

Flores para DARWIN

La teoría evolutiva propuesta por Darwin hace 150 años suministra un marco conceptual que resuelve la mayoría de las incógnitas planteadas por biólogos y naturalistas, pero no todas. Sin embargo, esos resquicios no hacen tambalear el monumental edificio del legado darwinista, sino que animan a reformarlo a la luz de nuevos descubrimientos.

por Carlos M. Herrera

Si en algún momento he llegado a envidiar a la física como ciencia, no ha sido ni por la simplicidad con la que puede llegar a representar los procesos de los que se ocupa, ni por la capacidad predictiva que se les supone a esas ecuaciones formalmente tan elegantes. Tampoco ha sido por el respeto que la simple mención de su nombre despierta en los círculos generalmente poco cultivados donde reside el poder, tan distinto al displicente paternalismo chistoso que prodigan cuando hablan de “plantitas”, “hierbajos”, “pajaritos” u otros seres sin importancia. Si he envidiado algunas veces a la física ha sido por la buena suerte de la que han disfrutado históricamente sus practicantes, que han podido criticar, debatir, perfeccionar y hacer progresar su ciencia en un entorno social ajeno a sus tareas, distante e indiferente a tales debates y progresos (si exceptuamos las controversias sobre el papel de los físicos en el cruel colofón nuclear de una guerra que ya estaba terminada). La larga remodelación que condujo a la física clásica desde los *Principia* de Isaac Newton (1643-1727) hasta la física moderna, parida por Albert Einstein (1879-1955), Niels Bohr (1885-1962), Richard Feynman (1918-

1988) y muchos otros, fue fundamentalmente un proceso científico, liderado y protagonizado por científicos, libre de interferencias foráneas y gestado dentro de esa “torre de marfil” donde algunos dicen que vivimos los profesionales del ramo. Los físicos del siglo XX se ahorraron el desgaste y la tremenda tensión de tener que lidiar con enrevesados problemas científicos y aguantar a la vez la avalancha de ataques, mentiras, manipulaciones, intoxicaciones y presiones sociales y políticas con las que han tenido –y siguen teniendo– que convivir los biólogos modernos, empezando por el mismo Darwin. Este hecho ha tenido consecuencias de diversa índole, aunque voy a resaltar

aquí sólo una que me parece particularmente insidiosa.

TERGIVERSA, QUE ALGO QUEDA

En su acoso contra las ideas evolucionistas, los creacionistas y su reencarnación más reciente, los partidarios del “diseño inteligente”, usan a menudo la táctica de extraer de la literatura científica especializada datos o conclusiones que, tras cuidadosa tergiversación y una vez aislados de su contexto original, son trasladados a su público como supuestas pruebas contra el evolucionismo aportadas por los propios científicos evolucionistas. Esa táctica de distorsionar los

