoincompatibilidad esporofítico o gametofítico (Ateyyeh et al., 2000; Fari-nelli et al., 2018; Saumitou-Laprade, 2017), el olivo permite por lo general la germinación de su propio polen, esperando a etapas más avanzadas para el rechazo del mismo y la selección del polen triunfador. Esto no significa que el 100% de los granos de polen germine, porcentajes del 30-40% son comunes. Esto significa en cualquier caso que aún hay cientos de pretendientes que han superado la primera barrera, pero aun encuentran obstáculos y dificultades antes de alcanzar a los óvulos.

La siguiente prueba es el crecimiento del tubo polínico en el tejido transmisor del estilo. Este tejido que podemos asimilar morfológicamente a un embudo representa tanto una dificultad mecánica conforme el embudo se estrecha como una selección nutritiva, ya que el tejido transmisor nutre al tubo polínico, pero sólo si lo considera apropiado. Es en este punto donde se produce la más intensa selección del gametofito masculino, del polen, que resultará exitoso para llevar a la fecundación del óvulo.

Y es en este tramo y proceso donde el polen propio falla en progresar, al ser rechazado.

El rechazo al polen propio no es absoluto y completo, pero afecta de un modo muy marcado al número de tubos polínicos que crecen en el estilo y causa un marcado retraso en hacerlo lo que deriva con frecuencia en una fecundación reducida y tardía que a su vez causa una disminución de la cosecha. Marshall et al. (2010) documentan que en flores de más edad es más factible un cierto grado de autofecundación. Los resultados en olivo a este respecto no son claros (Cuevas et al., sin publicar).

Hay que destacar que, por otra parte, la selección del tubo polínico se efectúa también en condiciones de polinización cruzada, donde también se hace necesario seleccionar el genotipo paterno más apto, pero esta selección es compatible con una fecundación temprana en elevados porcentajes. En la fotografía de la página siguiente puede observarse el significativo estrechamiento del tejido transmisor y la significativa reducción en el número de tubos polínicos que prosiguen la abnegada y dificultosa tarea de crecer en el estilo.

En este tramo, que en el olivo apenas mide 2-3 mm, se produce un intenso rechazo consecuencia de al menos tres criterios selectivos: el tejido materno reconoce el polen propio y lo detiene mediante

una reacción autoincompatible. Al mismo tiempo que detiene los granos de polen que considera inadecuados, permite el crecimiento y alimenta aquellos tubos polínicos configurados como más aptos («Female control. Female choice»). Por último, una última selección opera cuando los tubos polínicos luchan entre sí, no sólo por nutrientes y por espacio, sino también en una especie de batalla, donde caben los agarrones, codazos y zancadillas («Male competition»). Todo esto se ve favorecido por el progresivo estrechamiento del tejido transmisor que al alcanzar el ovario ya sólo deja pasar un único tubo polínico, salvo accidentes que luego explicaré.

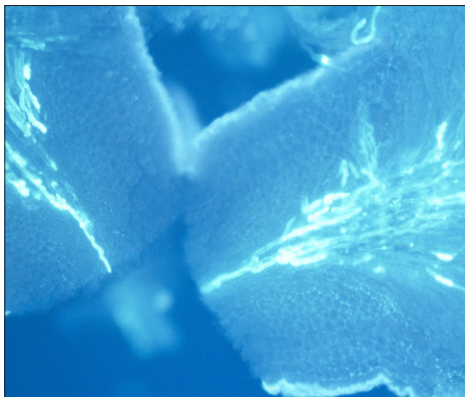


Figura 8. Crecimiento de tubos polínicos en el tejido transmisor del estilo de la flor del olivo. Microscopía de fluorescencia; tinción con azul de anilina. La flor ha sido disectada para poder ver su interior

En este proceso tan intenso y despiadado, en olivo la selección se produce por así decirlo basada en la identidad del novio, la afinidad o complementariedad con la novia y en la velocidad exhibida en cruzar el estilo y alcanzar el ovario. En otras especies, como los frutales de hueso (melocotonero, albaricoquero, cerezo y otros), existe un obstáculo adicional, el obturador, un órgano que actuaría como un tapón a la llegada del ovario provocando el reagrupamiento del pelotón de tubos polínicos para dar comienzo luego a una nueva carrera de más corta duración (Arbeloa y Herrero, 1987). Pareciera una selección basada en un triatlón. En el caso del olivo no existe obturador, pero eso no significa automáticamente que el primer grano de polen que llega al estigma parta con ventaja decisiva. Las plantas disponen de mecanismos sutiles para activar la germinación del polen cuando la población de granos de polen en el estigma es suficiente; algo así como exigir una mínima concurrencia de atletas antes de dar el pistoletazo de salida.

