



PROYECTO DEBE

**Descifrando el
enigma de la
evolución**

-Evolución Vegetal-

Darwin también era botánico

Juan Arroyo Marín¹

¹Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla.

Nadie tiene dudas en calificar a Charles Darwin como naturalista. Incluso es probable que el público profano pero razonablemente culto responda así a la pregunta de quién era Darwin: *-el naturalista que propuso la teoría de la evolución-*. Sin embargo, se tiende a pensar que los naturalistas están fundamentalmente interesados por el mundo animal, y esa tendencia muchas veces se ha asignado también a Darwin. Muchas personas asocian la imagen de Darwin a la de alguien haciendo detalladas observaciones sobre unos pinzones en las Islas Galápagos, o descubriendo fósiles de mamíferos en Argentina, y no tanto realizando experimentos con plantas en su jardín. Esta visión es un tanto sesgada, pues los botánicos debemos mucho a Darwin; y ésta es una “deuda” que aún estamos pagando, como veremos.

La visión actual de un naturalista-zoólogo, favorecida por los medios de comunicación de masas, por ejemplo a través de documentales de televisión, no era tan restrictiva en el pasado. Así, los grandes naturalistas del s. XVIII y principios del s. XIX tenían una amplitud de miras que les llevaba a describir todo el mundo animado que se pusiera ante sus ojos. Entre los mejores ejemplos tenemos a Carl Linné (Linneo), a quien debemos la fundación de la Taxonomía moderna (su sistema se usa en la actualidad sin apenas modificaciones) o a Alexander von Humboldt, quien incluso amplió sus intereses al mundo inanimado (Climatología, Geología), para a su vez utilizarlo en la explicación de sus relaciones con los animales y las plantas; un claro antecedente de la Ecología. Darwin, como buen naturalista de la época, siguió los pasos de estos predecesores, ejemplificando muy bien la conocida expresión “a hombros de gigantes” hecha famosa por Isaac Newton, aunque él mismo se convertiría en un gigante. Sin embargo, en una cosa sí se distinguió Darwin de la mayoría de aquellos naturalistas, pues su interés estaba mucho menos en la clasificación y más en una explicación mecanicista de la variedad de la vida (el “misterio de los misterios” en palabras de otro gran naturalista de la época, el influyente John Herschel).

El interés de Darwin por las plantas comenzó a edad temprana (**Fig. 1**), gracias a la influencia de su abuelo Erasmus Darwin (que había publicado una obra sobre agricultura y jardinería, *Phytologia*), pero su formación botánica

estuvo determinada decisivamente por dos grandes botánicos. Inicialmente por John S. Henslow, profesor de Botánica de Darwin en la Universidad de Cambridge y promotor de su viaje alrededor del mundo en el buque HMS Beagle. Posteriormente mantuvo una intensa relación científica con Joseph D. Hooker, otro influyente botánico británico, que se convirtió en uno de los grandes defensores del darwinismo. Darwin transmitió el interés por las plantas a uno de sus hijos, Francis, que acabó siendo profesor de Botánica en Cambridge y reputado fisiólogo vegetal, por lo que es un claro ejemplo de transmisión cultural entre generaciones.



Figura 1. Fragmento de un retrato familiar en el que se observa a Charles Darwin niño con una maceta con flores (artista: Sharples, c. 1816).

Sin las ventajas del correo electrónico actual, Darwin se comunicó asiduamente con sus colegas a través de una intensa correspondencia; se conocen más de 15000 cartas con unos 2000 correspondientes. Entre ellos estaban los científicos más notables de su época. Ésta fue una fuente continua de inspiración y de crítica para su trabajo. Los destacados botánicos de Candolle (padre e hijo), Gray, Caspary, Hildebrand, Nägeli, Sachs, Saporta y Müller, entre otros muchos, intercambiaron ideas con Darwin. Hasta donde sabemos, ningún científico español mantuvo correspondencia con Darwin.

