
PARTE III

DE HENSLOW A HOOKER: DARWIN Y LOS INICIOS
DEL PENSAMIENTO EVOLUTIVO EN BOTÁNICA

From Henslow to Hooker: Darwin and the Early Evolutionary
Thought in Botany

FAVIO GONZÁLEZ¹, Ph. D.; NATALIA PABÓN-MORA², Candidata Ph. D.

¹ Profesor Asociado, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. A.A. 7495, Bogotá D.C., Colombia.

²The New York Botanical Garden, Bronx, NY, 10458, USA.
fagonzalezg@unal.edu.co, npabon-mora@nybg.org

Presentado el 9 de noviembre de 2009, aceptado 18 de diciembre de 2009, correcciones 19 de mayo de 2010.

One of the greatest services rendered by my father to the study of Natural History is the revival of Teleology. The evolutionist studies the purpose or meaning of organs with the zeal of the older Teleologist, but with far wider and more coherent purpose... Mr. Huxley has well remarked: "Perhaps the most remarkable service to the philosophy of Biology rendered by Mr. Darwin is the reconciliation of Teleology and Morphology" ...The point which here especially concerns us is to recognise that this "great service to natural science" as Dr. Gray describes it, was effected almost as much by Darwin's special botanical work as by the Origin of Species (F. Darwin, 1893:316).

RESUMEN

Aunque no lo suficientemente conocida y difundida, la obra botánica de Darwin aportó una gran cantidad de evidencia empírica fundamental para el establecimiento de la revolución darwinista. Se describe el desarrollo de esta obra, en especial con relación a los dos mentores de Darwin en botánica: J. S. Henslow y J. D. Hooker. Además de numerosos artículos y notas en sus diarios de viaje, su correspondencia y numerosos apartes de sus dos obras magnas El origen de las especies y selección natural, Darwin escribió siete libros relacionados con diversos aspectos de la botánica, incluida la polinización en orquídeas, la morfología y fisiología de plantas trepadoras, la domesticación, las plantas insectívoras, la polinización, las formas florales, y los movimientos de las plantas. Cada uno de estos libros es ahora clásico en cada tema. La introducción de la teoría evolutiva en la sistemática de plantas enriqueció los distintos sistemas de clasificación en los 70 años que siguieron a la publicación de El origen, lo cual está en estrecha relación con las preguntas, aún vigentes, acerca del origen y la diversificación temprana de las angiospermas. A la vez, se revisa la influencia de las contribuciones botánicas de Darwin en las obras de autores en diversos países de Europa y América, y en disciplinas tan diversas y actuales como la biogeografía, la biología reproductiva en muy diversos grupos de plantas con flor, la citología y mecanismos de herencia en la célula vegetal, la teratología vegetal, las variaciones debidas a domesticación, y la reciente integración de evolución, genética y desarrollo en la disciplina conocida como evo-devo.

Palabras clave: C. R. Darwin, evo-devo, historia de la botánica, J. S. Henslow, J. D. Hooker.

Darwin 200 años: evolución, diversificación y ramificación permanente.

ABSTRACT

Despite Darwin's botanical works are not sufficiently known, they provided a large amount of critical, empirical evidence in favor of the darwinian revolution. This paper describes the development of such works in connection to the influence of two of Darwin's mentors in botany, J. S. Henslow and J. D. Hooker. Besides numerous articles, field notes, extensive correspondence, and Darwin's main books, *The Origin of Species* and *Natural Selection*, he wrote seven books related to different botanical issues, including orchid pollination, morphology and physiology of climbers, domestication, insectivorous plants, cross- and self-pollination, floral forms, and plant movements. Each of these volumes became classic on each topic. The introduction of the evolutionary theory in plant systematics had a positive effect by increasing the systems of classification during the 70 years following the publication of *The Origin*, which is in close relation to the still unresolved questions about the origin and early diversification of angiosperms. In addition, we review the influence of Darwin's contributions in European and American authors, as well as in current disciplines such as biogeography, reproductive biology, cytology and mechanisms of heredity in the plant cell, plant teratology, plant domestication, and the new integration of evolution, genetics and development under the discipline known as evo-devo.

Key words: C. R. Darwin, evo-devo, history of botany, J. S. Henslow, J. D. Hooker.

INTRODUCCIÓN

La obra de Darwin se asocia con frecuencia a sus estudios en diversas especies animales (p. ej. Sulloway, 1982) y en el ser humano. Aunque estas contribuciones fueron importantes en la revolución darwiniana; su obra botánica (Fig. 1) no ha sido analizada con la misma frecuencia o énfasis, a pesar de que en ella se encuentra una gran cantidad de evidencia empírica para la teoría evolutiva. El presente artículo destaca la obra botánica de Darwin, principalmente en conexión con dos autores, uno de ellos su profesor en Cambridge, reverendo John Steven Henslow (1796-1861), y el otro su colega y amigo en Kew, Joseph Dalton Hooker (1817-1911); además, discute la incorporación de la teoría evolutiva en la botánica de la segunda mitad del siglo XIX y de los comienzos del XX. Al mismo tiempo, este trabajo resalta el influjo que tuvieron las teorías darwinistas en el pensamiento biológico en otros países, y en el desarrollo y consolidación, como disciplinas modernas, de la fitogeografía, la biología reproductiva, la sistemática botánica y finalmente, la genética evolutiva del desarrollo (evo-devo) en plantas.

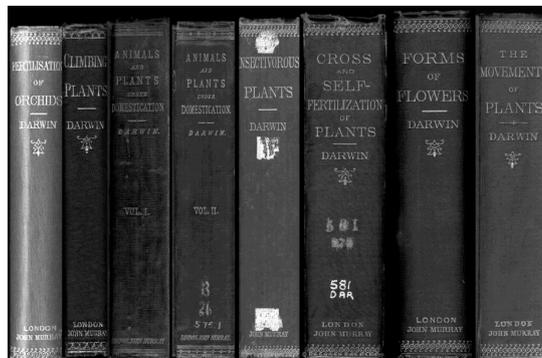


Figura 1. Libros escritos por C. R. Darwin en botánica.

INICIOS Y DESARROLLO DE LA OBRA BOTÁNICA DE DARWIN

De niño, Darwin estuvo seguramente expuesto a las obras de su abuelo Erasmo Darwin en botánica, *The Loves of the plants* (Darwin, 1789), una serie de cantos o poemas románticos y casi míticos acerca de las propiedades, usos y estructuras de las plantas. Erasmo Darwin, 1783, también tradujo al inglés el *Systema Vegetabilium* de Linneo. Más tarde, fue el reverendo J. S. Henslow, profesor de mineralogía y botánica en la Universidad de Cambridge, quien tuvo a su cargo el impartirle los primeros conocimientos en botánica:

I went to Cambridge early in the year 1828, and soon became acquainted, through some of my brother entomologists, with Professor Henslow, for all who cared for any branch of natural history were equally encouraged by him. Nothing could be more simple, cordial, and unpretending than the encouragement which he afforded to all young naturalists... His lectures on botany were universally popular, and as clear as the daylight... [W]hen Captain Fitzroy offered to give up part of his own cabin to any naturalist who would join the expedition in H. M. S. Beagle, Professor Henslow recommended me, as one who knew very little, but who, he thought, would work (Darwin, 1862b:51).