En cualquier caso, mientras que en el Reino Animal un mayor éxito reproductivo paterno puede deberse a una exhibición de fuerza o belleza (relacionada con los genes) o a un oportunismo (basado en la rapidez de acceso a la hembra), en las Angiospermas se interpreta que la velocidad de crecimiento del tubo polínico es el primer mecanismo selectivo (pero no el único) de la descendencia (c.f. Scram-



bles versus Contests en Mock y Parker, 1997). Y este tubo polínico, emitido por uno entre miles de granos de polen, representa al vencedor, al único tubo polínico que se le permite el acceso al ovario, a la torre de marfil, que encierra a los óvulos. Este grano de polen vencedor representa la imagen extrema de la competencia entre machos por acceder a la hembra; comportamiento por otra parte frecuente tanto en el Reino Animal, como en el Reino Vegetal.

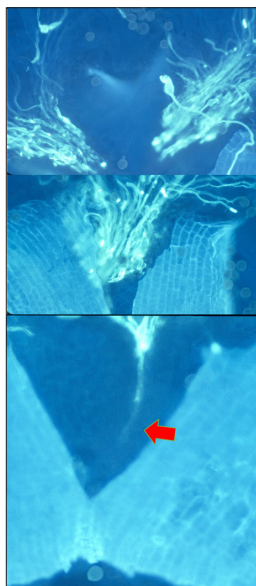


Figura 9. Secuencia del crecimiento de los tubos polínicos en diferentes secciones del estilo. Microscopía de fluorescencia; tinción con azul de anilina. La flecha señala el único tubo polínico que logra alcanzar la base del estilo

## Male choice. Female competition. A case of ovule selection in olive?

*For the loser now  
Will be later to win  
For the times they are a-changin'*

BOB DYLAN (ROBERT ALLAN ZIMMERMAN), 1964

Lo que es realmente extraordinario en olivo es que una vez el tubo polínico ganador accede al ovario encuentra 4 óvulos disponibles para la fecundación, y solo uno será el elegido para formar la semilla contenida en el interior del hueso de la aceituna. La situación no tiene parangón con la que presentan las leguminosas o las crucíferas, multise milladas o no, puesto que estas familias los óvulos se disponen alineados en la legumbre o en la silicua. En el caso del olivo, los cuatros óvulos son viables, tienen el mismo tamaño y ocupan posiciones simétricas, de modo que el criterio de (s)elección del óvulo no es obvio, pero si está claro que permite lo que he dado en denominar un caso de Ovule Selection (Cuevas et al., 2012). Las razones por las cuales el olivo consume recursos en formar cuatro óvulos viables siendo un fruto unise millado la aceituna es un misterio aún. Mi interpretación de esta circunstancia, la formación de cuatro óvulos viables, pero la fecundación de uno sólo sería que la planta obtiene ventajas

evolutivas bien por la maduración escalonada de los cuatro óvulos (ampliando el periodo fértil de la flor) o bien posibilitando una competición entre óvulos, basada en la atracción del tubo polínico al aparato filiforme de las sinérgidas del óvulo elegido. Esta es la primera vez que se documenta esta circunstancia (la competencia entre machos y la elección por parte de la hembra es un principio básico de la selección sexual), pero dado que situaciones análogas se presentan también en otras especies unisemilladas, una selección del óvulo basada en su competición atrayendo al tubo polínico ganador pudiera ser más frecuente de lo hasta ahora documentado. Es interesante destacar que las células más implicadas en la atracción quimiotrófica del tubo polínico al óvulo son las sinérgidas, células hermanas de la ovocélula y algo así como las cuñadas para el galán (las células del aparato ovular son de hecho iguales genéticamente pues son producto de la mitosis). Las sinérgidas forman el aparato filiforme donde se produce la descarga de los gametos masculinos. Estas células no trascienden, sino que degeneran y se sacrifican por el éxito de su célula hermana, la ovocélula, la única trascendental en esta historia de amor y sacrificio.