Hasta la época de Darwin, la botánica era fundamentalmente sistemática, con dos objetivos principales: elaborar sistemas de clasificación naturales y operativos, y describir las especies de plantas que continuamente aparecían en los viajes de los naturalistas. El interés de Darwin era diferente, consistía en explicar el porqué de una variedad tan grande. Darwin no distinguió entre macroevolución y microevolución, como hoy hacemos sin comprender aún completamente cómo se relacionan, probablemente porque él pensaba que ambas constituían un mismo proceso, gradual, en el que la acumulación de

cambios producía formas progresivamente diferentes. Así, lo mismo se interesó por la temprana diversificación de las angiospermas en el registro fósil (algo que le causaba desasosiego pues no coincidía con un gradual y lento cambio evolutivo, llevándole a nombrarlo como “abominable misterio” en una carta a Hooker), que realizó concienzudos experimentos sobre mecanismos fisiológicos o reproductores de las plantas. Hay que resaltar que Darwin, en su modestia, nunca se reconoció como un botánico profesional, a pesar de que la mayor parte de sus contribuciones botánicas corresponden a la época más madura de su producción científica, posterior al *Origen de las especies* y casi siempre buscando evidencias en apoyo a su teoría.

La obra botánica de Darwin

Al margen de la información botánica contenida en numerosas cartas y artículos en revistas especializadas, Darwin escribió seis libros sobre temas exclusivamente botánicos:

1. *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects*. London: John Murray, 1862.
2. *On the movements and habits of climbing plants*. Journal of the Linnean Society of London (Botany) 9: 1-118, 1865.
3. *Insectivorous plants*. London: John Murray, 1875.
4. *The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom*. London: John Murray, 1876.
5. *The different forms of flowers on plants of the same species*. London: John Murray, 1877.
6. *The power of movement in plants*. London: John Murray, 1880.

Además, algunas otras obras contienen abundante información botánica muy relevante (por ejemplo *The variation of animals and plants under domestication*, 1868; o el mismo *On the Origin of Species*, 1859). Las monografías extensas del Darwin botánico reúnen una serie de características que las hacen muy modernas. Los temas elegidos tienen, por razones obvias, un componente evolutivo muy fuerte, pero además están planteadas de forma muy actual: se proponen hipótesis explícitas que se someten a prueba de forma experimental o con observaciones sistemáticas diseñadas con una lógica experimental. Los experimentos son elegantes, realizados principalmente en el jardín de su casa de Down. Aunque las técnicas de análisis estadístico estaban muy lejos de la potencia actual, los datos de Darwin tienen un componente cuantitativo que ofrece poca duda. La temática elegida en estas seis obras botánicas incluye sistemas reproductores de las plantas (#1, 4, 5), fisiología (#2,

3, 6) e interacciones entre plantas y animales (#1, 3). Las obras están conceptualmente entrelazadas, pues pueden asignarse a más de una temática.

Darwin puede ser considerado el primer ecólogo evolutivo, antes de que se acuñara el término “Ecología” por uno de sus seguidores, Ernst Haeckel, quien llegó a escribir que “ecología es el estudio de todas aquellas interrelaciones complejas referidas por Darwin como las condiciones para la lucha por la existencia” (1869); debemos añadir que el propio Darwin estudió estas interrelaciones en sus obras. El interés de Darwin por el potencial evolutivo de las interacciones entre plantas y animales fue una constante en toda su vida científica, desde que publicó su primer artículo sobre este asunto en 1841, en el que trata el efecto de los abejorros que roban el néctar de las flores sin polinizarlas. Alcanza su momento más renombrado con la predicción de la existencia de una polilla con una probóscide de 35 cm, la misma longitud del espolón que guarda el néctar de la orquídea *Angraecum sesquipedale* de Madagascar (**Fig. 2**), supuestamente polinizada por ella (obra #1 más arriba). La polilla fue descubierta 41 años después y fue nombrada *Xathopan morgani praedicta* (en honor a la predicción darwiniana). Darwin popularizó el estudio de la biología floral desde un punto de vista evolutivo y al mismo tiempo difundió la obra del botánico alemán Christian K. Sprengel, quien en el siglo anterior describió en detalle muchos mecanismos florales y su relación con los animales polinizadores. Las relaciones entre plantas y animales también son el eje central de su obra sobre plantas insectívoras (#3), aunque en este caso las interacciones no conducen a co-evolución. Estas plantas proporcionaron a Darwin uno de los mejores ejemplos de homología, pues adaptaciones similares están presentes en plantas no emparentadas.



Figura 2. Representación idealizada de *Angraecum sesquipedale* y la supuesta polilla que debería polinizarla según la predicción hecha por Darwin (representación artística basada en una descripción de A.R. Wallace).

