

Sobre el origen de la diversidad de las plantas con flores



Carlos Zavaro Pérez
Felipe Maniago

Las plantas con flores (angiospermas) se remontan a 160 millones de años atrás según las evidencias del registro fósil. Este nombre, que proviene del griego *αγγειον* = angio (ánfora) y *σπέρμα* = sperma (semilla), es indicativo de sus particularidades: se trata de plantas con semillas encerradas en una ánfora o recipiente, el fruto. Con una distribución cosmopolita, que comprende desde la gélida Antártida hasta las lluviosas selvas tropicales, estas plantas constituyen el grupo más diverso dentro del reino vegetal, que incluye alrededor de 300 mil especies agrupadas en más de 400 familias.

La flor les ha permitido a las angiospermas convertirse en el grupo de plantas más diverso, ocupando la casi totalidad de los ambientes. Si bien ésta constituye un patrón bastante conservador, que permite reconocerlas de manera inequívoca, también existe una enorme diversidad de configuraciones que son resultantes de la especialización de sus piezas florales y que, entendidas como hojas modificadas, parecieran ser las responsables de la enorme radiación adaptativa que ha acontecido en el grupo.

Esta enorme diversidad podría estar relacionada con las ventajas que, en términos evolutivos, les pudo haber representado la variedad de morfologías florales. Ahora bien, ¿cuál es el origen de esa variabilidad? Siendo que la teoría de la evolución ha dominado la racionalidad en las ciencias naturales por más de un siglo, la pregunta que



1. Estructura de una flor típica.

se impone entonces sería, ¿esa diversidad es el resultado de la adaptación al ambiente por modificaciones sucesivas a lo largo del

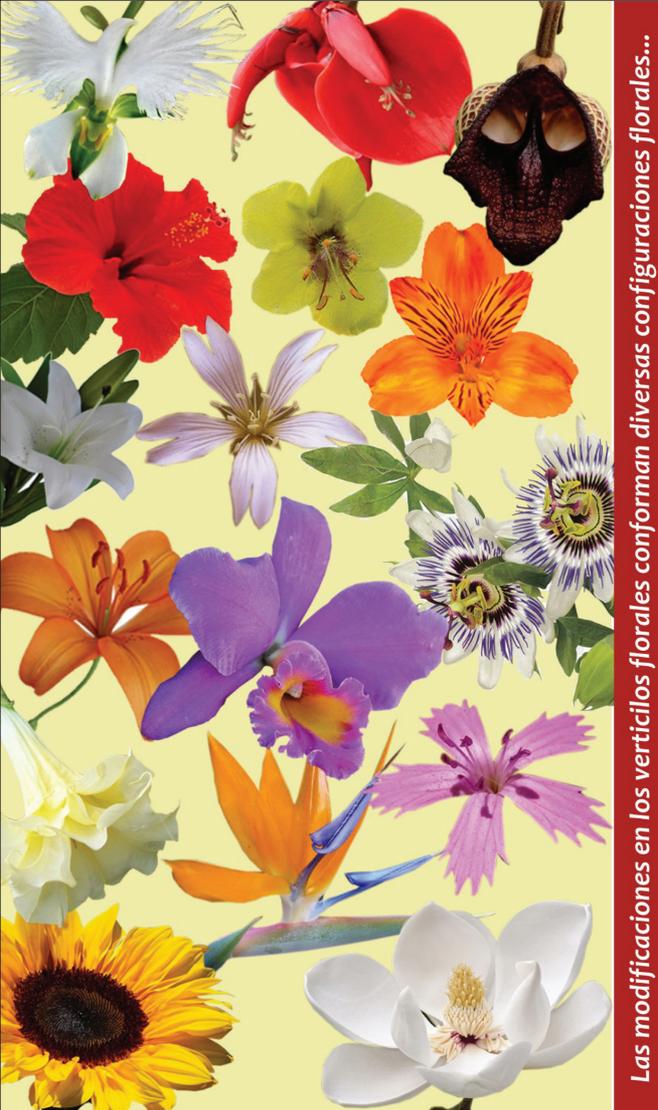
tiempo o se debe a adquisiciones azarosas, sin que la adaptación haya sido, a priori, responsable?