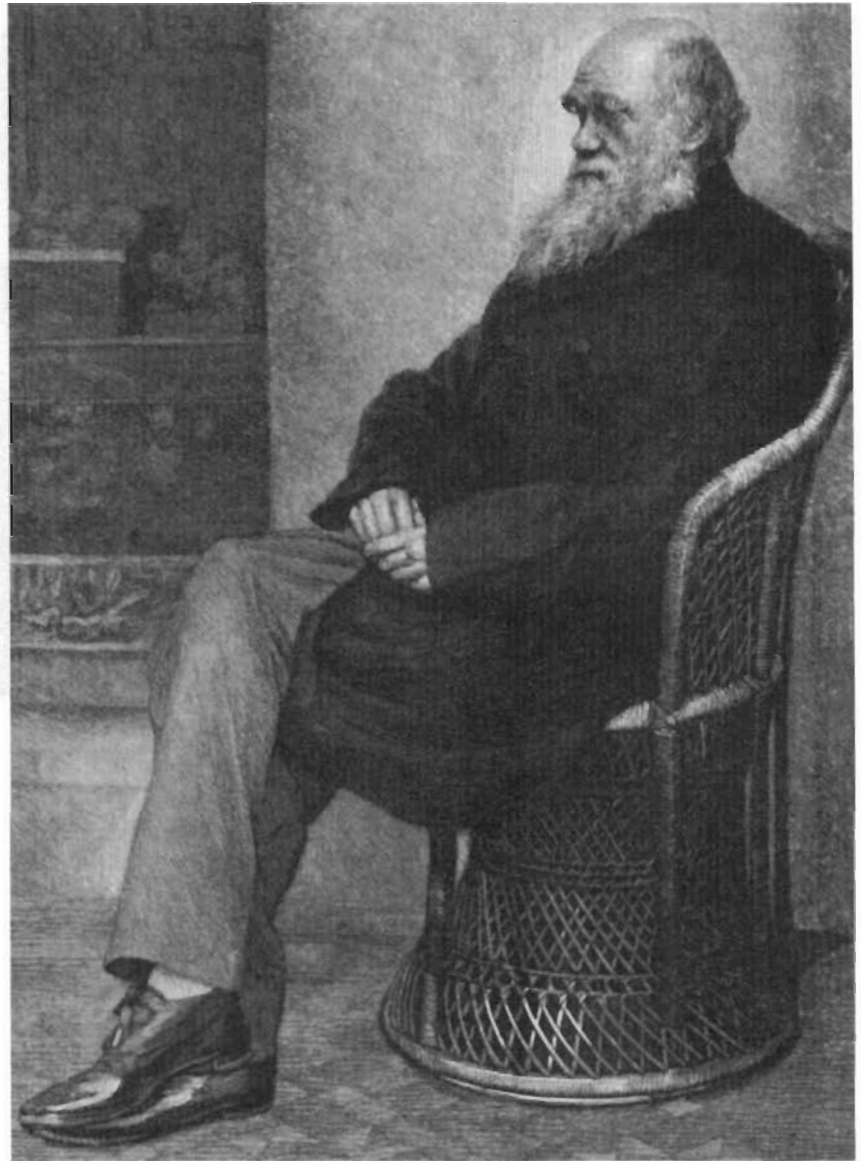


POCOS NATURALISTAS. POR EL CONTRARIO, HAN CREIDO QUE LAS ESPECIES SUFFREN MODIFICACIONES Y QUE LAS FORMAS ORGANICAS EXISTENTES SON DESCENDIENTES. POR VERDADERA GENERACION, DE FORMAS PREEXISTENTES.



A la derecha, grabado de Darwin publicado en 1883 por la revista *Century Magazine*.

Las presiones selectivas ejercidas por los animales polinizadores a veces dan lugar a fenómenos de convergencia adaptativa, mediante los cuales especies pertenecientes a linajes filogenéticamente dispares acaban poseyendo las mismas características florales. Las fotografías de la izquierda muestran flores de cinco especies americanas pertenecientes a familias diferentes, todas ellas polinizadas por colibríes. Sus flores han convergido por adaptación hasta tener características similares (color rojo, corolas tubulares, ángulo inclinado). De izquierda a derecha y de arriba a abajo: *Bomarea* (Astromeriaceae), *Desfontainia* (Bruniaceae), *Lobelia* (Lobeliaceae), *Pentstemon* (Plantaginaceae) y *Tristerix* (Loranthaceae), fotografiadas en México, Costa Rica y Argentina (fotos: Carlos M. Herrera).



argumentos del oponente en beneficio propio no es nueva. Forma parte de varias de las estratagemas descritas, por ejemplo, en la *Dialéctica erística, o el arte de tener razón* de Arthur Schopenhauer (1788-1860), y es usada cotidianamente por los políticos en sus discursos. En el asunto que nos ocupa, sin embargo, puede llegar a tener efectos devastadores. Por un lado, los que pretenden publicar cualquier puntualización, matización, crítica, ampliación, mejora o duda relacionadas con el paradigma actualmente imperante (vale decir Nueva Síntesis, o Neodarwinismo) temerán siempre que sus argumentos sean finalmente distorsionados y empleados como