En otras dos obras botánicas (#4, 5) Darwin se sumergió en el complejo mundo de los sistemas reproductores de las plantas, que son extremadamente diversos. Es conocido que las ideas genéticas de Darwin eran mayoritariamente

equivocadas (pangénesis). Además, es casi seguro que no conoció el trabajo de Gregor Mendel sobre la herencia de caracteres discretos, aunque estaba citado en algunos de los libros que consultó. Tratando de descifrar el origen de la variabilidad y la selección de rasgos de las plantas que favorecen la fecundación cruzada, realizó numerosos experimentos de polinización. Nunca puso interés en la variación discreta, a diferencia de Mendel; de hecho realizó cruces entre formas normales (flores de simetría bilateral) y pelóricas (variantes con flores radiales) de boca de dragón (*Antirrhinum majus*), obteniendo progenies que se ajustaban perfectamente en su morfología floral a las proporciones mendelianas típicas en la segunda generación (F₂), que no supo interpretar. Sin embargo, ello no limitó el valor prospectivo de sus hipótesis y experimentos, pues intuyó con acierto que muchas de las modificaciones morfológicas de las plantas son seleccionadas para asegurar la fecundación cruzada. Probablemente la experiencia cotidiana de ver que los descendientes de personas o de animales domésticos muy emparentados sufren con frecuencia ciertos problemas congénitos le llevó a concluir que la autofecundación de las plantas podría representar un problema similar, aunque exacerbado (el padre y la madre son el mismo organismo). Así, comprobó experimentalmente que las plantas procedentes de fecundación cruzada eran más exitosas que las originadas por autofecundación (lo que hoy denominamos depresión endogámica), siendo esto relativo, pues después de varios episodios de autofecundación, esa diferencia desaparecía (hoy llamada purga de la depresión). Incluso documentó la existencia de sistemas de autoincompatibilidad, tan comunes en las plantas, aunque no la interpretó adecuadamente debido a los limitados conocimientos genéticos. La obra sobre las distintas formas de las flores (#5) es una de las más influyentes de Darwin, en ella dedica la mayor parte de las páginas al estudio de la heterostilia (la existencia de dos o tres morfos florales en una población) (**Fig. 3**). También aquí realizó numerosos experimentos (cruzamientos controlados) que mostraban que los tipos de cruces permitidos en plantas ocurren sólo entre morfos. Curiosamente, tampoco fue Darwin capaz de desvelar el secreto de la herencia de estos morfos, que un tiempo después se convirtió en uno de los objetos de estudio favoritos de los genéticos, ya que también se ajusta a las leyes mendelianas. Irónicamente una nieta de Darwin (Nora Barlow) fue una pionera genetista que trabajó con estas plantas.

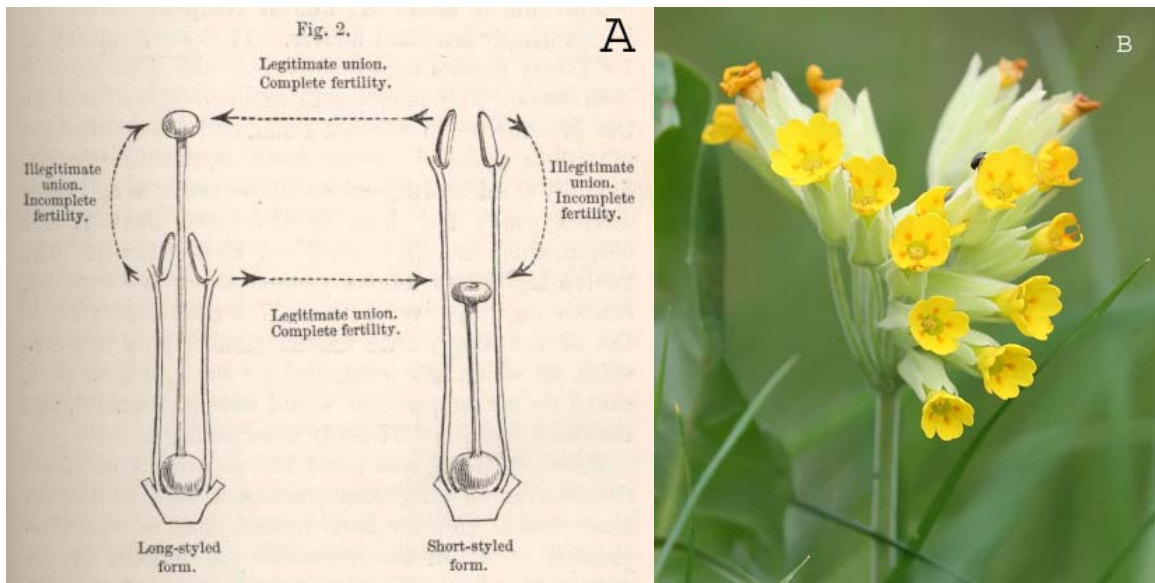


Figura 3. A) Esquema de Darwin (1877, obra #5 en el texto) mostrando los cruces legítimos en morfos florales de *Primula veris* (fuente: The Complete Work of Charles Darwin Online). B) Flores de *Primula veris*.

