

La genética del 'color' en las flores del dondiego de noche (*Mirabilis jalapa* L.)

José Antonio López Sáez

Científico Titular, Grupo de Investigación "Arqueobiología"
Instituto de Historia, Centro de Ciencias Humanas y Sociales, CSIC
Albasanz 26-28, 28037 Madrid.
joseantonio.lopez@cchs.csic.es

Introducción

El color en las flores se debe a la existencia de ciertos pigmentos determinados genéticamente por herencia, aunque éste ha ido evolucionando, por selección natural, para adecuarse a las preferencias de sus polinizadores. El color floral, desde los pioneros trabajos de Gregor Mendel en la segunda mitad del siglo XIX, tiene un interés coevolutivo entre las plantas y sus vectores de polinización que es muy evidente; al que se suma hoy el derivado del comercio en floristerías de flores cada vez más bellas y coloreadas. En este sentido, el dondiego de noche (*Mirabilis jalapa*) es un caso paradigmático, un *rara avis* en este mundo de la genética del color.

El dondiego es una herbácea perenne de la familia Nyctaginaceae, con raíz tuberosa que le permite resistir periodos de frío o sequía, de hasta 1.5 m de altura, tallos muy ramificados, hojas opuestas, pecioladas y tendencia ovada. Sus flores son hermafroditas y aparecen en cimas ramosas terminales muy fragantes. En su base, cada flor consta de un involucreo de 5 lóbulos a modo de cáliz, aunque éste se prolonga en un perianto petaloideo coloreado infundibuliforme, a modo de campana o trompa con un tubo estrecho plegado de 2-3 cm. Consta de 5 estambres soldados en su base. El fruto (antocarpio), de 5-9 mm, es negro, rugoso o verrucoso, y se asemeja a una granada.

Procedente de las zonas tropicales de América Central y del Sur (Perú, México), aunque su origen concreto es todavía confuso, el dondiego se ha naturalizado en todas las regiones templadas y tropicales del planeta. Parece que fue exportado por los españoles a Europa en el siglo XVI. Es una especie ornamental de reconocidísimo prestigio, tanto por sus vivos y variados colores como por su dulce fragancia, de ahí que haya sido cultivada con profusión, asilvestrándose fácilmente en baldíos, bordes de carreteras o caminos. En la península Ibérica es frecuente en provincias cálidas o templadas, subespontánea o naturalizada, ya sea cerca de la costa o más raramente hacia el interior. La belleza y singularidad de sus flores, en todos los

sentidos, ha dado lugar a multitud de denominaciones vernáculas: arbolera, bella de noche, buenas noches, buenas tardes, clavellina, diego, diego de noche, dompedro, dondiego, dondiego de noche, donjuan de noche, falsa jalapa, galán de noche, hierba triste, jazmines de México, linda tarde, maravilla, maravilla de Indias, maravilla del Perú, maravilla de noche, noches, pepicos, periquitos, sampedros, suspiros y trompetilla.

Años antes de sus estudios sobre la variegación foliar, un ejemplo de herencia citoplásmica, Carl Correns (1) había realizado cruces entre diversas variedades de color floral de *Mirabilis jalapa*. Descubrió que si cruzaba plantas de flores rojas con otras de tonalidades blancas, la primera generación daba individuos híbridos de flores rosadas; mientras que la segunda generación ofrecía una progenie completamente alocada: flores rojas, blancas y rosas. Tales experimentos contradecían la primera ley de Mendel, según la cual si se cruzan dos variedades puras homocigotas de una misma especie, una dominante (AA) y otra recesiva (aa), toda la progenie es igual y heterocigota (Aa), fenotípicamente parecida a su progenitor dominante. A pesar del gran interés que por entonces tuvieron tales investigaciones, que supusieron el redescubrimiento del trabajo del denostado Mendel, Correns no fue especialmente cuidadoso a la hora de discernir tonalidades en un mismo color.

A finales de la primera década del siglo XX, Dorothea C.E. Marryat (2) estableció "clases de colores" en el dondiego de noche, gracias a que fue capaz de desentrañar el genotipo del material utilizado en sus investigaciones. Años más tarde se describieron el "rosa intenso" homocigoto y el "rosa claro" heterocigoto, las primeras variedades verdaderamente rosas descritas en la literatura genética (3). El "rosa" de Correns no era tal, sino una variedad magenta, entre el rojo púrpura y el fucsia. El maravilloso trabajo de Hiram M. Showalter (4) supuso un antes y un después en la investigación hereditaria del color en el dondiego de noche. Este investigador, de la Universidad de Virginia (EE.UU.), demostró que *Mirabilis jalapa* es una especie muy ade-

cuada para cruzamientos, pues su polen es tan grande (casi 200 micras de diámetro) que puede utilizarse individualmente para fertilizar los estigmas, además de ser capaz de autopolinizarse. Ello le llevó a establecer variedades "puras" de color: carmesí (carmín o grana), amarillo, blanco dominante, blanco recesivo, rosa intenso, salmón, violeta claro, violeta oscuro y ocre oscuro.