A pesar de las convicciones creacionistas de su mentor Henslow, Darwin recibió además de lecciones de botánica, una “arquitectura mental” que le serviría para detectar, entre otros aspectos, la variación intraespecífica, haciendo uso de los numerosos experimentos en *Primula* y aún a partir de información depositada en ejemplares de herbario (Kohn *et al.*, 2005). La estrecha relación de trabajo y de amistad con Henslow recapitula el crecimiento intelectual y científico de Darwin, claramente expresado en la extensa correspondencia que mantuvieron desde 1831 hasta 1860 (Barlow, 1967). Durante su viaje en el H. M. S. Beagle, Darwin realizó numerosas anotaciones botánicas y recolectó cerca de 1500 especímenes de plantas (Porter, 1980; Porter, 1982; Porter, 1983; Porter, 1984; Porter, 1986; Porter, 1987), muchos de los cuales se conservan actualmente en los herbarios de Cambridge (CGE), Edimburgo (E-GL), Florencia (FI-W), Glasgow (GL), Kew (K), Manchester (MANCH) y Oxford (OXF). La labor de identificar estos ejemplares fue asignada inicialmente a Henslow y luego fue seguida por J. D. Hooker, de los Reales Jardines Botánicos de Kew (Porter, 1982; Porter, 1998), a quien Darwin conoció en 1843, y de quien recibió información botánica de primera mano, plantas vivas y, sobre todo, una amistad duradera y un respaldo incondicional en los momentos cruciales de defender sus revolucionarias ideas. Por ejemplo, Darwin escribió, en carta a Hooker el 11 de enero de 1844: *I have read heaps of agricultural and horticultural books, and have never ceased collecting facts. At last gleams of light have come, and I am almost convinced (quite contrary to the opinion I started with) that species are not (it is like confessing a murder) immutable” (F. Darwin, 1887)*. Además, en numerosas ocasiones, Darwin recurrió a Hooker como fuente primaria de información botánica; por ejemplo, anotaba en cuanto a la distinción entre las familias Lobeliaceae y Campanulaceae (Stauffer, 1975:327):

Dr. Hooker (Journal of the Linnean Soc. Vol. 2, p. 5 Bot.) believes that the Lobeliaceae ought to be included as merely a tribe of the Campanulaceae. For in the Lobeliaceae, “even the irregular corolla affords no good mark, for some states of the Wahlenbergia saxicola (one of Campanulaceae) have an oblique corolla, & unequal inclined anthers, of which two have the connective produced into an appendix, thus imitating a prevalent feature of the Lobeliaceae.” The coincidence of these several imitative characters deserves attention.

Muchas de las extensas y detalladas observaciones de campo hechas por Darwin fueron publicadas en *Journal of Researches* (Darwin, 1845), donde incluyó numerosos rasgos ecológicos y fenológicos de plantas tales como *Nothofagus*, o de plantas útiles, tales como *Solanum tuberosum* o *Gunnera scabra* (actualmente *G. tinctoria*; cf. Mora-Osejo *et al.*, en prensa); de esta última, cuyo nombre vernáculo en Chile es “panke”, mencionaba:

When exploring the island of Tanquil (part of modern Chile) in 1834, noted the "noble" Gunnera... I one day noticed, growing on the sandstone cliffs, some very fine plants of the panke (Gunnera scabra), which somewhat resembles the rhubarb on a gigantic scale. The inhabitants eat the stalks, which are subacid, and tan leather with the roots, and prepare a black dye from them. The leaf is nearly circular, but deeply indented on its margin. I measured one which was nearly eight feet in diameter, and therefore no less than twenty-four in circumference! The stalk is rather more than a yard high, and each plant sends out four or five of these enormous leaves, presenting together a very noble appearance. (Darwin, 1845, Cap. XIII).

Y en notas como la siguiente se aprecia su agudeza como biólogo de campo:

*I found here a species of cactus, described by Professor Henslow, under the name of Opuntia darwinii [actualmente *Maihueniopsis darwinii* (Henslow) F. Ritter] (Magazine of Zoology and Botany, vol. i. p. 466), which was remarkable for the irritability of the stamens, when I inserted a piece of stick or the end of my finger in the flower. The segments of the perianth also closed on the pistil, but more slowly than the stamens. Plants of this family, generally considered as tropical, occur in North America (Lewis and Clarke's Travels, p. 221), in the same high latitude as here, namely, in both cases, in 47 °C" (Darwin, 1845:158).*

Para 1859, Darwin ya había publicado un buen número de artículos y notas cortas en botánica, entre las que se encuentran trabajos en hojas variegadas (Darwin, 1844), nectarios (Darwin, 1855b), plántulas y frutos de árboles (Darwin, 1855f) y una serie de artículos relacionados con la longevidad de las semillas y los efectos del agua salada en la germinación (Darwin, 1855a; Darwin, 1855c; Darwin, 1855d; Darwin, 1855e; Darwin, 1858a). Además, su conocimiento botánico se actualizaba constantemente, entre otros hechos, gracias al influjo de botánicos europeos y de una extensa correspondencia con botánicos de campo, por ejemplo, el naturalista alemán Fritz Müller, quien desde Brasil le enviaba a él o a Hooker, junto con las cartas, especímenes de herbario acompañados de observaciones cuidadosas y precisas (West, 2003); uno de esos ejemplares fue recientemente descubierto en Kew y publicado por González y Bello, 2009.

Aunque las contribuciones de Darwin como taxónomo vegetal fueron limitadas (describió dos especies y una variedad nueva de plantas: *Cistus tricuspidis* Darwin (Cistaceae; Darwin, 1868); *Aldrovanda vesiculosa* var. *australis* Darwin (Droseraceae; Darwin, 1875); y *Posoqueria fragrans* Darwin (Rubiaceae; Darwin, 1876), hasta el momento de su muerte se empeñó en contribuir al avance de esta disciplina. En efecto, el *Index Kewensis* de nombres de plantas, que se convirtiera en una referencia fundamental para la taxonomía botánica junto con el *Gray Index*, tuvo desde finales del siglo XIX como uno de sus principales mecenas a Darwin, quien unos años antes de su muerte, destinó una apreciable cantidad de dinero para su publicación (F. Darwin, 1893).

THE ORIGIN OF SPECIES (1859) Y NATURAL SELECTION (1875)

Aunque la información botánica en El origen es abundante, lo es aún más la que contiene su libro Selección natural (Stauffer, 1975). Allí, Darwin reportó numerosas observaciones en dicogamia, domesticación, entomofilia (especialmente melitofilia y miofilia), variación intrapoblacional (en sus esfuerzos por tratar de definir la especie), polinización en especies de Araceae, Leguminosae y Orchidaceae, entre otras, hibridación versus fertilidad, aclimatación de plantas, selección de flores y frutos y tipos de unisexualidad floral. Discutió la homología estructural entre las diferentes unidades de la inflorescencias de Apiaceae y Asteraceae, el dimorfismo floral en Leguminosae y Malpighiaceae, entre otras familias, y la correlación de caracteres, por ejemplo, "*winged seeds are never found in an indehiscent fruit*"; Stauffer, 1975:302); también reportó y discutió mutaciones (monstruosidades) en plantas como fuente de variación o evidencia de transmutación más que

como rarezas accidentales de la naturaleza (véase más adelante), aunque enfatizó en que el atrofiamiento de órganos no es un factor suficiente de especiación. Por ejemplo, reportó las flores dobles (Darwin, 1843, entre otras) y su posible correlación con frutos sin semilla en *Aesculus*, *Gentiana* y *Staphylea* (Stauffer, 1975); además, citó de manera reiterada las investigaciones de C. F. von Gaertner en temas como la esterilidad de híbridos, los cruces recíprocos, la comparación de híbridos y mestizos, la esterilidad de estambres, las ventajas de la polinización cruzada en *Fuchsia* (Oenotheraceae) y en especies de leguminosas, y la dominancia de caracteres en híbridos; además, descubrió que las plantas híbridas tendían a producir flores dobles principalmente mediante duplicación de pétalos y estambres, y que esta mutación es hereditaria. Discutió también la ley de la compensación o balance entre órganos, algunos monstruosamente transformados para tal fin, propuesta por los naturalistas J. W. von Goethe, 1807 y E. Geoffroy Saint-Hilaire, 1818-1822.

En El origen, Darwin señalaba que la diversidad estructural de las plantas refleja la adaptación y que, por lo tanto, ciertos caracteres morfológicos similares pueden no ser debidos a ancestría en común. De esta manera, Darwin extendió y desarrolló los principios de morfología comparada de Goethe y Geoffroy Sain-Hilaire con numerosos ejemplos de variación en la sexualidad floral. En general, Arber, 1950:63, reconoció una diferencia fundamental entre la morfología vegetal predarwiniana y la postdarwiniana: *In the darwinian reorientation of biology, however, the attention of most botanists was diverted from pure morphology to the use of form data in support of speculations about evolution.*

El interés por la lectura de trabajos en botánica también llevó a Darwin a descubrir y comentar la anticipación a la teoría de la selección natural hecha en 1831 por el constructor naval P. Mattheus; en carta a C. Lyell (abril 1, 1869), Darwin admitía: *In last Saturdays Gardeners' Chronicle, a Mr. Patrick Mattheus publishes a long extract from his work on Naval timber and arboriculture published in 1831, in which he briefly but completely anticipates the theory of Natural Selection. I have ordered the book, as some few passages are rather obscure, but it is certainly, I think, a complete but not developed anticipation! ...Anyhow, one may be excused in not having discovered the fact in a work on Naval Timber* (F. Darwin, 1893:245).