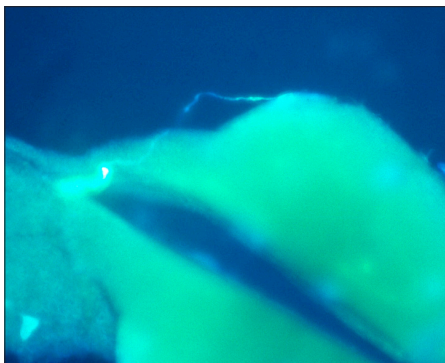


Figura 10. Penetración del óvulo de la derecha por un tubo polínico. Los óvulos han sido disectados del ovario para permitir su visión. Microscopía de fluorescencia; tinción con azul de anilina

## **Frutos bisemillados en olivo. Accidentes inconvenientes o no**

*Se podría esperar que cada organismo intentara que una alta proporción de sus descendientes compitieran en lugares alejados de su propia localidad, incluso cuando la mortalidad en estos casos es extremadamente alta*

WILLIAM DONALD HAMILTON, 1977

La plena viabilidad de los óvulos excedentarios lo prueba la fecundación ocasionalmente observada de 2 y 3 óvulos en una misma flor. Ello indica que el control de acceso a la torre de marfil es algo impreciso en algunas variedades, y que el patrón de semi-

llado en olivo lo marca esencialmente el número de tubos polínicos que acceden al ovario. En el cultivar Hojiblanca no es inusual la formación de frutos con dos semillas, como es más conocido en las almendras. Esta situación se produce con más frecuencia bajo condiciones de polinización cruzada, mientras que el aborto de semilla y la formación de aceitunas con el hueso vano es más probable bajo condiciones de autopolinización. Hay que señalar que la formación de frutos bisemillados es un accidente y es perjudicial para el tamaño de la semilla y sus perspectivas (Cuevas y Oller, 2002), aunque los frutos que las contienen son más grandes y pesados. Bajo ninguna circunstancia hemos detectado frutos trisemillados.

Es interesante notar que esta situación (los frutos bisemillados en aceitunas y otras drupas) recuerda al Dilema del Prisionero original (básico en la Teoría de Juegos y en el entendimiento del desarrollo de conductas altruistas), en el que ambas semillas optan por la opción «Cooperar». Sin embargo, la dispersión conjunta de las semillas en un mismo endocarpo (el hueso de la aceituna) añade considerable estrés al comportamiento altruista porque la germinación adyacente de las dos plántulas perpetuará el conflicto entre hermanos. En olivo, la naturaleza ha resuelto el conflicto de un modo pregamético limitando, por lo común, el acceso al ovario a un solo tubo gamético

## Dicogamia en olivo. Protandria

*Desde que te pintas la boca  
En vez de Don Juan te llamamos Juana la loca*

JOAQUÍN RAMÓN MARTÍNEZ SABINA, 1984

Las plantas, por otra parte, disponen de otras herramientas que dificultan la autofecundación. En el caso del olivo se presenta de un modo tenue pero conveniente una ligera dicogamia. Esta estrategia se basa en la maduración separada en el tiempo de los órganos sexuales masculinos y femeninos de la flor en una planta hermafrodita o monoica; es en definitiva una expresión secuencial de la función sexual; si precede la función femenina hablamos de protógina, si antecede la función masculina estamos ante una protandria. En el caso del olivo parece operar una leve protandria, de modo que las anteras abren y liberan su polen antes de que el estigma sea receptivo. Esto lo deducimos de algunas observaciones en las que se ve que el estigma adhiere poco polen en el primer día de apertura de la flor y queda casi virgen.