¡Flor de estructura!

Una flor típica consta de cuatro verticilos (Fig. 1) que reciben ese nombre porque cada una de sus piezas (sépalos, pétalos, estambres y pistilos) se insertan usualmente en forma verticilada -es decir a un mismo nivel- alrededor de un breve eje que tiene origen en una yema del tallo, aunque en algunas especies se disponen en espiral. El verticilo más externo se conoce con el nombre de cáliz y está formado por los sépalos que, por la posición que ocupan, protegen durante su desarrollo al resto de las piezas que conforman el pimpollo. El siguiente verticilo es la corola que está formada por los pétalos, a menudo coloreados y vistosos, lo que pareciera estar relacionado con la polinización por animales, ya que en las flores polinizadas por el viento éstos están muy reducidos e incluso ausentes.

Por otra parte, los verticilos más internos se corresponden con las piezas fértiles, que son aquellas que están directamente involu-



Las modificaciones en los verticilos florales conforman diversas configuraciones florales...

2. Diversidad de patrones florales.

cradas en la reproducción. Los estambres, o la parte “masculina” de la flor, conforman el androceo y portan las estructuras (anteras) donde se producen los granos de polen. El pistilo, que se corresponde con la parte “femenina” de la flor, está formado por el ovario, el estilo y el estigma. La reproducción ocurre cuando el grano de polen que llega al estigma de la flor, desencadena una serie de procesos complejos que culminan con la fecundación y el desarrollo del embrión que queda contenido en las semillas, las que a su vez, son protegidas por el fruto, que no es sino el ovario maduro.

Este mecanismo de reproducción ha permitido a las plantas con flores desplegar múltiples estrategias relacionadas con la polinización, que se expresa en una enorme diversidad de especies y en una multiplicidad de formas y patrones resultantes de la modificación y la especialización de sus verticilos.

La Flor como Arquetipo

El concepto de arquetipo es complejo y arraiga en ideas creacionistas que sostenían que los seres vivos fueron creados por un Ser Supremo y por lo tanto el arquetipo representaba esa idea preexistente, en tanto la diversidad de formas podrían corresponderse con variantes o degeneraciones de esa idea primigenia. No obstante, algunos autores como el Conde de Buffon (1707-1788) concibieron al arquetipo no como un plan divino, sino como un molde conformado por moléculas orgánicas que fueron modificándose y derivando en nuevas formas según las condiciones de la “patria de origen”. La idea ha sido reforzada por corrientes adaptacionistas contemporáneas que han planteado que la morfología es el resultado de la modificación de los organismos como respuesta a las condiciones del ambiente en el que han evolucionado.

La discusión entre funcionalismo (corriente que sostiene que la función precede a la estructura y la condiciona) y el estructuralismo (que plantea que la estructura es previa a la función) ha sido central a mediados del siglo XIX en la academia francesa, a partir del debate protagonizado por dos de sus más grandes naturalistas: el Barón George Cuvier (1769-1832), un funcionalista acérrimo, y Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772-1844) quien, en las antípodas, defendía a capa y espada la idea de la preexistencia de la estructura.