THE VARIOUS CONTRIVANCES BY WHICH ORCHIDS ARE FERTILISED BY INSECTS. (1862A, 1877, 1882, 1904)

Esta obra es clásica en la biología floral de las orquídeas (cf. Arditti, 1990), y fue precedida por una serie de artículos cortos (por ejemplo, Darwin 1860a-1861). Las observaciones de morfología floral en por ejemplo, *Angraecum sesquipedale* llevaron a Darwin a anticipar que sus polinizadores naturales eran polillas Sphingidae, una relación que aún se mantiene en discusión; a partir de sus observaciones en esta orquídea, se generó un interés creciente en los espolones florales como estructuras cruciales en la especiación de sistemas de polinización (Micheneau *et al.*, 2009). Darwin también describió la dioecia funcional en *Catasetum*, la protandria en orquídeas terrestres y otras estrategias que favorecen la polinización cruzada, e hizo conteos detallados para comparar la relación polen: óvulos; en *Orchis mascula*, por ejemplo, Darwin contabilizó 120.000 granos de polen en un polinario vs. 6.200 rudimentos seminales en el ovario. También contribuyó a la discusión acerca del arquetipo floral en orquídeas, en particular en la homología del labelo y de las partes del ginostemo (para una revisión, véase Pabón-Mora y González, 2008).

THE MOVEMENTS AND HABITS OF CLIMBING PLANTS (1865, 1875, 1882)

En este libro se demuestran las habilidades experimentales y la aplicación del sentido común en las observaciones, así como la naturaleza teleológica en la obra de Darwin. El libro está dividido en tres grupos de plantas trepadoras; las *leaf-climbers* (e.g. *Clematis*, *Nepenthes*, *Tropaeolum* y algunas especies de *Fumaria* y *Solanum*), las *tendrils-bearers* (especies de Asteraceae, Bignoniaceae, Leguminosae, Polemoniaceae y Smilacaceae, entre otras) y las *hook and root climbers* (especies de

Araliaceae, Marcgraviaceae, Moraceae, Orchidaceae, Rosaceae, Rubiaceae y Smilacaceae, entre otras). De todas estas, realizó numerosas observaciones en los modos de torsión de las plantas trepadoras, los mecanismos de soporte estructural, las adaptaciones, los estados intermedios y las homologías de los zarcillos. Por supuesto, sus observaciones motivaron, además, discusiones acerca de si las plantas poseen o no conducta, una propiedad de la naturaleza usualmente asociada al reino animal (Edwards y Moles, 2009). En este libro también incluyó numerosas observaciones que Fritz Müller hiciera en plantas trepadoras de Brasil, relacionadas con la ramificación y la estructura de la madera de las lianas, la naturaleza e irritabilidad de los zarcillos, las raíces en aráceas, los movimientos espontáneos de ciertas plantas, etc. En 1880, Darwin y su hijo Francis sugerían, respecto a ciertos movimientos de las plantas, que un factor que se difundía a partir de los ápices de las plántulas sería el responsable de las respuestas fototrópicas (Arditti, 1990).

THE VARIATION OF ANIMALS AND PLANTS UNDER DOMESTICATION (1868, 1875)

En dos volúmenes, Darwin se encargó de documentar detalladamente los procesos de selección. Las especies de plantas estudiadas por el autor son aquellas de utilidad para los seres humanos, en especial gramíneas, plantas comestibles de diversas familias y árboles ornamentales. En esta obra expuso su teoría de la pangénesis y presentó estudios acerca del origen de la flor, la diversidad y grado de variación floral, el origen y distintos tipos de unisexualidad floral, la naturaleza, significancia biológica y herencia de mutaciones florales tales como flores dobles, pelorias, etc, así como ciertos modos atípicos de reproducción y variación floral. Aunque muchos de estos temas son mencionados en otras obras (Darwin, 1843; Darwin, 1859; Darwin, 1876; Darwin, 1877), son desarrollados con mayor profundidad en *The Variation*, obra que se constituye en una anticipación importante para el desarrollo, a fines del siglo XX, de la disciplina llamada evo-devo, que explora, entre muchos otros fenómenos, los mecanismos genéticos que subyacen en las mutaciones florales relacionadas con modificaciones de la arquitectura de la inflorescencia, mutaciones homeóticas, cambios en simetría floral, o pérdida de la identidad de los órganos constitutivos de la flor (véase más adelante).

En la misma obra, Darwin prestó mucha atención a la variación de formas silvestres a cultivadas más que al efecto del hábitat. Uno de los principales objetivos que tuvo para examinar en detalle la domesticación de plantas y animales, fue su interés en tratar de entender las causas de la variabilidad, lo cual le llevó a identificar, aparte de la selección natural, dos formas antropogénicas de selección (Pickersgill, 2009). En diferentes especies de plantas cultivadas que no son cercanamente relacionadas, ocurren variaciones similares, a lo que denominó variaciones paralelas o análogas (Stauffer, 1975); en otras palabras, distintos grupos de especies cultivadas varían de manera análoga, produciendo paralelismos entre especies de géneros no relacionados; esta teoría fue posteriormente desarrollada por T. H. Huxley (véase Arber, 1950) y es también comparable a la ley de las series homólogas del famoso botánico y genetista ruso N. Vavilov (Todes, 1989; Pringle, 2008).

INSECTORIOUS PLANTS (1875; 1888, EDICIÓN PÓSTUMA A CARGO DE SU HIJO F. DARWIN)

El tema de este libro fue esbozado por primera vez en un artículo publicado por Darwin, 1860b; a partir de esa fecha, toda la serie de observaciones fueron recogidas en esta obra, la cual presenta los estudios de Darwin tanto en los mecanismos estructurales y protoplasmáticos, como en la naturaleza de la secreción de las hojas de *Aldrovanda*, *Dionaea* y *Drosera* (Droseraceae), entre otras, para atrapar insectos, y los efectos de diversas condiciones ambientales y de compuestos nitrogenados, sales, ácidos o sustancias alcalinas, etc., en los mecanismos de captura o “digestión”. Además, comparó dichas observaciones con los mecanismos de captura en *Pinguicula* y *Utricularia* (Lentibulariaceae).

THE EFFECTS OF CROSS AND SELF-FERTILIZATION IN THE VEGETABLE KINGDOM (1876, 1878)

Los primeros trabajos de fertilización y polinización en la obra de Darwin preceden a El origen (Darwin, 1855b; Darwin, 1858b), pero a través del tiempo logró suficiente información para escribir este libro, que recopila los resultados de 11 años de trabajo experimental (por ejemplo, Darwin, 1861a; Darwin, 1861b). En esta obra presentó de manera detallada y cuidadosa las diferencias entre la polinización cruzada y la autopolinización en especies de Brassicaceae, Convolvulaceae, Fabaceae, Geraniaceae, Gesneriaceae, Lamiaceae, Onagraceae, Papaveraceae, Primulaceae, Resedaceae, Scrophulariaceae y Solanaceae, entre otras. Darwin llegó a la conclusión general de que la polinización cruzada en plantas es benéfica, mientras que la autopolinización es desfavorable. Este libro también explora la dificultad en el estudio del origen de la sexualidad y examina además algunos ejemplos de hibridación y de heterostilia, este último tópico desarrollado posteriormente en su obra de 1877, comentada a continuación.

THE DIFFERENT FORMS OF FLOWERS ON PLANTS OF THE SAME SPECIES (1877, 1880, 1884)

Este libro, dedicado a Asa Gray, trata principalmente la heterostilia y la cleistogamia en varias familias de plantas. La heterostilia consiste en un polimorfismo intraindividual expresado en dos o tres tipos de flores que difieren en las longitudes relativas de las anteras y el estilo; Darwin examinó dicho fenómeno en especies de *Androsace*, *Hottonia* y *Primula* (Primulaceae), *Linum* (Linaceae), *Lagerstroemia* y *Lythrum* (Lythraceae), *Oxalis* (Oxalidaceae), *Polygonum* (Polygonaceae), *Pontederia* (Pontederiaceae), *Pulmonaria* (Boraginaceae) y por lo menos especies de 17 géneros de Rubiaceae (por ejemplo, *Rudgea*) aportados por los trabajos de campo de F. Müller en Brasil (West, 2003). A la vez, reconoció que la heterostilia impide la autopolinización, y una vez más enfatizó que la polinización cruzada es vital para el vigor de las plantas. A lo largo del libro, se encuentra un paralelo continuo entre hibridación y lo que ocurre entre distintas formas de flores heteróstilas, y la relación que pueden tener estos dos factores en el origen de las especies. Es innegable que este libro impulsó la investigación en biología floral, en particular en el fenómeno de heterostilia (Weller, 2009).