La dicogamia se ha entendido clásicamente como un mecanismo para evitar la autofecundación (Stout, 1928). Interpretaciones más recientes (Fetscher, 2001), cuestionan esta visión y le atribuyen una misión distinta: la de evitar la interferencia entre la

función masculina: producir polen para llevar a cabo la fecundación de otras flores, y la función femenina: mostrarse abierta y receptiva a aceptar polen ajeno, evitando que el polen propio se adhiera al estigma y lo cubra enteramente. Hay que apuntar aquí que la función masculina, liberar el polen, en las especies anemófilas se cumple de manera rápida y efímera, apenas unas horas, mientras que la función femenina, la receptividad del estigma, en el olivo se prolonga extraordinariamente, hasta casi dos semanas. Esta rápida liberación del polen es estratégicamente conveniente para llegar el primero (más adelante profundizaré en las ventajas evolutivas de este aspecto en el olivo). La prolongada receptividad del estigma encuentra igualmente justificación en una polinización anemófila; nunca sabrás cuando el viento te traerá cartas de amor. Estoy tentado en decir que una alegoría sería moza casadera que espera la llegada de un amor tardío.

En cualquier caso, mi interpretación es que la autoincompatibilidad polen-pistilo es el mecanismo más efectivo en olivo para evitar la autofecundación y seleccionar el genotipo paterno de la nueva descendencia.

## Cainismo en plantas

*¿Acaso soy yo el guardián de mi hermano?*

GÉNESIS 4:9

Se denomina cainismo («sibling rivalry») la forma letal de aquellas estrategias reproductivas que se presentan en condiciones limitantes de alimento y que conducen a agresiones entre hermanos con resultado de muerte. En muchas ocasiones, cuando la movilidad de la nueva generación no es aún posible, es la existencia de un espacio limitado («a nursery») la que explica y justifica el crimen cainita. Este espacio limitado puede ser el nido de un pelícano, el dorso de una rana, utilizado en el transporte de los renacuajos, o en el caso del olivo una inflorescencia, un ramo y por extensión el olivo entero. Más conocido por los documentales en los que se ve como un polluelo ventajista de águila negra (*Aquila verreauxii*), arrincona, agrede y mata a su hermano (sin que medie, por lo general, canibalismo, cuestión interesantísima porque sugiere que no hay un aprovechamiento inmediato de los recursos invertidos en Abel, sino una evitación de su competencia), el cainismo también ocurre en Plantas Superiores donde el continente, la guardería o «nursery», lo representa la propia planta madre: el olivo.



En otras palabras, el olivo, la planta madre, dispone de unos recursos limitados producto de la fotosíntesis y del almacenamiento de reservas excedentarias en fechas favorables, para alimentar una prole excesivamente numerosa de frutitos en desarrollo, que pretenden alcanzar la maduración y la dispersión de las semillas. Para este fin, esta cohorte de frutos requiere fotoasimilados que la planta madre no puede satisfacer por completo, al menos simultáneamente. Se impone, pues, el sacrificio de algunos hijos por inanición. Y la madre lo sabe. Y a pesar de ello inicia en todas las campañas la formación de muchas más flores y el desarrollo de muchos más frutos de lo que puede sostener.



Figura 11. Nidada del águila de cabeza blanca mostrando los efectos de la agresión del pollo de mayor edad sobre el ejemplar más joven. Ejemplo de cainismo letal en aves (Mock et al., 1990)

## Posibles razones que explican la floribundez y bajo cuajado del olivo

*A través del Reino Animal y Vegetal, la Naturaleza ha dispersado las semillas de la vida con las más profusas y generosas manos; pero comparativamente ha escatimado en el espacio y alimento para su crianza*

THOMAS ROBERT MALTHUS, 1798

Martin (1990) en un trabajo realizado en California estimó en 500,000 las flores producidas por un olivo en su año de carga. Yo os puedo asegurar que en España hay olivos monumentales que forman muchas más. De esas 500,000 flores sólo unas 10,000 alcanzan la cosecha en forma de fruto; es decir el cuajado de frutos en olivo se sitúa en apenas un 2% de las flores formadas. De modo que la competencia entre hermanos en olivo, aunque menos sangrienta que en el nido del águila, resulta más cruel e intensa. Esta circunstancia no es inusual, los cítricos, el aguacate, el mango forman también miles y miles de flores para cuajar apenas unas decenas de frutos. Los frutales son, por así decirlo, malas madres, forman flores para dejarlas caer, y no sólo no imponen la paz entre hermanos, sino que potencian la agresión. No por casualidad, los últimos frutales antes mencionados florecen en panículas con decenas de flores, cuando no centenares, y en estas inflorescencias lo

usual es que quede sólo una aceituna, un aguacate, un mango. Aquí, la propia estructura de la inflorescencia potencia la lucha despiadada entre hermanos.