munición por los adversarios del pensamiento evolucionista. Y, por otro lado, lo que quizá sea peor, pueden temer convertirse en blanco de las críticas de sus colegas ultradarwinistas, que a veces actúan como si el darwinismo de la Nueva Síntesis estuviese escrito en piedra, fuese imposible de perfeccionar y la única labor a la que estamos destinados los evolucionistas actuales es la de seguir acumulando ladrillos empíricos sin chistar, con los que alzar un muro cada vez más alto contra amenazantes mareas de oscurantismo presente y futuro. Como si los datos hubieran detenido alguna vez al oscurantismo, o como si el darwinismo todavía estuviese necesitado de apo-

yos empíricos para demostrar su realidad. Estoy convencido de que la rigidez intelectual de la que a veces hace gala el ultradarwinismo no es más que una reacción honesta ante tanta tergiversación y falsedad como propalan sin cesar creacionistas y variantes asociadas.

El problema es que el exceso de celo en la defensa, unido al miedo a la aparición de fisuras en el muro defensivo, han llevado a veces a rechazar o ignorar sin demasiada razón algunos conceptos que verdaderamente podrían haber enriquecido, perfeccionado o expandido el paradigma evolucionista sin que se viera debilitado en lo más mínimo. Por culpa de su supuesta heterodoxia, evolucionis-



tas de extraordinario talento como Ivan Schmalhausen (1884-1963), Richard Goldschmidt (1878-1958) o Conrad Waddington (1905-1975) fueron injustamente relegados al olvido, por referirme sólo a algunos que ya hace tiempo que murieron. Creo que todo ello ha entorpecido hasta ahora el proceso normal de perfeccionamiento de la biología evolucionista por ampliación incluyente, un proceso inherente a la ontogenia histórica de cualquier ciencia.

Quizá ahora comprenda mejor el lector por qué escribí arriba que lo único de la física que despierta mi envidia es la fluidez y naturalidad con la que esa ciencia ha ido experimentando y asimilando sus cambios de paradigma, libre tanto de las presiones externas como de la cansina ortodoxia de los vigilantes internos. Me queda todavía por explicar cómo se puede ser a la vez evolucionista convencido y tener inquietudes sobre la capacidad del paradigma actual para contestar, o incluso para llegar a plantear, algunas preguntas. Lo ilustraré con un ejemplo concreto, el de la evolución y adaptación de las flores a sus polinizadores. Lo he elegido porque es conceptualmente muy simple, se trata de un tema genuinamente darwiniano y proporciona además la oportunidad de ofrecer un par de ramos de flores de aniversario, aunque sólo sean en efigie fotográfica.

ADAPTACIONES FLORALES: TRIUNFOS DE LA AGENDA DARWINIANA

Charles Darwin proporcionó el escenario conceptual que permitió explicar las características de los seres vivos no solo por el influjo de factores abióticos como la luz o la temperatura, sino también como respuestas adaptativas a la selección ejercida por otros organismos de diferentes especies. En *El Origen de las Especies* Darwin afirma que “plantas y animales, aun siendo de lo más remoto en la escala natural, están unidos entre sí por una maraña de relaciones complejas”. Esas vinculaciones ecológicas entre plantas y animales impulsaron la idea de que para comprender muchos rasgos de las plantas es necesario entender las influencias selectivas ejercidas por los ani-



males y que los más palpables ejemplos de adaptación los proporcionarán aquellas características de las plantas que estén más vinculadas a su dependencia de los animales mutualistas. El mismo Darwin dejó claras estas expectativas en su prólogo a la edición inglesa de *The fertilisation of flowers*, obra del botánico alemán Hermann Müller (1829-1883).