El último capítulo de la obra lo dedica a la cleistogamia, fenómeno que consiste en la falla en la ocurrencia de antesis o apertura del perianto, que usualmente impide la exposición de los órganos fértiles de la flor, lo cual produce autopolinización; en este capítulo se encuentran observaciones en especies de *Drosera* (Droseraceae), *Impatiens* (Balsaminaceae), *Leersia* (Poaceae), *Ononis* (Leguminosae), *Oxalis* (Oxalidaceae), *Vandellia* (actualmente *Lindernia*, Scrophulariaceae) y *Viola* (Violaceae), entre otras.

En la edición de 1884, su hijo F. Darwin actualizó la obra al incorporar estudios recién publicados en el fenómeno de la heterostilia, tales como el de C. Bessey en *Lithospermum*, C. B. Clarke en *Randia* (Rubiaceae), A. Ernst en *Melochia* (Sterculiaceae), J. Todd en *Brassica*, (Brassicaceae), Trelease en *Oxalis* (Oxalidaceae), Urban en varias especies de Turneraceae. Incluye también como ejemplos de variación en la sexualidad floral, los trabajos de F. Ludwig en *Cerastium* y *Stellaria* (Caryophyllaceae), *Erodium* (Geraniaceae) y *Plantago* (Plantaginaceae), H. Müller en *Centaurea* (Asteraceae) y *Syringa* (Oleaceae), y Potonié en *Salvia* (Lamiaceae). Además, amplió los ejemplos en cleistogamia, con base en los trabajos de P. Ascherson en *Helianthemum* (Cistaceae), E. Eggers en *Sinapis* (Brassicaceae), E. Heckel en *Pavonia* (Malvaceae), y otros autores en *Ajuga*, *Lamium* y *Salvia* (Lamiaceae), *Blechnum*, *Dicliptera* y *Stenandrium* (Acanthaceae), *Campanula* (Campanulaceae), *Erithalis* (Rubiaceae), y en las monocotiledóneas *Juncus* (Juncaceae) y *Polystachya* (Orchidaceae), entre otras.

En esencia, Darwin comprendió el papel fundamental de la flor en la reproducción sexual y en la herencia de los caracteres en plantas con flor. En cuanto a la correlación entre insectos y la evolución floral, son particularmente importantes las discusiones que mantuvo con Gaston de Saporta, uno de los defensores de dicha teoría (cf. Takhtajan, 1958); por ejemplo, en una carta a este paleobotánico francés, fechada en 1877, Darwin le escribía: *Your idea that dicotyledoneous plants*

were not developed in force until sucking insects had been evolved seems to me a splendid one. I am surprised that the idea never occurred to me, but this is always the case when one first hears a new and simple explanation of some mysterious phenomenon. Al respecto, Takhtajan, 1958, indicaba que los primeros insectos visitantes florales probablemente no fueron aquellos con una proboscis desarrollada, como argumentaban Saprota y Darwin, sino coleópteros, los cuales en su mayoría carecen de proboscis.

Y en carta a Hooker, 1879, anotaba: *Saprota believes that there was an astonishingly rapid development of the high plants, as soon as flowers frequenting insects were developed and favoured intercrossing*'.

Las teorías de una estrecha correlación entre la morfología floral y los polinizadores fueron iniciadas por el botánico alemán C. K. Sprengel, 1793); este autor notó, quizás por primera vez, una asociación entre el color y la forma de las flores con polinizadores específicos, y puso en duda que dichas asociaciones fuesen al azar o por accidentes de la naturaleza. A dichas teorías contribuyeron posteriormente R. Brown, F. Delpino, 1868-1874, E. Müller, 1871, A. R. Wallace, 1878 (véase especialmente el ensayo *The Colours of plants and the Origin of the colour-sense*), H. Müller, 1883, y Forbes, 1884, con su trabajo *On the contrivances for ensuring self-fertilization in some tropical orchids*. Tales estudios adquirieron un amplio impulso con la teoría de la selección natural como factor importante en la evolución, más si se trata de confrontar ya no una, sino dos fuerzas evolutivas coordinadas, las de los polinizadores, por una parte, y las de las flores, por otra. El tema tuvo un énfasis creciente a comienzos del siglo XX con los trabajos de Arber y Parkin, 1907, Seward, 1910, y Scott, 1911, entre otros, y desde entonces ha sido desarrollado en muy diversos grupos.

No obstante, Darwin fue crítico con algunos casos reportados por Sprengel. Por ejemplo, dice:

Fabricius and Sprengel have shown that Flies are necessary for the fertilisation of Aristolochia clematitis; but they believe, that when a Fly once enters the tubular flower, it is imprisoned for life by the thick set hairs on the inside of the corolla [sic; la evidencia actual demuestra que el perianto de Aristolochia corresponde al cáliz y no a la corola; González y Stevenson, 2000]: if this be so a cross with another individual could never be effected. But having been myself deceived in a somewhat parallel case I am sceptical on this subject. (Stauffer, 1975:49).

Respecto al conjunto de obras acerca de la biología de polinización de plantas con flor, algunas de las cuales incluyen detallados experimentos de polinización cruzada (por ejemplo en *Primula Primulaceae*; Darwin, 1862a), Huxley, 1893:295-296, menciona en el obituario de Darwin:

The conviction that no theory of the origin of species could be satisfactory which failed to offer an explanation of the way in which mechanisms involving adaptations of structure and function to the performance of certain operations are brought about, was, for the first time, dominant in Darwin's mind... [H]e rejected Lamarck's views because of their obvious incapacity to furnish such an explanation in the case of the great majority of animal mechanisms, and in that of all those presented by the vegetable world... Sprengel had established ...that ... a flower is a piece of mechanism the object of which is to convert insect visitors into agents of fertilisation... Darwin had been attending to cross fertilisation in plants so far back as 1839, from having arrived ... at the conviction "that crossing plays an important part on keeping specific forms constant"... Thus, by a sort of action and reaction, a two-fold series of adaptive modifications will be brought about... In the course of twenty years during which Darwin was thus occupied in opening up new regions of investigation to the botanists and showing the profound physiological significance of the apparently meaningless diversities of floral structure, his attention was keenly alive to any other interesting phenomena of plant life which came in his way.

THE POWER OF MOVEMENTS OF PLANT (1880)

En esta obra, Darwin presentó sus estudios relacionados con los movimientos en respuesta a la luz y a la gravedad, por lo cual observó y describió, entre otros fenómenos, la resupinación floral

mente los de A. L. de Jussieu (quien describió muchas de las familias actualmente reconocidas), y de A. P. de Candolle. El sistema de M. Adanson, 1763, tuvo poca acogida en ese entonces, aunque fue importante para el desarrollo de los sistemas de clasificación de los autores franceses J. B. Payer, 1857 y H. Baillon, 1867-1891; Cuerrier *et al.*, 1998 (Fig. 3) además de abogar por el uso de la mayor cantidad posible de caracteres, todos de igual valor, como el principio fundamenteal para el surgimiento, para el surgimiento a comienzos del siglo XX, de la escuela de taxonomía numérica o fenética. Aunque con información empírica detallada e insuperable respecto al desarrollo y la morfología floral, las obras de Payer o de Baillon no hacen referencia a las de Darwin; curiosamente, en el esquema de Cuerrier *et al.*, 1998 (Fig. 3) se aprecia que tanto el sistema de Payer, como el de Baillon no tienen continuidad histórica y se transforman en lo que se podría denominar una isla neo-adansoniana. Con la incorporación de la teoría evolutiva, además de los famosos árboles evolutivos de Haeckel (p. ej. Fig. 4; véase también Oppenheimer, 1987), surgieron los sistemas de clasificación basados en filogenia, tales como los de A. W. Eichler, 1875 y 1878, F. Delpino, 1888 y 1896, A. Engler y H. Prantl (Engler y Prantl, 1897 y 1915) y R. von Wettstein, 1901, en Europa, y el de C. Bessey, 1915, en Estados Unidos. Con estos autores surgió la mayor dicotomía en la clasificación de las plantas con flor: por un lado el sistema de Eichler seguido por el de Engler, y por otro el sistema de Bentham y Hooker seguido por el de Bessey (Cuerrier *et al.* 1998; Fig. 3).