Bases genéticas del color en las flores del dondiego

En el caso del dondiego, la herencia del color, aun dependiendo de genes del núcleo celular, es del tipo "dominancia incompleta o intermedia", ya que no hay dominancia de un color sobre otro, sino que el híbrido resultante es intermedio entre sus progenitores.

Los colores de las flores del dondiego de noche se deben a la acción e interacción de dos genes, uno que controla el color de base y otro que lo modifica. De acuerdo a los genetistas que han trabajado con esta especie (2, 3), el primero de ellos tiene dos posibles alelos (*Y* da como color de base el amarillo, e *y* ausencia de color de base); y el segundo cuenta con una serie de alelos, no sólo dos (*R* que modifica *Y* a rojo, con *y* produce flores blancas; *Rp* que también traduce *Y* a rojo y con *y* resulta flores rosadas; *r* que no modifica *Y*; *rp* tampoco modifica *Y* pero con el alelo *y* conduce a tonos salmón, siendo domi-

nante sobre *r*; y *Rpl*, alelo que domina incompletamente sobre *R* y *Rp* y presumiblemente sobre *r* y *rp*, responsable de colores violáceos brillantes) (Tablas 1 y 2). Hagamos todos los cruces que se nos ocurran, entre variedades homocigotas y heterocigotas del dondiego, e imaginemos el sinfín de tonos de color que podríamos conseguir (Figura 1), algunos por descubrir.

Antes de conocerse el factor *Rp-rp* resultaba sencillo identificar los individuos híbridos de una población, excepto los blancos. Tras descubrirse es imposible diferenciar clases de colores, salvo con experimentos de cultivo. Hay flores de color amarillo, salmón y carmesí en ejemplares homocigotos y heterocigotos, incluso con distinta intensidad de color. En presencia del alelo *R* el amarillo *Y* se transforma en rojo, aunque si comparte alelos tipo *r* o *rp* se consiguen tonos más anaranjados o violáceos. Cuando *Y* se acompaña de *y* los tonos son más claros que en las variedades homocigotas *YY*, de aquí que tiendan hacia magentas rosados con *R* o rojos rosados con *Rp*, o hacia amarillo pálido con *r* y *rp*. Los ejemplares que cuentan con el factor *Rp* derivan a rosas o violetas claros, y aquéllos con *R* a rojizos. El factor *Rpl* es poco conocido, y aunque también tiene el poder de modificar *Y* a rojo, suele proporcionar tonalidades púrpuras más intensas (4).

Teniendo en cuenta sus genotipos y el color de las flores, se conocen al menos 9 grupos de heterocigotos (Tabla 2), aunque dependiendo de las condiciones ambientales (luz solar, suelos, etc.), dos plantas del mismo genotipo pueden

Color (fenotipo)	Genotipo
Carmesí	<i>YYRR - YYRpRp</i>
Amarillo	<i>YYrr - YYrprp</i>
Blanco dominante	<i>yyRR</i>
Blanco recesivo	<i>yyrr</i>
Rosa intenso	<i>yyRpRp</i>
Salmón	<i>yyrprp</i>

Tabla 1: Variedades homocigotas de color de flor en el dondiego de noche.

Color (fenotipo)	Genotipo
Carmesí	<i>YYRRp</i>
Amarillo intenso	<i>YYrrp</i>
Amarillo claro	<i>Yyrr - Yyrrp - Yyrprp</i>
Blanco	<i>yyRr</i>
Rosa claro a intenso	<i>yyRRp - yyRpr - yyRrp - yyRprp</i>
Salmón	<i>yyrrp</i>
Naranja rojizo a rojo escarlata	<i>YYRr - YYRrp - YYRpr - YYRprp</i>
Magenta rosado a rojo rosado	<i>YyRr - YyRpr - YyRrp - YyRprp</i>
Magenta a púrpura rojizo	<i>YyRR - YyRRp - YyRpRp</i>

Tabla 2: Variedades heterocigotas de color de flor en el dondiego de noche.