En este libro admirable, Müller describió las flores y los mecanismos de polinización de innumerables plantas europeas con una exhaustividad raramente superada. En el prólogo, Darwin indicaba que el libro de Müller serviría para que cualquier observador se deleitase contemplando “la perfección de las adaptaciones por las cuales los insectos son forzados, inconscientemente por su parte, a llevar el polen de los estambres de una planta al estigma de otra”. Müller, convencido evolucionista, equiparaba a lo largo de todo el libro la utilidad actual de los caracteres florales con su origen adaptativo mediante la selección natural. Se iniciaba así una larga tradición que aún nos acompaña y a la que yo he denominado alguna vez la “agenda darwiniana” para el estudio de las relaciones planta-polinizador: usar las flores como estructuras modelo donde uno espera encontrar con especial frecuencia claros indicios de

selección natural, ejercida por los animales polinizadores. Después de más de un siglo de investigaciones, ¿han sido refrendadas estas expectativas por la evidencia empírica? La respuesta no puede ser más que un rotundo sí. Empezando por el primer libro que publicó Darwin después de *El Origen* —un extenso y minucioso tratado sobre las “triquiñuelas mediante las cuales las orquídeas son fertilizadas por los insectos”— y terminando por los estudios más recientes que emplean modernas técnicas moleculares, centenares de investigaciones han demostrado que innumerables rasgos florales de muchas especies han sido moldeados por la selección natural ejercida por sus polinizadores.

Pensemos por ejemplo en las yucas, las higueras o en tantas orquídeas tropicales con flores que nos maravillan por su complejidad casi inimaginable, cuyas características difícilmente podrían entenderse sin recurrir a la selección natural ejercida por los polinizadores. Pero disponemos también de innumerables ejemplos menos espectaculares. La asociación entre determinadas combinaciones de rasgos florales y el tipo de polinizador principal de una especie de planta, lo que se conoce como “síndromes de polinización”, también proporciona pruebas claras de adaptación a los polinizadores. Especies pertenecientes a linajes filogenéticamente muy alejados pero polinizadas por el mismo grupo de animales adquieren a veces características similares. Este es el caso, por ejemplo, de la asociación entre aves polinizadoras y flores rojas de corolas largas y tubulares que producen abundante néctar, como las que aparecen en las fotografías de las páginas 12 y 13. Cuando tienen lugar, estas asociaciones predecibles entre rasgos florales y tipo de polinizador sólo pueden explicarse como resultado de convergencias impulsadas por presiones selectivas similares, y son unos de los indicios más claros de las adaptaciones de las plantas a sus animales polinizadores.

Las pruebas de la naturaleza adaptativa de las características florales no se limitan a la escala macroevolutiva, es decir, a diferencias entre especies o grupos de especies. La agenda darwiniana de indagación sobre el papel evolutivo de la

Herman Müller, botánico alemán partidario de la teoría de la evolución y autor de *La fertilización de las flores*, obra prologada por Darwin en su edición inglesa.

HÉMEROTECA

Quercus 253
(marzo 2007)
Ref. 3301253 / 3'90 €
Azar, naturaleza y cultura
José Carlos M. Herrera.

Insertamos un boletín de pedidos en la página 77.



polinización por animales ha incorporado también estudios a escala microevolutiva, es decir, que consideran la evolución en poblaciones de la misma especie. Estas investigaciones han demostrado que la variedad intraespecífica en rasgos florales como el color, la forma, el tamaño o las características del néctar tiene una base genética y suele traducirse en variaciones de la eficacia biológica (*fitness*) de los individuos, como consecuencia del comportamiento discriminador de los polinizadores y/o sus distintas capacidades de transferencia de polen. En otras palabras, cuando existe oportunidad para que haya selección sobre rasgos florales (es decir, hay variación individual en estos rasgos), los polinizadores manifiestan su capacidad para favorecer a unos fenotipos frente a otros y, por consiguiente, para dirigir la evolución de los rasgos florales más probablemente en unas direcciones que en otras.