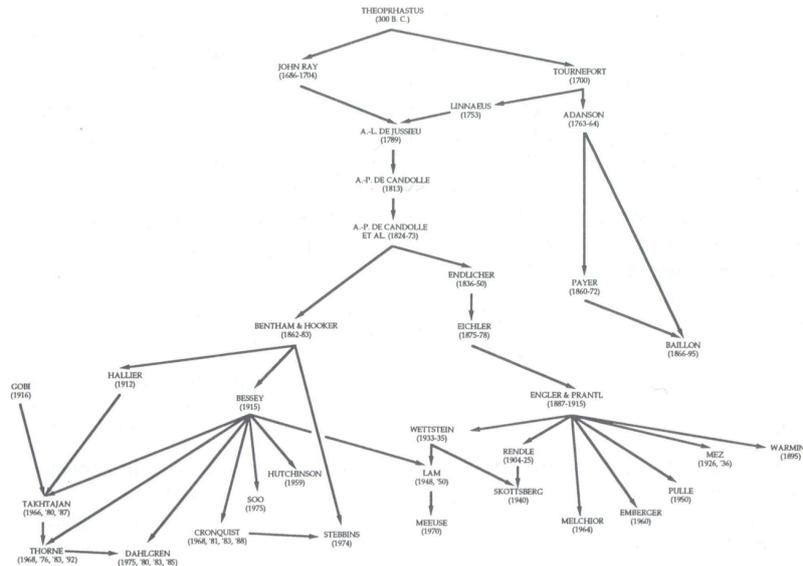


Figura 3. Genealogía de los sistemas de clasificación de angiospermas (tomada de Cuerrier *et al.* 1998).

Tres de estas obras merecen un comentario adicional, ya que de una u otra forma reflejan la transición post-darwiniana en botánica. Primero, Eichler, 1875 y 1878, comienza su prefacio con una explicación en la que enfrenta la obra de Darwin, basada fundamentalmente en ancestros, con la idea de los arquetipos inmersa en los cientos de diagramas florales idealizados por dicho autor alemán; en esta monumental obra botánica y basado en un inmenso trabajo empírico, Eichler presentó familia por familia, los arquetipos de las flores y sus relaciones estructurales con la arquitectura de las inflorescencias respectivas. Segundo, la obra de Bentham y Hooker, 1875, 1881 y 1883, es interesante ya que se desarrolló en medio de las diferencias fundamentales que estos

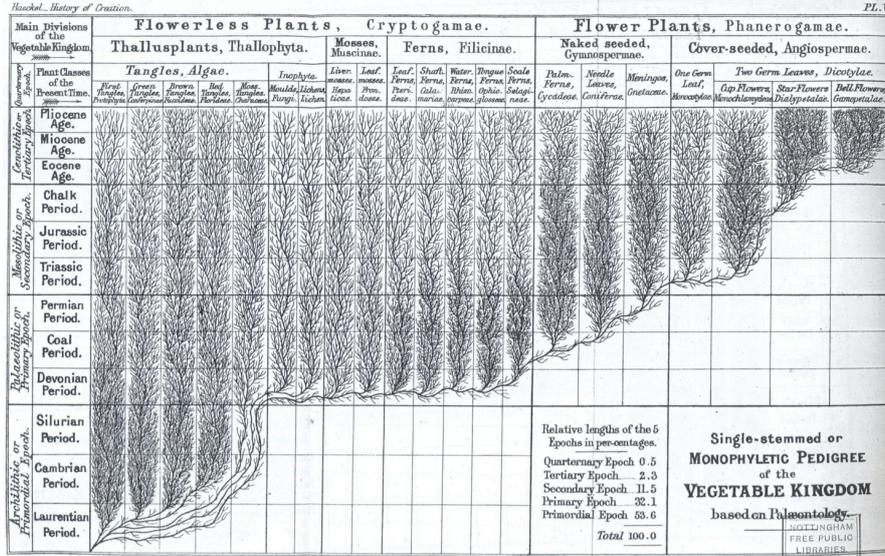


Figura 4. Árbol evolutivo del reino vegetal (Tomado de Haeckel, 1876).

autores tuvieron respecto a la evolución, a la esencia de las categorías y de los taxones, y a la forma de clasificar las plantas; esta obra contribuyó además al desarrollo del influyente sistema de clasificación del botánico norteamericano C. Bessey, 1845-1915. Lawrence, 1951:32-33, señaló:

The Bentham & Hooker system was patterned directly on that of de Candolle (a close friend and associate of Bentham)... It is interesting to know that the publication of Darwin's theories of evolution and origin of species coincided with the time of production of the first volumen of Bentham and Hooker's Genera Plantarum and that Hooker then favored a complete reorganization of their classification but was deterred from effecting in by Bentham, who did not then accept the essentials of Darwin's work, although he did do so about a decade later.

Tercero, el sistema de clasificación de Wettstein, 1901, tiene elementos intermedios de las dos escuelas de ese entonces, los de Engler, por una parte, y Bessey, por otra, lo cual no es más que el reflejo de la incertidumbre que desde Darwin predomina acerca de cuáles son los caracteres primitivos de las flores, que aparte del misterio que rodea su evolución, han sido los órganos más empleados en la clasificación botánica desde Linneo.

Pocos años antes de El origen, el botánico alemán W. Hofmeister hacía descubrimientos importantes en la embriología vegetal, basados en detalladas observaciones y sin tener a la mano fundamentos teóricos en herencia o evolución ni sofisticados microscopios. Sus descubrimientos más importantes son, sin duda, las explicaciones acerca del origen de los embriones y la detección de la alternancia de generaciones y sus correspondientes homologías en diversos grupos de plantas (Hofmeister, 1851 y 1862). Por supuesto, Hofmeister estudió a fondo y refutó el origen del embrión en plantas propuesto por M. J. Schleiden, 1842, quien tuvo a su favor el haber incorporado los estudios de desarrollo para acercarse a una mejor comprensión de la morfología vegetal. En esencia, Hofmeister detectó homologías profundas en la plantas con embrión, lo cual preparó a otros botánicos alemanes para una rápida aceptación del darwinismo en ese país; el mismo Hofmeister, 1868, había incorporado la teoría de la selección natural. Dice Goebel, 1926:62,110:

Darwin 200 años: evolución, diversificación y ramificación permanente.

The discovery, however, of correspondence in the course of development as a whole, among plants so fundamentally different in externals, as, for example, the Mosses and the Pines, remains equally full of significance, though it be not given a new - that is a phylogenetic - interpretation, at any rate so far as plant-forms now living are concerned. Nevertheless, Hofmeister's work was also of radical importance for Systematic Botany. And in this connection we may perhaps point out how much Botany is indebted to those very investigators who were not professional botanists. Let us mention only K. F. Wolff, Ingenhous, A. v. Humboldt, Gärtner, T. A. Knight, Hofmeister, Darwin and Mendel.... Darwin's founding of the theory of descent had a further effect, in the revival of the teleological outlook on Nature, of which the limited character was emphatically pointed out by Hofmeister.

DARWIN Y LOS MISTERIOS ACERCA DEL ORIGEN Y DIVERSIFICACIÓN DE LAS PLANTAS CON FLOR

En una carta a J. D. Hooker fechada el 22 de julio de 1879 (F. Darwin y Seward, 1903), C. Darwin le escribía: “*The rapid development, as far as we can judge, of all higher plants, within recent geological times is an abominable mystery*”. Aunque por mucho tiempo se ha creído que dicho misterio hacía alusión al origen de las flores, o las homología floral, a la falta de registros fósiles, o a la ambigüedad acerca de los ancestros de las plantas con flor, parece ser que Darwin se refería al origen abrupto y a la diversificación acelerada de las angiospermas durante el Cretácico medio, lo cual para nada evidenciaba el gradualismo inmerso en su teoría (Takhtajan, 1958; Friedman, 2009). Por el contrario, le daba sustento a la teoría de su amigo y contemporáneo T. H. Huxley, para quien la no existencia de formas intermedias era un fuerte indicio de que la transmutación de las especies podía ocurrir sin dejar estados transicionales; así, se establecía el debate entre evolución intermitente (*saltational evolution*) vs. el gradualismo basado en el precepto lineano de que *Natura non faciet saltum*.

Un segundo misterio respecto al origen y evolución temprana de las angiospermas tiene que ver con la rápida diversificación y la dominancia ecológica que alcanzaron durante el Cretácico; algunos de los factores que pueden explicar dicho misterio tienen que ver con la confluencia de diversos factores en las plantas con flor, tales como las relaciones estrechas y benéficas en términos de polinización y dispersión de semillas entre plantas y animales, los posibles caracteres genéticos y epigenéticos únicos a las angiospermas, las altas tasas de especiación, las bajas tasas de extinción y el amplio espectro de la tolerancia ecológica (Takhtajan, 1958, 1969; Crepet y Niklas, 2009).