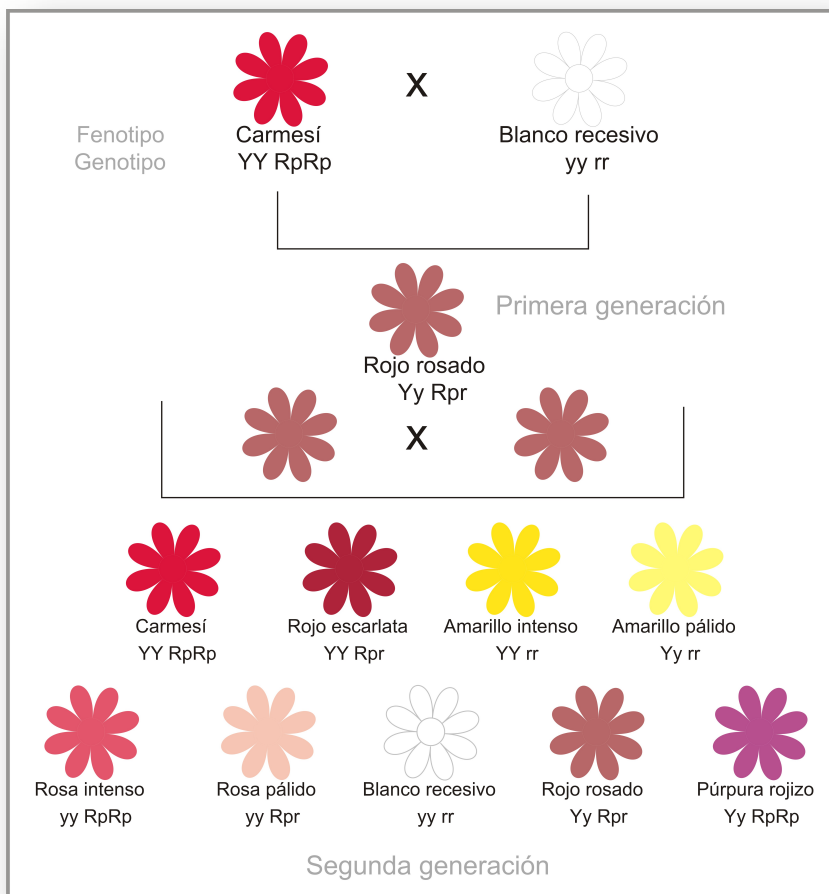


Figura 1: Ejemplo de cruzamiento entre dos variedades homocigotas del dondiego de noche y entre sí de la variedad heterocigota obtenida en la primera generación. Se puede observar que la segunda generación resulta enormemente variada en cuanto a colores de flor.

variar en la intensidad de su tonalidad. Las flores jóvenes suelen ser más pálidas, oscureciéndose al madurar, e incluso algunas llegan a cambiar de color por una transformación de sus pigmentos: amarillas a rosa intenso, blancas a violetas claro.

Las variedades puras más comunes (Tabla 1) son la amarilla, blanco dominante y carmesí. En las amarillas existe un pigmento amarillo soluble que da el color de base, aunque algunos autores sostienen que todos los dondiego proceden de una variedad carmesí, que aparentemente contiene una mezcla de un pigmento magenta y el otro amarillo, que por pérdida del primero da lugar a la mayoría de colores y de ambos a las variedades blancas. Las flores de *M. jalapa* no están formadas por verdaderos pétalos, sino por elongaciones modificadas de los sépalos (perianto petaloideo) que adquieren forma de una campana tubular. Tanto el tubo como los márgenes de la flor y su zona central estrellada tienen una coloración menos intensa que el resto. Así, en las flores rojas el tubo es magenta apagado; mientras que en las amari-

llas, blancas y rosas es del mismo color pero más pálido y verdoso.

La quimera del dondiego

Si hasta ahora la genética de *Mirabilis jalapa* no era ya lo suficientemente compleja, a lo dicho se suma que en los mismos pies de planta pueden encontrarse flores de diferentes colores simultáneamente, e incluso que algunas flores, a nivel individual, estén salpicadas de varios. Ello implica que en un mismo ejemplar hay zonas o células con ADN diferente. Esto suele ocurrir en ramas terminales, indicando que se produjo algún tipo de mutación somática durante su crecimiento, produciendo un nuevo color que en ocasiones aparece formando mosaicos, en los cuales un grupo de células tiene un genotipo diferente al

resto. A mayor tiempo pasado desde la mutación, más flores "quimeras" en el dondiego. Las ramas con flores normales no se habrán visto envueltas en la mutación, por lo que ésta no se transmite a la descendencia.