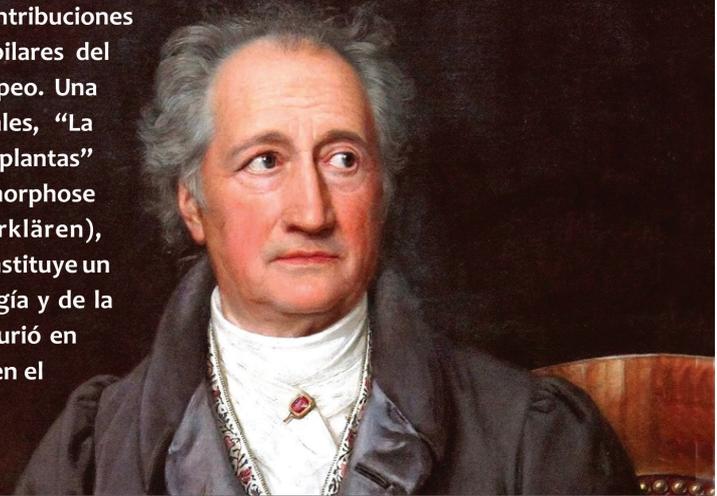
La postura de Geoffroy, no obstante, arraiga en una de las más importantes escuelas de pensamiento, que surgida en Alemania bajo el nombre de Naturphilosophie, ha combinado desde la filosofía de la naturaleza, arte y ciencia. Siendo que esta escuela explica la biodiversidad en base a la transformación de las formas, no es casual entonces que uno de sus máximos exponentes, Wolfgang von Goethe (1749-1832) -quien además de poeta y dramaturgo fue un reconocido botánico- haya desarrollado la teoría sobre el origen de la hoja arquetípica, concibiéndola como una “unidad de tipo” o un modelo primigenio de esa diversidad de estructuras vegetales. De esta manera, una flor no sería más que un conjunto de hojas transformadas y especializadas en la reproducción. Para Goethe, *¡todo es hoja!*

Johann Wolfgang von Goethe

Nació en Frankfurt en el año 1749.

Estudió lenguas, geología, química y medicina. Su obra literaria comprende géneros como la novela, la poesía lírica y el drama, siendo autor de una de las más importantes obras de la literatura universal: Fausto, quien decepcionado de la vida y la ciencia, hace un pacto con Mefistófeles, para que le devuelva la juventud a cambio de su alma, enamorándose perdidamente de Margarita.

Sus contribuciones en ciencia estuvieron encaminadas a demostrar la existencia del hueso intermaxilar en los vertebrados y en el campo de la morfología vegetal desarrolló la teoría de la metamorfosis de la hoja. Ambas contribuciones se inscriben en los pilares del estructuralismo europeo. Una de sus obras centrales, “La metamorfosis de las plantas” (Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären), publicada en 1790, constituye un clásico de la morfología y de la biología evolutiva. Murió en la ciudad de Weimar en el año 1832.



La Flor Modular

Más allá de los nexos evolutivos que dan cuenta del origen común de las plantas, y de los procesos de transformación que pudieron haber acontecido a lo largo de la evolución, interpretar a cada uno de los verticilos de la flor como módulos, implica comprender a ésta como una unidad estructural, cuyas partes pueden repetirse e incluso modificarse, desplegando diversas funciones. Este concepto de módulo, “moldeable” en una diversidad de variantes y modificaciones capaces de desempeñar funciones específicas, permitiría entender cómo pudieron haber aparecido a lo largo de la historia de la vida, la enorme diversidad de flores conocidas (Fig. 2).

En algunas de ellas, el cáliz se presenta con sépalos libres, soldados e incluso ausentes, en tanto que los pétalos podrían adoptar un arreglo parecido, aunque en ese caso los modos en que se sueldan las piezas conforman una enorme diversidad de coro-

las que pueden ser tubulares, acampanadas, en forma de embudo, de cráter o de rueda, papilonoideas (semejantes a una mariposa), e incluso personadas (que semejan la cara de una persona), con los pétalos simétricos entre sí o muy diferentes en forma, tamaño y color. Algunas corolas son tan particulares que, en varias especies de orquídeas, parecen recrear la forma del cuerpo de los animales que las polinizan.