Aunque las posibles respuestas a dichos misterios tuvieron también su origen en la obra de Darwin (Takhtajan, 1958:12, señalaba:

Nonetheless, it was Darwin himself who pointed out ways to solve this mystery. Already in 1875 he voiced the supposition that the angiosperms “must have developed in some isolated region wherefrom, owing to geographical changes, they managed finally to escape and to spread rapidly over the earth”...

Los enigmas alrededor del origen y evolución temprana de las angiospermas como taxón y de las flores como el complejo de caracteres que las define, permanece hoy en día tan o más misterioso como hace 150 años (Rothwell *et al.*, 2009; Taylor y Taylor, 2009).

LA BOTÁNICA Y EL DARWINISMO MÁS ALLÁ DE INGLATERRA

En Alemania, E. Haeckel fue el apóstol más dedicado e influyente y parte fundamental en la aceptación de la teoría de Darwin y Wallace en ese país (Oppenheimer, 1987; Gliboff, 2008). En carta fechada el 9 de marzo de 1864, Darwin le escribía a Haeckel: *I can clearly see that you are one of the few who clearly understands Natural Selection*. Y en 1873: *You will do a wonderful amount of good in spreading the doctrine of Evolution, supporting it as you do, by so many original observations*. En Alemania el darwinismo también influyó en la obra de C. Nägeli, 1817 y 1891, eminente botánico con quien Darwin mantuvo correspondencia, especialmente durante la década de 1870. Nägeli fue crucial, entre otros aspectos, en la incorporación junto con Schleiden, del desarrollo en el estudio e impulso de la nueva

morfología basada en observaciones inductivas, en oposición a la morfología idealista de Goethe. Al respecto, Sachs, 1906:185-186, mencionó:

While Nägeli allowed that Darwin's principle of selection was well adapted to explain fully the adaptation of organisms to their environment and the suitability and physiological peculiarities of their structure, he pointed out that in the nature of plants themselves there are intimations of laws of variation, which lead to a perfecting of organic forms and to their progressive differentiation, independently of the struggle for existence and of natural selection; the importance of this result of morphological research has since been recognized by Darwin. Thus Nägeli supplied what was wanting in the theory of descent and gave it the form in which it is adequate to explain the problem already recognised by the systematists of the old persuasion, namely, how it is possible for the morphological affinity of species in the system to be in so high a degree independent of their physiological adaptation to their environment.

A la vez, la teoría de la pangénesis de Darwin promovió el avance de la citología vegetal y su relación con la herencia a comienzos del siglo XX con trabajos como el de Strasburger, 1909.

El darwinismo influyó aún en autores tan críticos y controversiales respecto a la obra de Darwin tales como A. Weismann, 1891 (véase especialmente el cap. VII, *On the supposed botanical proofs of the transmission of acquired characters*). Al respecto, West, 2003:256-257, anota:

Weismann endorsed Darwin's Origin in 1867 in the first of his published lectures at the University of Freiburg, "On the correctness of Darwinian Theory"... Weismann believed strongly in the power of natural selection, but he recognized, as Darwinians had for a long time, that its efficacy depended on the existence of heritable variation.

En los Estados Unidos, la extensa correspondencia académica y personal que tuvo Darwin con el profesor Asa Gray, quien por su condición de reconocido académico de la Universidad de Harvard, tuvo una profunda influencia en la ciencia de ese país. Esta relación académica se refleja claramente en una serie de ensayos teórico-prácticos publicados por Gray en 1888 bajo el nombre Darwiniana; este compendio incluye 11 ensayos, el primero de los cuales explora el origen de las especies y la selección natural, y a la vez recapitula las discrepancias entre su colega en Harvard, L. Agassiz y Darwin; de especial interés botánico son los ensayos que tratan la variación intra-específica, la distribución geográfica de los robles y la historia natural de las secuoyas y de diversas plantas insectívoras y trepadoras. La relación académica Darwin-Gray también se extendió a lo teológico, ya que Asa Gray defendió la compatibilidad entre teología y ciencia (Gray, 1880; Gray, 1888), quizás con el propósito fundamental de facilitar la aceptación del darwinismo en los Estados Unidos; así, se convierte en el darwinista número uno en Norte América. Como ejemplo, se puede citar un aparte de la extensa correspondencia entre estos autores; en carta fechada el 22 de julio de 1860, Darwin le agradecía a Gray la revisión favorable de su obra en revistas de los Estados Unidos:

My dear Gray. Owing to absence from home at water-cure and then having to move my sick girl to whence I am now writing, I have only lately read the discussion in Proc. American Acad., and now I cannot resist expressing my sincere admiration of your most clear powers of reasoning... My conclusion is that you have made a mistake in being a botanist, you ought to have been a lawyer (F. Darwin, 1893:257).

En la escuela franco-suiza de botánica, la teoría evolutiva llegó en el momento en que, de acuerdo a A. de Candolle, 1983 [1882]

...el edificio de la ciencia estaba amenazado. Los nuevos hechos lo destrozaban por todos los costados. Así, los fitógrafos no sabían ya qué pensar de las especies; desde hacía mucho tiempo se estaba habituado a considerarlas como grupos definidos, poco menos que inmutables, producidos hace algunos millares de años, por causas que el hombre no podía comprender.

Con sus capítulos acerca de domesticación en *El origen* y en *Selección natural*, y de su libro de 1868, y a través de las obras de A. Gray, J. D. Hooker, W. Hooker y G. de Saporta, entre otros, Darwin influyó en A. de Candolle, 1886, y su libro *Origin of Cultivated Plants*. En Rusia, la teorías de Darwin, particularmente acerca de la domesticación, marcaron un punto crítico en el debate científico y aún político entre N. I. Vavilov y T. D. Lysenko, que también involucró profundamente los trabajos del inglés W. Bateson y del monje austriaco G. Mendel (Todes, 1989; Pringle, 2008). Aún desde Brasil, el polémico y consumado naturalista alemán Fritz Müller tuvo también un papel importante en esta influencia (West, 2003), a través de numerosas y detalladas observaciones de campo hechas en ese país, que lo llevaron a descubrir, por ejemplo, los corpúsculos de Müller en los tallos de *Cecropia*, vinculados con las relaciones de estas plantas con hormigas, y el mimetismo mulleriano en mariposas. Darwin recibía y comentaba dichos estudios a través de la extensa correspondencia entre ellos. Luego de leer *El origen* en 1861, Müller se convirtió en un ferviente defensor de las teorías darwinianas, no solamente de la evolución sino de la selección natural como uno de sus factores causales, y hasta su muerte en 1897 buscó en Brasil toda suerte de ejemplos a favor de las teorías darwinistas, desde crustáceos, mariposas, abejas y avispas, hasta bromeliáceas, orquídeas y plantas trepadoras, además de explorar los campos de desarrollo, conducta, ecología y herencia (West, 2003). También examinó en detalle la variación floral en grupos como *Gunnera* (Gunneraceae) a la luz del libro de Darwin *Variation under Domestication* (González y Bello, 2009). Los trabajos de Darwin en polinización de orquídeas y en variación floral –incluida la heterostilia– como factor promotor de polinización cruzada en diversas familias, fueron también cruciales para las observaciones de Müller de estos procesos en especies tropicales.

BIOGEOGRAFÍA

Darwin fue uno de los primeros naturalistas interesado en biología de islas. En *El origen*, resaltó que a pesar de la baja diversidad existe un alto endemismo en las floras de islas y fue contundente en refutar la idea que una especie puede originar varias veces en varios lugares diferentes (Carlquist, 2009); su influencia al respecto se percibe claramente en las obras acerca de floras insulares de J. D. Hooker, 1867 y de Wallace (Wallace, 1869 y 1880). Respecto a las afinidades florísticas, Darwin citaba de manera reiterada las obras de A. P. de Candolle y J. D. Hooker, entre otros, para discutir elementos comunes, por ejemplo, al hemisferio sur. De nuestra flora andina, Darwin (Stauffer, 1975:551) anotaba, citando a Humboldt:

It would appear that some truly American alpine forms had descended & spread over the plains of S. America during the cooler period; for thus apparently can only be explained the presence of the Andian {sic} genus Bejaria, & even the same species of Thibaudia on the Silla of Caraccas & mountains of New Granada, where they are associated with some of the genera found on the Organ Mountains & on the heights of Jamaica.