Finalmente, las obras sobre fisiología de plantas se dedican sobre todo a estudiar el movimiento de distintos órganos de las plantas y ejemplifican bien cómo una sencilla pero ingeniosa experimentación puede producir resultados de amplio alcance. De hecho, muchos de estos experimentos fueron en su día denostados, por su sencillez, por el fisiólogo vegetal más influyente de la época (Julius Sachs) y sin embargo demostraron ser correctos. Mencionando sólo algunos de sus logros, descubrió mecanismos fototrópicos en plantas trepadoras y en coleóptilos de plántulas de gramíneas, que se desvelaron como órganos receptores de señales lumínicas que son enviadas a los tejidos responsables del crecimiento (**Fig. 4**). En el caso de su trabajo sobre las plantas carnívoras (#3), podemos destacar los experimentos de “alimentación” que ponían de manifiesto la necesidad de estas plantas de un aporte extra de nutrientes a partir de sus capturas, lo que explica su tendencia a vivir en sustratos pobres. Más aun, en el caso de las plantas carnívoras con trampas activas, Darwin sugirió que una señal a distancia en respuesta a un estímulo mecánico (provocado por un insecto) cerraba la trampa, similar al impulso nervioso de los animales. Darwin solicitó su estudio a colegas con el equipamiento necesario y poco después se descubrió que los potenciales de acción están presentes en esas plantas, mediante impulsos eléctricos.

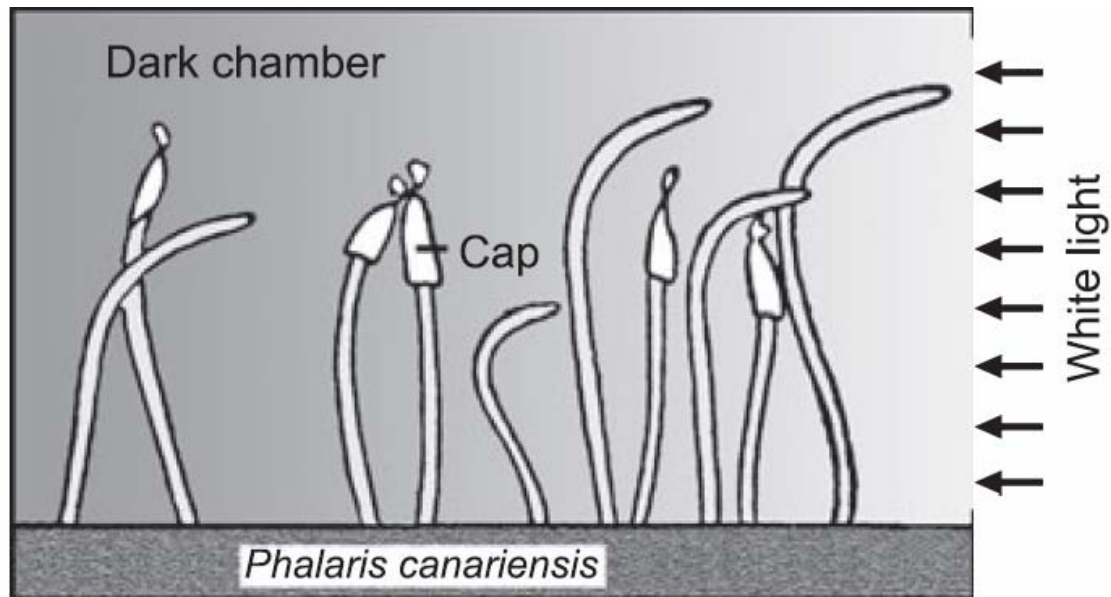


Figura 4. Esquema del experimento de Darwin para demostrar la recepción del estímulo lumínico por el coleóptilo no cubierto de plántulas de alpiste (*Phalaris canariensis*). Tomado de Kutschera & Briggs (2009).