ALGUNAS LIMITACIONES DE LA AGENDA

La agenda darwiniana aplicada a las relaciones entre plantas y polinizadores ha establecido con éxito dos importantes conclusiones: que los polinizadores son efectivamente agentes de selección sobre las características florales y que los rasgos florales de muchas plantas son la consecuencia adaptativa de esa selección. Estos logros, aun siendo muy importantes, son de naturaleza cualitativa. Pero existen algunas cuestiones cuantitativas igualmente interesantes desde una perspectiva evolucionista en las cuales apenas hemos progresado. Como sabe cualquier aficionado a los juegos de azar, tener la certeza de que un fenómeno sucede es muy importante, pero lo es aún más saber dónde o con qué frecuencia va a tener lugar. Creo que fue Stephen Jay Gould (1941-2002) quien escribió que la biología es una ciencia de frecuencias relativas. Sabemos que los polinizadores pueden convertirse en agentes de selección sobre los rasgos florales y también que las plantas pueden responder a dicha selección, pero no sabemos con qué frecuencia se dan realmente estos fenómenos en la naturaleza, ni si dicha frecuencia es la misma para todas las especies, hábitats o ecosistemas.

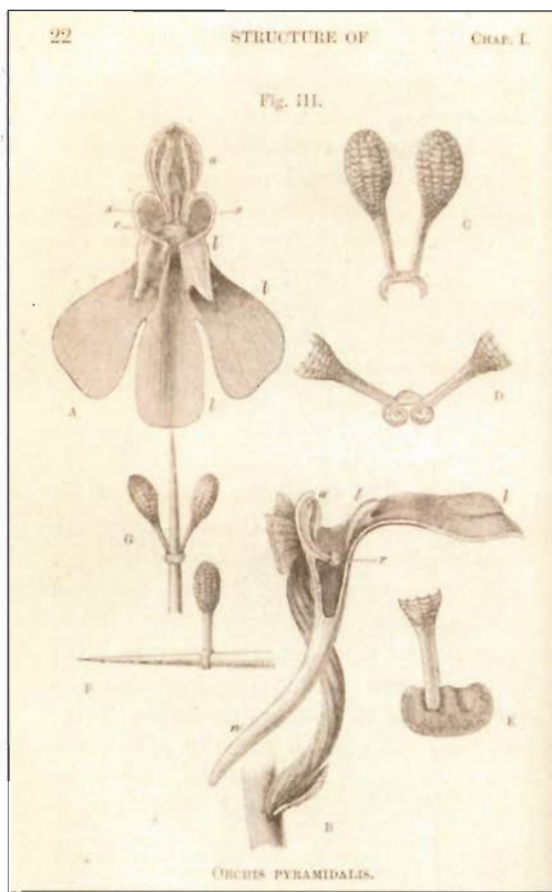


Lámina sobre la estructura floral de la orquídea *Orchis pyramidalis*, actualmente denominada *Anacamptis pyramidalis*, procedente de la obra de Darwin *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of intercrossing* (1862).

¿Cuál es la proporción de especies en un hábitat determinado cuyos rasgos florales han sido mayoritariamente moldeados por la selección ejercida por los polinizadores que hoy vemos visitar sus flores? ¿Cuánto del fenotipo floral de una especie elegida al azar en un hábitat cualquiera podemos razonablemente esperar que sea consecuencia de la selección ejercida por esos polinizadores? No sabemos responder a estas preguntas. Es más, difícilmente tienen cabida en el seno del paradigma evolucionista actual.

Un tipo de indicio que se ha usado tradicionalmente desde Darwin y Müller en apoyo de la adaptación de las flores a sus polinizadores han sido los ajustes más o menos precisos entre la forma y función de una flor concreta y las características morfológicas o etológicas de los animales que las polinizan. Sin embargo, por sugerente que pueda resultarnos intuitivamente la asociación entre utilidad y adaptación, este tipo de información por sí sola apoya muy dé-

bilmente la hipótesis de que la adaptación de las flores a sus polinizadores ha sido realmente la verdadera causa de esos "perfectos ajustes" que observamos. Las plantas pueden ser polinizadas exitosamente incluso cuando los rasgos implicados directamente (forma, estructura, color) no hayan evolucionado en relación con los polinizadores que las visitan. En otras palabras, numerosos rasgos florales de muchas especies, aunque contribuyan a la eficacia biológica en las condiciones actuales, no tuvieron que evolucionar necesariamente en relación directa con su utilidad o contexto ecológico actuales. Veamos un par de casos.