Con respecto a los estambres, éstos pueden ser grandes, numerosos y muy vistosos o pequeños y escondidos en el tubo de la corola, lo que obliga a los polinizadores a introducirse en estas flores en busca de recompensas como puede ser el polen o el néctar producido por glándulas “escondidas” en su base, polinizándolas en ese trayecto con el polen que traen de otras flores visitadas con anterioridad. Además los estambres pueden ser libres o estar soldados entre sí en algunas especies. Otro tanto acontece con el pistilo que exhibe una diversidad de



Existen diversas estrategias de polinización que constituyen indicios de eventos de coevolución y que representan diversos patrones florales. La polinización probablemente haya sido una de las causas de la diversificación tanto de las plantas con flores como de algunas especies de animales en particular los insectos, siendo que la evidencia paleontológica, aun cuando es controversial, ha corroborado una explosión en el registro fósil de insectos que es consistente con la extraordinaria radiación adaptativa de las angiospermas...

3. Algunas modificaciones de las flores a la polinización.

estigmas con formas globosas, plumosas o decurrentes (que decurre o se expande semejando una pista de aterrizaje) que parecieran estar asociadas a las características de las diversas especies de pájaros, insectos y mamíferos (murciélagos, principalmente) que las polinizan (Fig.3).

Algunos de estos módulos pueden estar ausentes, pudiendo encontrarse flores donde el cáliz y la corola son indiferenciables o flores sin pétalos pero con cáliz bien diferenciado o viceversa. También algunos de los verticilos fértiles pueden estar ausentes, lo que resulta en flores unisexuales, en cuyo caso hay especies con flores masculinas y femeninas en un mismo individuo o en individuos diferentes. Por el contrario, aquellas en las que existen estambres y pistilos en la misma flor son consideradas hermafroditas.

Las modificaciones son muchas; hay flores con estructuras intermedias entre dos verticilos como los estaminodios (estambres

estériles con cierta apariencia de pétalos), otras con los verticilos fusionados entre sí; encontrándose flores con estambres soldados a los pétalos, o con los verticilos fértiles unidos parcialmente, lo que da cuenta de una enorme diversidad de configuraciones que ha permitido -a las angiospermas- convertirse en el grupo más diverso entre las plantas. Así, habrían logrado aprovechar nuevos recursos y establecer vínculos con otros organismos, lo cual les podría haber representado grandes ventajas en la compleja trama ecológica de la que forman parte.

¿Evolución modular o adaptativa?

La pregunta pareciera no tener sentido si pensamos que esas modificaciones podrían ser respuestas al ambiente, pero esta

combinación de argumentos es inconsistente porque la teoría modular no concibe a la selección natural como el origen de las especies tal como había formulado Charles Darwin (1809-1882) en la obra que revolucionó el modo de pensar la biología a fines del siglo XIX. Por el contrario, bajo el marco teórico del EvoDevo (Evolution and Development), con un arraigo fuertemente estructuralista, se concibe la existencia de una relación directa entre la morfología y un grupo de genes llamados homeóticos, que son reguladores del desarrollo y guardan una estrecha relación de colinearidad con aquellos segmentos o estructuras del organismo que pueden ser concebidas como módulos (Fig. 4). Esto implica entonces, que si existieran mutaciones en alguno de esos genes éstas generarían modificaciones en la expresión de los módulos que estos genes controlan.

A diferencia de la mayoría de los animales, el desarrollo de las plantas no está constreñido al embrión, sino que existen tejidos generativos (comúnmente llamados yemas) que permiten la formación de

nuevas estructuras durante toda la vida del organismo. Pareciera que las yemas, que usualmente forman las hojas, ante estímulos hormonales activan un mecanismo de control de la expresión que conduce a la formación de las flores. A este proceso que incide sobre la especialización de los verticilos florales, entendidos como módulos, se le conoce como modelo ABC, por el nombre que reciben estos genes, de tal modo que la expresión del gen A conduce a la formación de sépalos, la expresión combinada de A + B formaría pétalos en el segundo verticilo, la expresión combinada de los genes B + C formaría estambres en el tercer verticilo, mientras que la expresión de C formaría carpelos en el verticilo más interno.