Actualidad del Darwin botánico

En este año de celebraciones darwinianas (hace 200 y 150 años que nació y publicó el “Origen”, respectivamente), también los botánicos se han sumado con su aportación correspondiente. De forma muy resumida podemos recorrer la influencia de Darwin en el desarrollo de las modernas teorías evolutivas en sus aspectos más relacionados con las plantas. El descrédito inicial de Darwin, en el cambio de siglo (XIX-XX), por parte de los recién-nacidos genetistas se debió en parte a que la concepción gradual de la evolución de aquél encajaba mal con la teoría mutacionista y particularmente con los estudios sobre algunos rasgos vegetales que presentaban una clara segregación mendeliana. A partir de los años 30 del s. XX, la genética (principalmente sus vertientes poblacional y cuantitativa) de la Síntesis Moderna vino a conciliar el gradualismo con la génesis y selección de variación discreta aleatoria (mutaciones). En este escenario la Botánica tuvo un papel cuantitativamente secundario. Entre todos los artífices de la Síntesis (apellidada también Neodarwinista) sólo hubo un botánico de prestigio, G. Ledyard Stebbins (probablemente el mejor botánico del siglo XX), pero su contribución fue elevada. *Variation and Evolution in Plants* (1950) es su obra más notable, y aunque compendia todos los procesos evolutivos que pueden afectar a las plantas, resalta el papel de la poliploidía e hibridación como motores del cambio evolutivo de las plantas (aunque estos procesos no están restringidos a las plantas, son mucho más frecuentes en ellas que en otros organismos; se calcula que hasta el 70% de las especies de plantas



con flores tiene algún evento de este tipo en su pasado evolutivo). Este cambio origina especiación de forma brusca, a diferencia de lo que proponía Darwin, por lo que supone una modificación importante de su teoría. No obstante el éxito de los organismos así generados está sometido a selección natural, por lo que el proceso sí es darwiniano en ese punto.

Más recientemente, un reto importante al neodarwinismo proviene de la biología y genética del desarrollo (“EvoDevo”), que según algunos investigadores debe provocar una nueva síntesis evolutiva. No deja de ser curioso que una parte considerable de este nuevo programa de investigación sea precisamente sobre la determinación genética y epigenética de la forma floral, mostrándonos un origen de las variaciones (por ejemplo las pelóricas) que Darwin no pudo ni imaginar. Sin embargo, de nuevo, estas variantes están sometidas en la naturaleza a procesos de selección darwiniana, aunque ésta probablemente no explique las grandes variaciones en el diseño de las flores (relacionado de nuevo con “el abominable misterio”).

Evidentemente el espectacular avance de la genética molecular, la epigenética y la genómica oscurece un tanto la aportación de Darwin a la macroevolución de las plantas. Sin embargo, el papel de los agentes selectivos sobre las variaciones en la naturaleza, comoquiera que se originen, permanece como un activo campo de investigación en ecología evolutiva, en el que Darwin está continuamente siendo sometido a prueba, y frecuentemente apoyado y citado como si de un autor moderno se tratara. En el caso de las plantas, baste mencionar algunos estudios muy recientes que ponen a prueba algunas de estas hipótesis: los polinizadores como agentes de selección en la evolución de la heterostilia (Cesaro y Thompson, 2004; Pérez-Barrales y col., 2006); la división de la función (“trabajo”) en la evolución de sexos separados y estructuras florales diferenciadas (Luo y col., 2008); la disminución de la capacidad de dispersión en áreas aisladas (Riba y col., 2009); la relación negativa entre capacidad invasora de las plantas y presencia de especies nativas emparentadas (Duncan y Williams, 2002; Lambdon y Hulme, 2006); la variación morfológica de las flores como promotores de la fecundación cruzada (Peter y Johnson, 2006); los rasgos florales como adaptaciones a los polinizadores (Harder y Johnson, 2009); la coevolución entre flores y polinizadores (Pauw y col., 2009); o la explicación de remanentes de vegetación como restos de las glaciaciones en el sur de América (Villagrán, 2001). Más importante que el resultado de las pruebas es el hecho de que se trate de hipótesis que se pueden someter a prueba y que tienen una base lógica tal que los científicos actuales las siguen teniendo en consideración. Es raro encontrar en la literatura científica referencias bibliográficas con una vida tan larga como las obras de Darwin.



Este rápido repaso a la influencia de Darwin en la evolución de las plantas ha puesto de manifiesto sus “fallos”, que insistentemente convergen en la apreciación del origen y transmisión de la variación hereditaria, pero no son suficientes para rechazar el principal logro: el poder de la selección natural para moldear las adaptaciones que observamos en los organismos, y las plantas le ayudaron mucho para demostrarlo.