Con respecto a la flora de las Galápagos, Darwin, 1845:392-393, mencionaba:

Of flowering plants there are...185 species, and 40 cryptogamic species...; I was fortunate enough to bring home 193. Of the flowering plants 100 are new species, and are probably confined to this archipelago.... I conceive to make the archipelago a distinct botanical province; but this flora is not nearly so peculiar as that of St. Helena, not as I am informed by Dr. Hooker,

of Juan Fernandez. The peculiarity of the Galapageian Flora is best shown in certain families; - thus, there are 21 species of Compositae, of which 20 are peculiar to this archipelago; these belong to twelve genera, and of these genera not less than ten are confined to the archipelago! Dr. Hooker informs me that the Flora has an undoubted Western American character.

La correspondencia de Darwin entre 1856 y 1875 es particularmente prolífica en anotaciones relacionadas con biogeografía. Por ejemplo, durante las revisiones previas a la publicación de *El Origen*, le escribió a J. D. Hooker (Stauffer, 1975:531): *Please read this first. I want, especially to know whether Botanical facts are fairly accurate. 2d. any general or special criticisms... if your criticisms run to any length, I would gladly & gratefully come to Kew, to save you writing. I really hope no other chapter in my book [is] will be so bad; how atrociously bad it is, I know not; but I plainly see it is too long, & dull, & hypothetical. Do not be too severe, yet not too indulgent... It is only fragment of chapter, & assumes some points are true, which will require much explanation, - as to close relation of plants to plants rather than to conditions: again I am unfortunately forced not to admit continental extension as you know.*

C. Darwin y J. D. Hooker compartían el rechazo hacia la teoría de las regiones árticas como centros de origen; por ejemplo, Hooker, al comentar el capítulo de distribución geográfica de Darwin (Stauffer, 1975:575) señaló: *"I am against making arctic regions centres of creation either by variation or by specific creation"*. Al respecto, Darwin enfatizaba el aislamiento austral como factor importante en el origen de las plantas con flor (carta a Hooker en 1789): *"I have fancied that perhaps there was during long ages a small isolated continent in the S. hemisphere which served as the birth place of the higher plants"*. Las teorías de Darwin del origen de las angiospermas en el hemisferio sur, chocaron con las propuestas por Heer, 1868, y Saporta, 1877, que a su vez fueron adheridas por A. Gray y A. Engler, entre otros, quienes explicaban un origen de las angiospermas en el polo norte. En carta al paleo-botánico Heer, Darwin le escribía en 1875 acerca del origen de las plantas con flor: *"[they] must have been largely developed in some isolated area, whence owing to geographical changes, they at last succeeded in escaping, and spread quickly over the world"*. Al respecto, llama la atención que uno de los primeros linajes de angiospermas en diferenciarse haya sido el orden Amborellales (APG III, 2009), confinado a la isla Nueva Caledonia, cuya flora, de acuerdo con Takhtajan, 1969, tiene casi el 80% de especies endémicas.

La importancia de la contribución de Darwin al estudio de la geografía histórica de las plantas puede verse en la revisión que del tema hace Thiselton-Dyer, 1909, y en las numerosas citas de uno de los más importantes libros en el tema durante la primera mitad del siglo XX (Wulff, 1943). Quizás en su *Selección natural* (1975) se extendió más que en *El origen* en cuanto a la importancia extrema que le asignó a eventos de migración y de colonización en la conformación de las diferentes biotas; a la vez, reconocía el aislamiento como un factor importante pero no necesario en la especiación (*Isolation must be eminently favourable for the production of new specific forms. It must not, however, be supposed that isolation is at all necessary for the production of new forms*; Stauffer, 1975:254). En estos dos libros discutió con Asa Gray acerca de las afinidades entre las floras de Norte América y Europa. Thiselton-Dyer, 1909:298, anotó:

The publication of The Origin of Species placed the study of Botanical Geography on an entirely new basis. It is only necessary to study the monumental Geographie Botanique raisonnée of Alphonse De Candolle, published four years earlier (1855), to realise how profound and far-reaching was the change.

Por su parte, Wulff, 1943:16, al referirse a *El origen* señaló:

In his investigations of the evolution of organisms and its causes, Darwin could not but to treat problems of their geographical distribution. Chapters XII and XIII of his book are devoted to these problems, and they, consequently, constitute a most valuable contribution to historical plant geography.

DARWIN Y LOS ESTUDIOS ACTUALES DE EVO-DEVO EN PLANTAS

Uno de los temas reiterativos en la obra de Darwin y que ha trascendido hasta la biología evolutiva contemporánea es la teratología vegetal. A comienzos del siglo XIX, las monstruosidades (pelorias o teratos) en plantas, especialmente en las flores, eran consideradas poco más que piezas de colección para los horticultores. No obstante, los trabajos anteriores de A. P. de Candolle, 1813, y Moquin-Tandon, 1841, junto con las contribuciones de Darwin, sacaron del obscurantismo a la teratología vegetal, ya que estos autores mostraron que las monstruosidades no eran rarezas accidentales o aberraciones de la naturaleza, y que más bien, representaban evidencia valiosa para examinar la fuente de variación y, en el caso de Darwin, para demostrar la transmutación de las especies y la posible correlación estructural y temporal de caracteres. Por ejemplo, Darwin reportaba que las “*monstruosities of axis of the plants almost always affect the appended structures*” (Stauffer, 1975:302) y discutía la asociación de ciertos teratos con respecto a su desarrollo:

M. Barneoud has shown something analogous in plants having irregular flowers; for he finds in an Aconite, in Orchidaceae, Labiatae and Scrophulariaceae, that at a very early age the petals are equal and similar” (Stauffer, 1975:303; para una discusión al respecto en Orchidaceae, véase Pabón-Mora y González, 2008).

Así, adquirieron un valor fundamental cuando el concepto de mutación (y el término mutante) fueron acuñados en 1901 por Hugo de Vries.

Aunque Darwin enfatizaba que las variaciones teratológicas no terminaban en procesos de especiación, existe una correlación entre el número, la expresión y la regulación de algunos genes de desarrollo con patrones de diversificación de numerosos grupos de angiospermas. No obstante, una aproximación más integral al estudio de mutaciones en un contexto evolutivo ha permitido disectar con mayor precisión las vías génicas que regulan grandes y pequeñas diferencias entre especies de plantas, y reevaluar las hipótesis planteadas en la literatura clásica con base en la morfología comparada de pelorias naturales y su relación con procesos de especiación en un marco filogenético.

Muchas de las preguntas que la actual biología del desarrollo en plantas intenta responder mediante la integración de una amplia variedad de métodos moleculares y genéticos, son, en esencia, las mismas que tuvo Darwin respecto al origen y la variación de las flores. En las últimas décadas, los biólogos moleculares interesados en explicar la formación de flores desde la perspectiva de la genética del desarrollo han usado mutantes para identificar genes importantes en la transición del meristema vegetativo al meristema reproductivo, la formación de meristemas florales, la identidad y simetría de los verticilos florales, todas estas características cruciales en la evolución de las plantas con flor. Los avances modernos de la biología molecular del desarrollo sugieren que el comportamiento de unos pocos genes reguladores es responsable de cambios dramáticos a lo largo del desarrollo, que resultan en formas florales diferentes; asimismo, se hipotetiza que estos cambios pudieron haber ocurrido como novedades evolutivas exitosas, y que pueden relacionarse con la adquisición de nuevas formas florales en la diversificación de las angiospermas.

La genética del desarrollo floral tuvo una transformación profunda en los años 90 cuando, basados en una serie de teratos en *Arabidopsis*, Coen y Meyerowitz, 1991, describieron un modelo que explica cómo una serie coordinada de factores de transcripción es responsable de la identidad del meristema floral y de la identidad de cada verticilo de órganos florales. Así, se propuso el modelo ABC que explica la formación de las flores mediante la interacción de tres clases de genes: los genes clase A, responsables de la identidad de sépalos y pétalos; los genes clase B, responsables de la identidad de pétalos y estambres; y los genes clase C, responsables de la identidad de estambres y carpelos y la concomitante terminación del meristema floral.