Figura 12. Inflorescencias de olivo (izquierda), aguacate (superior derecha) y mango (inferior derecha)

Por extendida que sea esta actitud entre las Plantas Superiores precisa de una explicación científica. ¿por qué el olivo forma 500,000 flores para cuajar solo 10,000 frutos? ¿no podría utilizar mejor esos recursos invertidos en formar flores que insistentemente se nos muestran como excedentarias? En un artículo aún inédito yo discuto 5 posibles explicaciones.

1. Las flores excedentarias cumplen una función de atracción a los polinizadores; dada la actual anemofilia (pero pasado reciente entomófilo). NO parece operar.
2. La formación de frutos está limitada por la carencia o inadecuación del polen. NO opera en olivo. La polinización cruzada manual no elimina la caída.
3. El bajo cuajado de frutos es debido a una escasez de recursos maternos. NO opera en olivo. El cultivo en condiciones óptimas apenas incrementa el cuajado de frutos.
4. Las flores formadas en exceso cumplen una función meramente masculina. Siendo cierto en el caso de las flores estaminadas, NO explica la formación adicional de flores hermafroditas.
5. Selección sexual y aborto selectivo. La formación de flores en exceso es un comportamiento deliberado que permite la selección de los genotipos paterno y materno (semilla) que demuestran su mayor capacidad competitiva. SI parece operar en olivo.

## **Fases de abscisión de flores y frutos en olivo. Causas que las determinan y factores implicados**

*Soy la oveja enferma del rebaño, al encuentro de la muerte.*

*La fruta más débil cae a tierra más temprano, así sea*

WILLIAM SHAKESPEARE, 1600

Para dilucidar con certeza cuales de las últimas razones operan en este aparente derroche de recursos, y cuál es su función biológica (Stephenson, 1981), es importante conocer cómo se produjo el crimen. En primer lugar, hay que señalar que el olivo forma una importante proporción de flores funcionalmente masculinas, incapaces de dar fruto, por aborto del pistilo. Su función es llevar a cabo la fecundación de otras flores (Cuevas y Polito, 2004); una vez liberado el polen para ello formado, caen irremisiblemente. Estas flores pueden ser fácilmente más del 50%; más frecuentes en ‘Gordal Sevillana’ que en ‘Arbequina’, más abundantes con sequía que bajo riego, un buen abonado reduce su proporción, pero no las elimina. No obstante, tras la caída de las flores estaminadas aún nos quedan más de 200,000 flores hermafroditas potencialmente capaces de formar fruto ¿por qué no prosiguen hasta maduración? Bueno, a algunas de ellas no las vino a visitar ningún polen, o el visitante fue inadecuado y la fecundación de sus óvulos no

tuvo lugar. Estas flores esperan y esperan algunos días la llegada de un polen salvador, pero en ausencia de fecundación ellas caen también indefectiblemente. Pues bien, sin embargo, a pesar de estos fallos, es frecuente que la fecundación se produzca en porcentajes entre el 30-50% de las flores, de modo que un olivo puede fácilmente iniciar la formación de más de 100,000 frutitos de los que lamentablemente (o no) pocos llegaran a término.

Es entonces, en esta fase de crecimiento inicial del ovario, controlado por la semilla, cuando se produce el fratricidio, cuando frutos hermanos compiten por recursos de un modo cruel, en una batalla intensa pero breve, de modo que es habitual que, al mes, mes y medio de la floración, la cohorte de frutos que llegarán a cosecha ya se haya establecido de un modo firme (Rapoport y Rallo, 1991), salvo accidentes meteorológicos o plagas y enfermedades. Adicionalmente, el olivo sufre poco antes de cosecha otra caída de frutos ya maduros en la denominada caída precosecha, pero esta caída no tiene nada que ver con el proceso selectivo que he venido contando.

En especies policárpicas como el olivo, la planta madre no permite que se alcance un punto crítico de competencia por recursos porque eso pondría en riesgo su propia existencia. Sí lo hace así en especies

monocárpicas (anuales, por ejemplo), donde su entrega es tal que conduce a su muerte final.