Los ejemplos de plantas introducidas cuya reproducción fracasa por falta de polinizadores adecuados en sus hábitats adoptivos han sido muy divulgados, pero seguramente son más numerosos los ejemplos de plantas introducidas en otros continentes que son polinizadas con éxito por polinizadores completamente nuevos para ellas y con los cuales no comparten ninguna historia evolutiva común. Este fenómeno lo conocen bien los cuidadores de jardines botánicos, acostumbrados a contemplar cómo plantas exóticas procedentes de todos los rincones del planeta acaban siendo polinizadas con éxito por agentes locales cuya composición y características difieren radicalmente de aquellos con los que suelen estar en contacto en sus regiones de origen.

La violeta de Cazorla (*Viola cazorlensis*) es otro buen ejemplo que ilustra lo poco útiles que pueden ser las observaciones de ajustes morfológicos o funcionales entre flores y polinizadores; al menos como prueba de que tales rasgos han surgido como respuesta adaptativa a sus polinizadores actuales. La especie pertenece a un linaje muy antiguo que, entre otras peculiaridades, posee flores de entrada muy angosta con un fino y largo espolón. La estrecha coincidencia morfológica entre las longitudes del espolón de la flor y la espiritrompa de su único polinizador, la mariposa colibrí (*Macroglossum stellatarum*) –véase mi artículo en el número 253 de *Quercus*, publicado en marzo de 2007– podría hacernos creer que tan peculiar espolón es un rasgo adaptativo. Sin embargo, estudios eco-



TODO SER ORGÁNICO SE ESTA ESFORZANDO CONTINUAMENTE POR AUMENTAR EN NÚMERO DE INDIVIDUOS, Y SI UN SER CUALQUIERA VARIA, AUNQUE SEA MUY POCO, EN COSTUMBRES O CONFORMACION,



lógicos y genéticos no han podido demostrar que la longitud del espolón haya estado sometida recientemente a selección, lo que en principio invalida la hipótesis de que los largos espolones de esta especie sean una adaptación promovida por su actual polinizador. Un estudio en colaboración con Pablo Vargas, del Real Jardín Botánico de Madrid, ha revelado notables diferencias entre las secuencias del ADN de *Viola cazorlensis* y el de una especie hermana endémica de los Balcanes, *Viola delphinantha*, lo que indica que ambas se separaron evolutivamente hace mucho tiempo. A pesar de la fuerte divergencia molecular, de la antigüedad de su separación y —al menos en el caso de *V. cazorlensis*— de la ausencia de selección sobre la longitud del espolón, ambas especies siguen conservando flores muy similares, como puede apreciarse en las fotografías adjuntas, incluido el largo espolón que las caracteriza y que probablemente evolucionó con anterioridad a su remota divergencia como especies. Podemos imaginar distintos escenarios para explicar esta situación, pero el menos probable de todos es que los largos espolones florales de las dos especies sean el fruto de la selección ejercida por sus respectivos polinizadores actuales.

VECINOS DE SEPULCRO

He querido usar los sencillos ejemplos anteriores para ilustrar el siguiente argumento general: después de más de cien años siguiendo la estela de Darwin, es un hecho científicamente indudable que la evolución por selección natural ha sido un proceso moldeador fundamental de la naturaleza que contemplamos, pero nuestra justificada complacencia con el legado recibido no debería frenar la formulación de nuevas cuestiones que permitan avanzar aún más en nuestro conocimiento de esa naturaleza. Es sabido que cada paradigma científico tiene asociado su propio espacio de interrogación y sólo se llegan a formular aquellas preguntas que caen dentro de ese espacio específico. Si cuesta trabajo encajar algunas preguntas en un paradigma, eso reflejará una limitación del paradigma, nunca la impertinencia de las preguntas.