No es raro encontrar plantas de flores blancas con algunas teñidas de rosa (*R* muta a *Rp* o *rp*) o púrpura (*R* a *Rpl*), carmesís con flores mutantes anaranjadas (*R* muta a *r*), etc. Muchas son las posibilidades dependiendo de los alelos concernientes en la mutación, aunque la probabilidad parece ser mayor en unos colores que en otros y sobre todo en las variedades heterocigotas (4).

Más curiosas son las flores variegadas o en mosaico, bicoloradas (blanco/rojo, blanco/amarillo, amarillo/rojo) e incluso tricoloradas (blanco/amarillo/rojo). Algunos autores proponen que la variegación en las flores del dondiego puede estar mediada no sólo por una mutación sino también por algún tipo de factor presente en los padres (5). También se conocen casos de mutaciones gaméticas en la línea germinal, que pasan a los gametos y que a diferencia de las anteriores sí se transmiten a la proge-



Foto 1: Variedad de dondiego de noche de flores amarillo intenso. El color se debe a las betaxantinas y a la presencia del alelo Y en homocigosis (YY).

nie, la cual llevará la mutación en todas las células de los nuevos individuos. Lógicamente, este tipo de mutación sólo se puede controlar mediante experimentos de cultivo.

Un mundo de pigmentos y posibilidades

Las betalaínas son un grupo de pigmentos nitrogenados característicos del orden Caryophyllales al que pertenece el dondiego. Se dividen en dos subgrupos según el número de dobles enlaces presentes en sus estructuras químicas: las betaxantinas (amarillas) y las betacianinas (violetas/rojas). Las primeras constituyen

el pigmento de base soluble en agua, presente en todas las células de la flor, que da el color amarillo al dondiego, habiéndose identificado varias a partir de la condensación del ácido betalámico con aminoácidos y aminas (6). En cambio, la pigmentación violeta y roja se debe a algunas betacianinas, con la estructura básica de la betanidina, restringidas a la epidermis (7).

En presencia del alelo Y se sintetizan los precursores bioquímicos de las betaxantinas, mientras que si está presente la serie de alelos R algunos de ellos derivan hacia betacianinas (7, 8) y dan tonalidades rojizas, rosadas o violáceas según la concentración de ambos tipos de pigmentos. La presencia de estos pigmentos en las flores juega un papel fundamental, proporcionando el color que sirve de atracción a muchos animales que actúan como agentes polinizantes. En muchas especies son las antocianinas las responsables de la coloración, pero en el orden botánico al que pertenece el dondiego, como también ocurre en la buganvilia (*Bougainvillea*), los amarantos dulces (*Gomphrena*), la verdolaga (*Portulaca*) o la flor de terciopelo (*Celosia*), este papel lo cumplen las betalaínas. Betaxantinas y betacianinas se localizan en las vacuolas y su ruta biosintética deriva del aminoácido tirosina, gracias a la acción de tres enzimas. La ocurrencia de mutaciones en algunos de los pasos de su síntesis conduce a esa gran variabilidad de colores de las flores del dondiego.

La magia de la noche

Las flores cuentan con diversos medios para atraer a los animales polinizadores: presencia de néctar y polen, un patrón de color determinado, la producción de compuestos volátiles y fero-



Foto 2: Flor amarilla mutante bicolor del dondiego de noche. La mutación deriva de la transformación de alelos r en R que cambian el amarillo a rojo sólo en algunas células, en las cuales la biosíntesis conduce hacia betacianinas (rojas) en vez de a betaxantinas (amarillas).

monas, e incluso emitir fluorescencia como señal de atracción. Se ha demostrado que las betaxantinas del dondiego tienen fluorescencia natural, actuando como faros guía hacia sus flores, utilizando una estrategia similar a la descrita en el plumaje de algunos loros (9).

Si algo de peculiar tiene el dondiego, y basta con echar un vistazo a sus nombres vernáculos, es que sólo abre las flores cuando se pone el sol, al atardecer, permaneciendo abiertas hasta la mañana siguiente en que se cierran. En días nublados y otoñales puede incluso abrirlas en las horas del día. Cuando lo hace, es tal el dispendio de color y dulce fragancia que desprende que llamarla “maravilla” se antoja poco a la vista (y el olfato) de ilustres botánicos como Charles de l’Ecluse, uno de los primeros en prestarle atención. No debe extrañar que su nombre genérico, derivado del latín *mirabilis*, signifique “admirable” o “maravilloso”.