Para evitar riesgos vitales, las especies policárpicas resuelven el conflicto familiar muy temprano en el desarrollo de la progenie. Esta rápida resolución del conflicto entre hermanos minimiza la pérdida de nutrientes invertidos en el desarrollo de los frutos excedentarios, el derroche de recursos en frutitos abortados, en un aparente sinsentido. Sin embargo, el sacrificio exige que la selección sea acertada y se base en la mayor competencia genética de los frutos que prosperan. En trabajos previos hemos puesto de manifiesto la estrecha correlación entre el crecimiento de la semilla, y el crecimiento del fruto para acomodarla, de modo que es, en definitiva el rápido crecimiento de la semilla, expresión de fortaleza y vigor, el último determinante de la caída de los frutos más débiles cercanos. Esta competencia por recursos se establece en líneas concéntricas, primero dentro de la inflorescencia, luego entre inflorescencias cercanas del mismo ramo, y luego, apenas un eco ya, entre ramos próximos (Suárez et al., 1984). Los frutos, mejor dicho, las semillas exitosas son aquellas más fuertes, más grandes, más rápidas (lo que quiere decir fecundadas por el polen más rápido y capaz; «The survival of the fittest»).

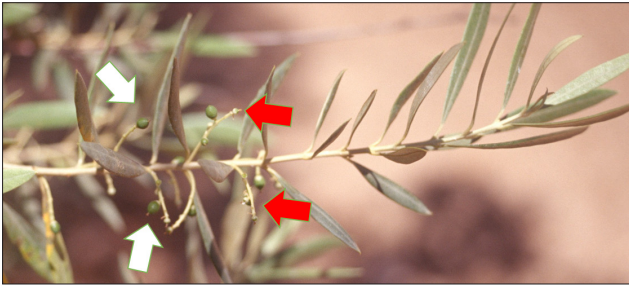


Figura 13. Crecimiento y abscisión de pequeños frutitos de olivo. Las flechas blancas señalan frutos que persistirán hasta cosecha. Las flechas rojas marcan frutitos en proceso de caída

El gran tamaño de la progenie en un olivo, en contraposición al nido del águila, permite en realidad una combinación de estrategias competitivas entre hermanos desde el cainismo llevado a muerte por inanición («death for starvation») a la competencia subletal por recursos que recuerda a la ansiosa petición de comida por el polluelo aventajado («begging for food»). La disparidad de tamaños entre los frutos y entre las semillas señalan que ambas estrategias operan simultáneamente en olivo.

Lógicamente la competencia por recursos es más intensa cuanto peor sea el estado nutritivo e hídrico del olivo, tal y como las peleas son más en familias pobres de escasos recursos, que en las ricas que miman en exceso a los suyos, aunque en éstas también ocurran entre hermanos. Es lo que sucede también cuando el tamaño de la prole es menor. Así



en los olivos en descarga de la variedad 'Manzanilla de Sevilla' la proporción de flores que llegan a fruto casi triplica la proporción observada en los árboles en carga, con intensa floración (aunque el número en valor absolutos sea mucho menor, porque el número de flores es infinitamente menor) (Cuevas et al., 1994). En un ensayo en condiciones controladas analicé con mis directores de Tesis el papel de las temperaturas en la determinación del cuajado de frutos en el cultivar Galego bajo polinización cruzada. En este ensayo pude probar que cuando las temperaturas eran frescas, el número de frutos en cosecha casi se doblaba (62% más de frutos), aunque por el contrario su peso era justo la mitad (Cuevas, 1992). Este ensayo sugiere que en última instancia es la renta la que controla el tamaño de la prole. Diferente reparto de asimilados, diferente población de frutos, pero la cantidad total de asimilados invertida en la descendencia resultó esencialmente la misma.

La Regla de Hamilton de la teoría de la selección familiar («kin selection») que se aplica a la explicación de los comportamientos altruistas entre parientes predice ausencia completa de conflicto entre individuos genéticamente idénticos (como los embriones nucleares que comparten espacio y alimento, «nursery», en las semillas de los cultivares de mango poliembriónicos; ¡dos nucleares idénticos entre sí y a la madre y uno más cigótico!). Algunos resultados sugieren que

la Ley de Hamilton se cumple también en esta guerra fratricida en olivo de modo que existe mayor competencia entre frutos dispares y menor agresión entre frutitos más hermanados, producto del mismo polen (planta padre); observaciones que se extienden también a la fase de plántula germinada, tras la dispersión de los frutos. Estos resultados se interpretan en clave genética, tal y como sucede en las buenas familias en las que se muestra más aprecio a los familiares cercanos que a los extraños. No obstante, otra posible explicación es que semillas con diferente pedigrí exhiben marcadas diferencias a la hora de competir por los recursos, de modo que es más fácil que uno prospere a expensas del otro que muere.