Viola cazorlensis (arriba) y *Viola delphinantha* (abajo), dos especies hermanas y restringidas a pequeñas áreas de distribución, la primera en el sureste de España y la segunda en los Balcanes. Su separación como especies independientes es muy antigua, como demuestra la gran divergencia de sus secuencias de ADN, a pesar de lo cual ambas conservan unas características florales inusuales y llamativamente similares (fotos: Carlos M. Herrera y Pablo Vargas).

Mi impresión es que el futuro inmediato del pensamiento evolucionista pasa por la incorporación de nuevos espacios conceptuales que permitan formular nuevas preguntas. Los avances recientes en biología, particularmente en el campo de la genética molecular y biología del desarrollo, todos ellos desconocidos en los tiempos en que se fraguó la Nueva Síntesis —y no digamos en tiempos de Darwin— suscitan preguntas de gran calado, algunas de las cuales no tienen cabida dentro de la demarcación del paradigma actual. Estas preguntas están relacionadas, por citar sólo algunos ejemplos significativos, con el papel evolutivo de la transmisión horizontal (entre especies) de información genética, el efecto de la multiplicidad de genomas en las células de los organismos superiores (genomas nucleares y citoplasmáticos), los mecanismos moleculares de la especiación y la ulterior preservación de la integridad genética de las especies, la importancia de las fuentes no aleatorias de variabilidad genética (como la duplicación génica) o la trascendencia de la supresión permanente de la expresión de ciertos genes (por ejemplo, mediante metilación) en la transmisión a la progenie de caracteres adquiridos por los progenitores. Sean cuales sean las respuestas a estas preguntas que nos depara el futuro, no serán incompatibles ni

pondrán en cuestión el gran descubrimiento de Darwin, el corazón de su teoría: la selección natural entre variantes como mecanismo central de configuración de la naturaleza viviente. Tal vez se pongan en cuestión algunos postulados y presupuestos de la Nueva Síntesis, pero si esos aspectos hubieran de ser modificados para ampliar el espacio de interrogación de la teoría evolucionista, deberían serlo. En mi opinión, el reto del evolucionismo doscientos años después de Darwin no consiste en elevar la altura de las murallas conceptuales y persistir en una defensa numantina de la Nueva Síntesis, sino transformar esa muralla en algo más parecido a una membrana celular, dotada de permeabilidad —crítica y selectiva— a los rápidos avances en el conocimiento biológico que se están produciendo en nuestros días.

A pesar de lo mucho que ha progresado la física desde los tiempos de Newton, no creo que a nadie se le haya pasado por la cabeza quitar el espectacular monumento que, junto a su tumba, testimonia su grandeza como científico en la abadía de Westminster. Tampoco la grandeza intelectual de Darwin —su vicino de sepulcro, aunque sin monumento— se vería disminuida si alguna vez se ampliase y modificase los postulados de la Nueva Síntesis elaborada por sus epígonos. Y me da por pensar ahora mismo que quizá ese podría ser el mejor monumento funerario que la biología del siglo XXI podría dedicar al genio con ocasión del bicentenario que celebramos: la persistencia del centro de su teoría a pesar de sucesivas modificaciones. Sería tal vez equivalente a la tenaz perduración de la ley newtoniana de la gravitación universal a pesar de los incontables progresos de la física en los siglos posteriores.

Carlos M. Herrera Mbilani



El autor tomando datos en una población de violeta de Cazorla (*Viola cazorlensis*), cuyas flores son visibles en la roca (foto: Mónica Medrano).

Es profesor de investigación del Consejo Superior de Investigaciones Científicas en la Estación Biológica de Doñana, donde se interesa por las interacciones entre plantas y animales, la ecología de las plantas mediterráneas y, más recientemente, el papel de los microbios en las relaciones entre plantas y polinizadores (véase www.plant-animal.es).

Dirección de contacto: Carlos M. Herrera · Departamento de Ecología Evolutiva · Estación Biológica de Doñana (CSIC) · Avda. de María Luisa, s/n · Pabellón del Perú · 41013 Sevilla · Correo electrónico: herrera@ebd.csic.es