El dondiego de noche es polinizado por polillas halcón (*O. Lepidópteros*, Fam. Esfíngidos), las cuales con su larguísima probóscide no tienen mayor problema en alcanzar el néctar y el polen situados al final de la estrecha trompeta del perianto de su flor, siempre y cuando no haga mucho frío. En poblaciones naturales del centro de México, por debajo de 13°C los esfíngidos son incapaces de volar durante el crepúsculo, por lo que el dondiego recurre a la polinización autógama (estambres y pistilos en la misma flor). En noches más templadas, según sube la temperatura, la polinización alógama se incrementa (10). El dondiego, como otras muchas especies de la familia *Nyctaginaceae*, emite su fragancia durante la noche, cuando las polillas son más activas, demostrando así la convergencia evolutiva existente entre la atracción del vector y el olor, más la morfología floral.

Numerosos estudios han demostrado que las polillas halcón polinizan flores cuya esencia volátil comprende terpenoides oxigenados y compuestos nitrogenados. En el caso del dondiego, su fragancia floral cuenta con monoterpenos (β -ocimeno sobre todo, mircenolol) y sesquiterpenos (farnesano, nerolidol) (11), siendo muy semejante a la de otras especies del género *Mirabilis*. Al parecer, no importa tanto la cantidad de estos compues-



Foto 3: Ejemplar de *Mirabilis jalapa* con flores completamente blancas (alelos yy homocigotos).

tos, en su poder de atracción, sino su presencia. Curiosamente, especies emparentadas como *M. macfarlanei* o *M. triflora*, polinizadas respectivamente por abejas y colibríes, casi no tienen perfume. La primera apenas cuenta con el monoterpeno limoneno, percibido por las abejas que en combinación con las señales visuales es suficiente. La segunda emite cierto olor más para disuadir a potenciales herbívoros que para atraer a los colibríes, pues éstos ignoran completamente la fragancia cuando se alimentan de néctar. En definitiva, la fragancia floral desempeña diversos papeles en la polinización, atrayendo a las polillas en primera instancia, lo cual combinado con señales visuales y alimenticias, facilita el aprendizaje asociativo y la discriminación por parte de los vectores polinizantes.

39



Foto 4: Variedad de dondiego de noche de flor color carmesí. Para este fenotipo existen hasta tres genotipos diferentes.



Foto 5: Las variedades de color magenta tienen una gran variedad de tonalidades en el dondiego de noche. Todas ellas se caracterizan por ser heterocigotas (Yy) y contar con alelos de la serie R.



Foto 6: Curiosa variedad mutante bicolor del dondiego de noche, pues el color púrpura rosáceo aparece siempre en bandas longitudinales en el centro de cada pétalo sobre un fondo blanco.

Bibliografía citada:

1. Correns C. Ueber Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. *Ber Deutsch Bot Ges* 20: 594-608, 1902.
2. Marryat DCE. Hybridization experiments with *Mirabilis jalapa*. *Reports to the Evolution Committee of the Royal Society of London* 5: 32-50, 1909.
3. Kiernan FP, White OE. Inheritance in four o'clocks. *J Hered* 17: 383-386, 1926.
4. Showalthe HM. Self flower-color inheritance and mutation in *Mirabilis jalapa* L. *Genetics* 19: 568-580, 1934.
5. Engels JMM, Van Kester WNM, Spitters CJT, Vosselman L, Zeven AC. Investigations of the inheritance of flower variegation in *Mirabilis jalapa* L. 1. General introduction and 2. Inheritance of colour in uniformly coloured flowers. *Euphytica* 25: 1-5, 1975.
6. Piatelli M, Minale L, Nicolaus RA. Pigments of *Centrospermae* V. Betaxanthins from *Mirabilis jalapa* L. *Phytochemistry* 4: 817-823, 1965.
7. Van Kester WNM, Spitters CJT, Vosselman L, Engels JMM, Zeven AC. Investigations of the inheritance of flower variegation in *Mirabilis jalapa* L. 3. Somatic chromosome number, 4. Distribution of the pigments and 5. Chromatographic studies. *Euphytica* 24: 6-12, 1975.
8. Spitters CJT, Vosselman L, Engels JMM, Van Kester WNM, Zeven AC. Investigations of the inheritance of flower variegation in *Mirabilis jalapa* L. 6. Genetic system of flower variegation and speculation about its existence. *Euphytica* 24: 323-332, 1975.
9. Gandía-Herrero F, Escribano J, García Carmona F. Betaxanthins as pigments responsible for visible fluorescence in flowers. *Planta* 222: 586-593, 2005.
10. Martínez del Río C, Búrquez A. Nectar production and temperature dependent pollination in *Mirabilis jalapa* L. *Biotropica* 18: 28-31, 1986.
11. Levin RA, Raguso RA, McDane LA. Fragrance chemistry and pollinator affinities in *Nyctaginaceae*. *Phytochemistry* 58: 429-440, 2001.