En este conflicto familiar son varios los protagonistas, la planta madre, que con un patrón de semillado («packaging strategies») marcado regula el proceso hasta cierto punto, también los frutos, caprichosos y egoístas que reclaman para sí más nutrientes en perjuicio de sus hermanos, con las semillas allí contenidas que tienen en este punto un embrión, mitad materno y mitad paterno, pero también el endospermo, que por su doble dotación materna pudiera seguir los dictados de la planta madre. A todo esto, hay que recordar que en plantas (menos frecuentemente en animales), el parental masculino se inhibe totalmente de intervenir en la crianza, aunque espera expectante, que sus genes transmitidos vía polen le permitan a su descendencia sobrevivir.

## Teoría de la Selección r/K. Estrategias de Supervivencia en olivo

*Dios no juega a los dados con el universo*

Frase erróneamente atribuida a Albert Einstein  
(y a menudo malinterpretada) <sup>1,2</sup>

Concluyendo, esta larga historia de amor, rechazo y muerte es consecuencia de la necesaria y acentuada competencia entre la descendencia del olivo, y antes de sus gametos, derivada de la adopción de las estrategias K de supervivencia. Las especies que siguen esta estrategia K se caracterizan por su gran tamaño, longevidad y reproducción tardía; ocupan también con frecuencia una posición dominante en su hábitat y por ello el número de descendientes es reducido, producto de una intensa selección previa al nacimiento o dispersión de las semillas, a las que les dedican muchos cuidados y recursos. Los grandes simios somos un ejemplo de ello. También el olivo. Las características que definen la estrategia de supervivencia K contrasta con aquellas que siguen la estrategia r, especies caracterizadas por una elevada fecundidad y

---

1 Robinson, A.2018. Did Einstein really say that? Nature 557: 30.

2 Natarajan V. 2008. What Einstein meant when he said «God does not play dice...». Resonance, Julio 2008: 665-671. <https://arxiv.org/pdf/1301.1656>.

rápida capacidad reproductiva, pero a cuya prole no le dedican grandes recursos ni cuidados. Es la naturaleza tras la dispersión la encargada de la selección. Ejemplos de ellos son los insectos, arácnidos, tortugas y cocodrilos, y la papaya, que es también muy promiscua y condescendiente, pero esta es otra historia que dejo para la próxima conferencia. En definitiva, toda esta intensísima selección del polen, del óvulo, de la semilla, y de los frutos es necesaria por la posición del olivo dentro del ecosistema mediterráneo, un medio en el que la lucha por la supervivencia es impía. Longevidad y resistencia como la mostrada por este hermosísimo olivo de Aguamarga, tenido por milenario.



Figura 14. Olivo monumental. Aguamarga (Almería).  
«The survival of the fittest». Fotografía: Concepción Muñoz Díez

Muchas gracias

## Referencias

- Arbeloa A, Herrero M. 1987. The significance of the obturator in the control of pollen tube entry into the ovary in peach (*Prunus persica*). *Ann. Bot.* 60(6): 681-685
- Ateyyeh AF, Stosser R, Qrunfleh M. 2000. Reproductive biology of the olive (*Olea europaea* L.) cultivar 'Nabali Baladi'. *J. Appl. Bot.* 74(5-6), 255-270.
- Charlesworth D, Charlesworth B. 1981. Allocation of resources to male and female functions in hermaphrodites. *Biol. J. Linn. Soc.* 15:57-74
- Charnov, EL. 1979. Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *PNAS* 76(5): 2480-2484.
- Charnov, EL. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- Cuevas, J. 1992. Incompatibilidad polen-pistilo, procesos gaméticos y fructificación de cultivares de olivo (*Olea europaea* L.). Tesis Doctoral. Universidad de Córdoba. 265 pp.
- Cuevas J. (in prep.). Why olive produce so many more flowers than fruits?
- Cuevas J, Oller R. 2002. Olive seed set and its impact on seed and fruit weight. *Acta Hort.* 586: 485-488.
- Cuevas J, Polito VS. 2004. The role of staminate flowers in the breeding system of *Olea europaea* (Oleaceae): an andromonoecious, wind-pollinated taxon. *Ann. Bot.* 93: 547-553.
- Cuevas J, Rallo L, Rapoport HF. 1994. Crop load effects on floral quality in olive. *Sci. Hort.* 59(2): 123-130.
- Cuevas J, Rallo L, Rapoport HF. 2012. Pollen tube growth and ovule abortion in *Olea europaea* (Oleaceae): A