Bibliografía

- Ayres, P. (2008) *The aliveness of plants: the Darwins at the dawn of plant science*. Pickering and Chatto (Londres).
- Berendse, F., Marten, S. (2009) The angiosperm radiation revisited, an ecological explanation for Darwin's ‘abominable mystery’. *Ecology Letters* 12: 865–872.
- Cesaro, A.C., Thompson, J.D. (2004) Darwin's cross-promotion hypothesis and the evolution of stylar polymorphism. *Ecology Letters* 7: 1209-1215.
- Darwin Correspondence Project. <http://www.darwinproject.ac.uk/home>
- Duncan, R.P., Williams, P.A. (2002) Darwin's naturalization hypothesis challenged. *Nature* 417 (6889): 608-609.
- Friedman, W.E. (2009) The meaning of Darwin's abominable mystery. *American Journal of Botany* 96: 5–21.
- Gibson, T.C., Waller, D.M. (2009) Evolving Darwin's ‘most wonderful’ plant: ecological steps to a snap-trap. *New Phytologist* 183: 575–587.
- Harder, L.D., Johnson, S.D. (2009) Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist* 183: 530–545.
- Howard, J.C. (2009) Why didn't Darwin discover Mendel's laws? *Journal of Biology*, 8:15 (doi:10.1186/jbiol123).
- Kutschera, U., Briggs, W.R. (2009) From Charles Darwin's botanical country-house studies to modern plant biology. *Plant Biology* 11: 785–795.
- Lambdon, P.W., Hulme, P.E. (2006) How strongly do interactions with closely-related native species influence plant invasions? Darwin's naturalization hypothesis assessed on Mediterranean islands. *Journal of Biogeography* 33: 1116-1125.
- Luo, Z., Zhang, D., Renner, S.S. (2008) Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology* 22: 794-800.
- Pannell, J.R. (2009) On the problems of a closed marriage: celebrating Darwin 200. *Biology Letters* 5: 332-335.
- Pauw, A., Stofberg, J., Waterman, R.J. (2009) Flies and flowers in Darwin's race. *Evolution* 63: 268–279.
- Pérez-Barrales, R., Vargas, P., Arroyo, J. (2006) New evidence for the Darwinian hypothesis of heterostyly: breeding systems and pollinators in *Narcissus* sect. Apodanthi. *New Phytologist* 171: 553-567.

- Peter, C.I., Johnson, S.D. (2006) Doing the twist: a test of Darwin's cross-pollination hypothesis for pollination reconfiguration. *Biology Letters* 2: 65-68.
- Pickersgill, B. (2009) Domestication of plants revisited – Darwin to the present day. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 203–212.
- Riba, M., Mayol, M., Giles, B.E., y col. (2009) Darwin's wind hypothesis: does it work for plant dispersal in fragmented habitats? *New Phytologist* 183: 667-677.
- The Complete Work of Charles Darwin Online. <http://darwin-online.org.uk/>
- Villagrán, C.A. (2001) Un modelo de la historia de la vegetación de la Cordillera de la Costa de Chile central-sur: la hipótesis glacial de Darwin. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 793-803.



Juan Arroyo Marín es Catedrático de Botánica en el Departamento de Biología Vegetal y Ecología de la Facultad de Biología de la Universidad de Sevilla, en la que realizó sus estudios de licenciatura (1981) y doctorado (1985) en Ciencias Biológicas. Sus intereses científicos se centran por un lado en el estudio de la evolución de los sistemas de reproducción de las plantas, particularmente en lo que se refiere a la forma floral, y por otro en la biogeografía histórica de las plantas mediterráneas, especialmente las relictas y las endémicas. Ambas líneas convergen cuando los sistemas de reproducción muestran variaciones geográficas. Esta investigación es financiada con fondos públicos del Plan Nacional y del Plan Andaluz de I+D+i y se desarrolla en colaboración con estudiantes de doctorado (cinco han defendido sus tesis y otros siete esperan hacerlo pronto) e investigadores, postdoctorales y permanentes. La mayoría de estas personas pertenecen al grupo de investigación EVOCA (“Ecología, Evolución y Conservación de Plantas Mediterráneas” <http://grupo.us.es/grnm210/>), del que Juan Arroyo fue responsable en sus inicios. Es autor de unas 90 publicaciones científicas y miembro del comité editorial de la revista *Plant Biology* y del consejo asesor de la revista *Ecosistemas*.