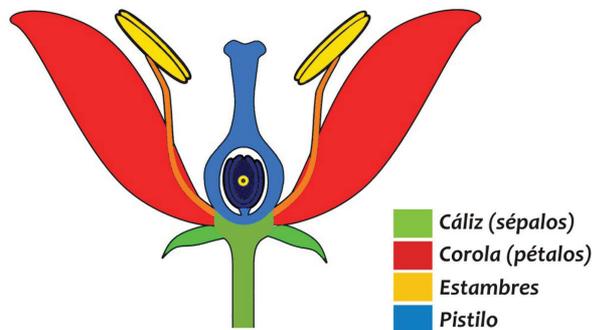
Experimentos realizados con la planta *Arabidopsis thaliana* perteneciente a la familia Brassicaceae (que incluye, entre otras plantas, al repollo, la rúcula y el rabanito), permitió profundizar en el estudio sobre el modo en el que ocurre esta regulación. De esa forma, al inhibir un gen en particular, se logró producir flores a las que les faltó uno o más de sus verticilos, o en las que se duplicó alguno de ellos e incluso se modificaron en relación a su morfología original, generando nuevas combinaciones. De estos estudios podrían rescatarse algunas certezas: la primera es que la estructura de la flor y los verticilos que la conforman responde a una concepción modular y la segunda es que esos módulos están regulados por genes homeóticos, por lo que cualquier modificación que estos últimos sufran, podría impactar en la estructura de la flor, anulando, duplicando e, incluso, transformando verticilos.

¿Y entonces?

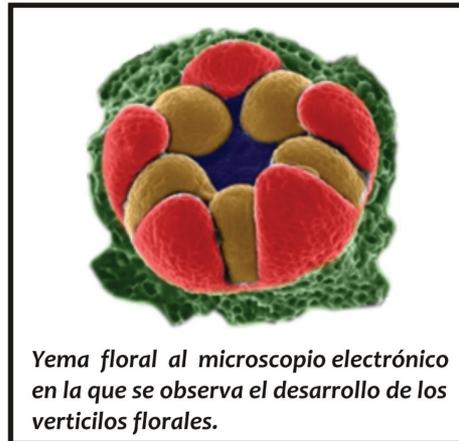
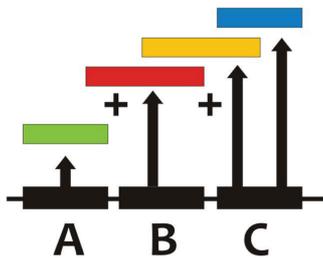
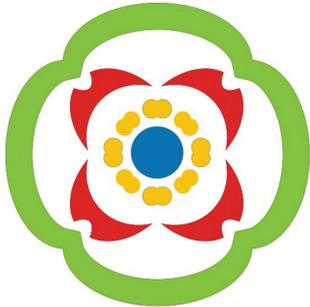
Volviendo entonces a las hipótesis que podrían explicar la diversidad de morfologías florales por la combinación de modificaciones en los verticilos, sería importante retomar la discusión sobre funcionalismo y estructuralismo que, a pesar de todo, no parece estar saldada. La hipótesis del origen de las especies por selección natural trataría de explicar que a lo largo del tiempo se fueron acumulando, de generación en generación,



Los verticilos florales entendidos como módulos permiten explicar los cambios estructurales.



■ Cáliz (sépalos)
■ Corola (pétalos)
■ Estambres
■ Pistilo



La colinearidad constituye una correlación lineal entre los genes homeóticos involucrados en el desarrollo y la identidad de los módulos o segmentos del organismo en que se expresan y que se refleja en la manera en que unos y otros se ordenan. Los módulos recapitulan la secuencia en la que los genes se disponen en el ADN.

En el modelo ABC, la expresión del gen A forma sépalos en el verticilo más externo, la expresión conjunta de A+B pétalos en el segundo verticilo, la expresión de los genes B+C forma estambres y la expresión de C pistilos en el verticilo más interno. La ocurrencia de mutaciones en estos genes durante el desarrollo floral generan cambios estructurales, conformando nuevos patrones.