- case of ovule selection? En: *Pollination. Mechanisms, Ecology and Agricultural Advances*. N.D. Raskin, PT Vuturro (eds). Nova Science Publisher Inc. Nueva York, EE.UU.
- Darwin, C. 1876. *The Effects of Cross and Self Fertilisation in the Vegetable Kingdom* Ed. John Murray. Londres. Reino Unido.
- Farinelli D, Breton C, Koubouris G, Famiani F, Villemur P, Bervillé A. 2018. Reply to Saumitou-Laprade et al. (2017). Controlling for genetic identity of varieties, pollen contamination and stigma receptivity is essential to characterize the self-incompatibility system of *Olea europaea* L. *Evol. Appl.* 11(8): 1465-1470.
- Fetscher A.E. 2001. Resolution of male-female conflict in an hermaphroditic flower. *Proc. R. Soc. B*, 268: 525-529.
- Little S, Prior N, Pirone C, von Aderkas P. 2014. Pollen-ovule Interactions in Gymnosperms. En: *Reproductive Biology of Plants*. CRC press. Editors: K.G Ramawat, J.M. Mérillon, K.R. Shivanna.
- Lumaret R, Ouazzani N, Michaud H, Vivier G, Deguilloux MF, Di Giusto F. 2004. Allozyme variation of oleaster populations (wild olive tree) (*Olea europaea* L.) in the Mediterranean Basin. *Heredity* 92: 343-351.
- Marshall DL, Avritt JJ, Maliakal-Witt S, Medeiros JS, Shaner MGM. 2010. The impact of plant and flower age on mating patterns. *Ann. Bot.* 105(1): 7-22.
- Martin GC. 1990. Olive flower and fruit population dynamics. *Acta Hort.* 286: 141-154.
- Mock DW, Parker GA. 1997. *The Evolution of Sibling Rivalry*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford. Reino Unido.

- Mock DW, Drummond H, Stinson CH. 1990. Avian Sibilicide. *American Scientist*, 78 (5): 438-449.
- Rapoport HF, Rallo L. 1991. Postanthesis flower and fruit abscission in 'Manzanillo' olive. *JASHS* 116(4): 720-723.
- Saumitou-Laprade P, Vernet P, Vekemans X, Billiard S, Gallina S, Essalouh L, Mhais A, Moukhli A, El Bakkali A, Barcaccia G, Alagna F, Mariotti R, Cultrera NGM, Pandolfi S, Rossi M, Khadari B, Baldoni L. 2017. Elucidation of the genetic architecture of self-incompatibility in olive: Evolutionary consequences and perspectives for orchard management. *Evol. Appl.* 10(9): 867-880.
- Shiba H, Takayama S, Iwano M, Shimosato H, Funato M, Nakagawa T, Che FG, Suzuki G, Watanabe M, Hinata K, Isogai K. 2001. A Pollen coat protein, SP11/SCR, determines the pollen S-Specificity in the Self-Incompatibility of Brassica species. *Plant Physiol.* 125(4): 2095-2103.
- Stephenson A. 2003. Flower and Fruit Abortion: Proximate Causes and Ultimate Functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12: 253-279.
- Stout AB. 1928. Dichogamy in Flowering Plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 55(3): 141-153.
- Suárez MP, Fernández-Escobar R, Rallo L. 1984. Competition among fruits in olive II. Influence of inflorescence or fruit thinning and cross-pollination on fruit set components and crop efficiency. *Acta Hort.* 149: 131-143.
- Williams JH, Friedman WE. 2002. Identification of diploid endosperm in an early angiosperm lineage. *Nature* 415: 522-526.