4. Modelo ABC es uno de los modelos que explica el impacto de los genes del desarrollo en la arquitectura floral.

pequeños cambios en los verticilos florales y que algunos de éstos, en tanto fueran exitosos, podrían haber perdurado en las generaciones siguientes dando origen a la diversidad de formas que hoy reconocemos. Desde la teoría del desarrollo (EvoDevo), en cambio, se sostendría que han sido las mutaciones que pudieron haber acontecido en los genes homeóticos, las responsables de la aparición drástica de modificaciones en los verticilos y por lo tanto, de las nuevas configuraciones.

Ambas posturas parecen antagónicas, la primera ha dominado gran parte del pensamiento evolutivo como resultado del auge del darwinismo por casi dos siglos, sosteniendo una postura funcionalista que

relaciona los cambios en la morfología con un proceso gradual de adaptación al ambiente, en este caso a la polinización, mientras que la segunda, implica una explicación estructuralista, al considerar que las modificaciones aparecen por azar generando de manera drástica nuevas combinaciones estructurales algunas de las cuales podrían ser ventajosas. Si esto ocurriera, entonces no habría dudas del rol que podría desempeñar secundariamente la selección natural, manteniendo en las poblaciones, aquellas modificaciones que resultan adaptativas y que finalmente podrían constituir nuevas líneas evolutivas.

Esas novedades exitosas que aparecen en un organismo (llamadas autapomorfías),

probablemente podrían permitirles a los individuos aprovechar nuevas oportunidades relacionadas con la polinización (Fig. 3), lo cual podría desencadenar procesos de especiación capaces de conducir a una radiación adaptativa. De este modo, las autapomorfías surgidas durante la regulación del desarrollo floral, terminarían constituyendo caracteres compartidos (o sinapomorfías) por la diversidad de especies que podrían haber derivado de ese ancestro, al que algunos autores como el genetista Richard Goldschmidt (1878-1958) llamarían un “monstruo esperanzador” por la potencialidad que representarían esos cambios. Tales características finalmente quedarían en las poblaciones por intervención de la selección natural, lo que no dejaría tan mal parado a Darwin, aun cuando sostengamos que la adaptación no sería el resultado de una respuesta al ambiente, sino un mecanismo que operaría sobre los cambios estructurales que se han producido por azar.

Eventos de esta naturaleza son responsables no sólo de la enorme cantidad de combinatorias florales existentes, y por tanto de la diversificación de las angiospermas, sino también de la aparición de eventos de coevolución que pudieron haber acontecido entre éstas y sus polinizadores.

Si bien algunos autores consideran que no existe suficiente evidencia de la correlación evolutiva entre las angiospermas y -por ejemplo- los insectos, otros afirman que las novedades y modificaciones en los verticilos florales pudieron representar para muchos de ellos nuevas posibilidades que les estarían vedadas a otros, disminuyendo la competencia por el alimento al visitar con mayor frecuencia, y en algunos casos casi exclusivamente, las mismas plantas. Esta relación simbiótica implicaría para las plantas, una suerte de aislamiento reproductivo que, con el transcurso del tiempo, condujo al surgimiento de nuevas especies y finalmente, a que las angiospermas se hayan convertido en el grupo más exitoso del mundo vegetal, llenando de color y aromas la casi totalidad de los paisajes, prácticamente desde el Cretácico. ◆

Lecturas recomendadas

Caponi, G. 2011. Taxa as types: Buffon, Cuvier and Lamarck. *História, Ciências, Saúde-Manguinhos*, 18(1), 15-31.

Dressino, V. y Lamas, S. G. 2016. Una perspectiva modular de la adaptación biológica. *Ludus Vitalis*, 18(33), 13-24.

Vergara Silva, F. 2002. La homeosis y la macroevolución. *Ciencias*, 65, 41-50.

Mg. Carlos Zavaro Pérez
División de Plantas Vasculares, Museo de La Plata y FCN y M, UNLP.

Felipe Maniago
Estudiante de Biología, FCNyM, UNLP.