El modelo ABC implica que la falta de regulación de alguno de estos factores de transcripción resulta en la pérdida de identidad de los verticilos que éste controla; a la vez, sostiene que los distintos genes involucrados parecen regularse a sí mismos y en consecuencia establecen dominios discretos a lo largo del desarrollo floral que permiten la formación de órganos específicos en sitios puntuales del meristema floral. A comienzos de la primera década del siglo XXI este modelo fue completado con el descubrimiento de genes que determinan la identidad de todos los órganos florales, y los genes clase E fueron agregados al modelo original (Pelaz *et al.*, 2000; Fig. 5). En este contexto, y para ilustrar cómo la perspectiva moderna del desarrollo de plantas ha complementado las teorías y las preguntas clásicas respecto a la homología y la diferenciación de órganos, basta con mencionar dos ejemplos, las anomalías del meristema de la inflorescencia y la identidad en las llamadas flores dobles.

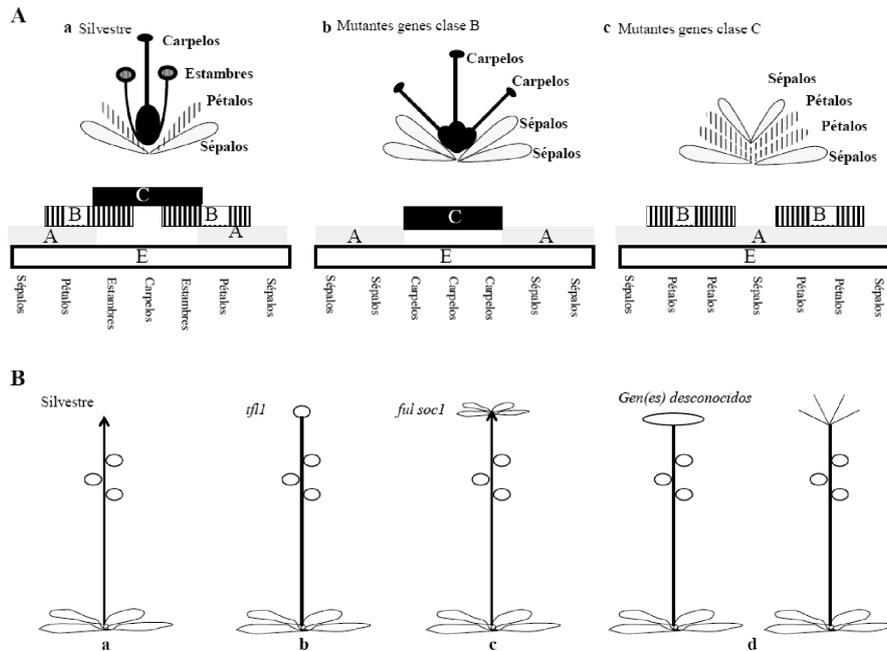


Figura 5. A. Esquema del modelo de desarrollo floral ABC en flores normales (a), flores con reemplazo de pétalos y estambres por sépalos y carpelos respectivamente (b), y flores dobles con reemplazo de estambres y carpelos por pétalos y sépalos respectivamente (c). B. Esquema de una planta con crecimiento indeterminado en su meristema apical luego de la transición reproductiva (a), con flor terminal en lugar de meristema apical indeterminado como en los mutantes *tfl1* (b), con crecimiento indeterminado pero reversión a crecimiento vegetativo como en los mutantes *ful soc1* (c), y con formación de flores anormales o estructuras intermedias o nuevas en la naturaleza (d). Para estas últimas, los factores génicos responsables no han sido determinados.

FLORES TERMINALES ABERRANTES

En inflorescencias de crecimiento abierto (racemosas) la condición normal es la diferenciación de meristemas florales laterales y el mantenimiento de crecimiento indeterminado en el meristema apical de la inflorescencia. La condición contraria a un racimo es una inflorescencia cimosa donde el meristema apical se desarrolla en una flor. Sin embargo, la diversidad morfológica de la terminación del eje de una inflorescencia es variable en diferentes grupos de angiospermas, y a veces se forman residuos apicales, estructuras aberrantes, flores atípicas o estructuras intermedias entre flores

e inflorescencias al final del eje y su interpretación morfológica es problemática (Sokoloff *et al.*, 2006; González y Bello 2009). De Candolle, 1813, y Masters, 1869, ya habían reportado variaciones en el extremo terminal del eje reproductivo. Por ejemplo, Masters, 1869:103, reportó que:

...terminal proliferation of the inflorescence whether leafy or floral, is hardly to be looked upon in the light of a malformation seeing that a similar condition is so commonly met with normally, as in Epacris, Metrosideros, Bromelia, Eucomis, wherein the leafy axis projects beyond the inflorescence proper; or as in Primula imperialis, in which plants, as also in luxuriant forms of P. sinensis, tier after tier of flowers are placed in succession above the primary umbel. Nevertheless, when we meet with such conditions in plants which under ordinary circumstances, do not manifest them, we must consider them as coming under the domain of teratology.

Aunque estas variaciones suelen encontrarse con frecuencia en individuos silvestres en un amplio rango taxonómico, las bases genéticas que parecen controlar el destino meristemático del eje de la inflorescencia han sido investigadas únicamente en *Antirrhinum majus* y *Arabidopsis thaliana*. Uno de los principales genes reguladores del establecimiento de la identidad de los meristemas florales laterales determinados es *LEAFY (LFY)*, un gen que parece desencadenar la activación de los genes responsables de la formación de flores, expuestos en el modelo ABC. Mutaciones de *LFY*, producen en *Arabidopsis* ramas ectópicas en lugar de flores, donde nunca se activan genes involucrados en la identidad de órganos florales (Parcy *et al.*, 2002). En una inflorescencia indeterminada, *TERMINAL FLOWER1 (TFL1)* reprime la expresión de *LEAFY (LFY)* en el meristema apical indeterminado y previene la activación de genes de identidad de meristema floral y de órganos florales en el meristema apical (Conti y Bradley, 2007). Sin embargo, la mutación de *tfl1* resulta en la formación de flor terminal en una inflorescencia normalmente racemosa. En *Arabidopsis* la flor terminal formada en el meristema apical del mutante *tfl1* posee la misma merosidad y simetría que las flores laterales; sin embargo, la mutación del gen *CENTRORADIALIS (CEN)*, el ortólogo de *tfl1* en *Antirrhinum*, resulta en la formación de una flor terminal con el mismo número de piezas florales pero con simetría radial en lugar de la bilateral característica de las flores laterales (Bradley *et al.*, 1996). El control genético de la simetría floral ha sido examinado en detalle (Luo *et al.*, 1996; Luo *et al.*, 1999; Cubas *et al.*, 1999; Hileman y Baum, 2003; Hileman *et al.*, 2003) y es bien conocido en *Antirrhinum*, pero el cambio de simetría en flores terminales *versus* flores laterales en un mismo individuo aún no lo es.

La reversión de meristemas reproductivos a vegetativos, es decir la transición del meristema apical de una inflorescencia a un meristema apical con órganos foliares parece responder a un mecanismo genético diferente relacionado con la actividad de división celular continua de las zonas meristemáticas. Se han observado reversiones a rosetas vegetativas solamente en el doble mutante *ful-soc1* en *Arabidopsis*; estos genes (*FRUITFULL* y *SUPPRESSOR OF CONSTANS1*) están involucrados en tiempo de floración. La transición de meristemas vegetativos a reproductivos parece tener un efecto ontogenético tardío en el mantenimiento de la división celular del meristema apical, la activación de meristemas secundarios y la longevidad de la planta (Melzer *et al.*, 2008). Ningún otro fenotipo similar ha sido estudiado desde el punto de vista de la genética del desarrollo aunque han sido registradas reversiones similares en la literatura clásica.

FLORES DOBLES

Usualmente, y a pesar de que el término “doble” no posee ninguna connotación específica de la parte de la flor que se encuentra duplicada (cf. Reynolds y Tampion, 1983), las flores dobles usualmente se refieren a aquellas que desarrollan verticilos adicionales de pétalos y que a veces resultan en un número mayor de partes; dicha proliferación atípica no afecta la identidad de otras partes florales, o a veces reemplaza a los verticilos más internos. Darwin reportó este fenó-

meno tempranamente en su obra (1843) y discutió su posible correlación con la formación de frutos sin semilla en *Aesculus*, *Gentiana*, *Staphylea* (Stauffer, 1975); al respecto, citó reiteradamente el trabajo del botánico y médico alemán C. F. von Gaertner, 1772-1850, quien observó la tendencia de las plantas híbridas a producir flores dobles, las cuales además sufrían modificaciones de los estambres. Gaertner también había sugerido que estas variaciones morfológicas podían pasar de una generación a la siguiente. La ocurrencia natural de aberraciones en la identidad de órganos florales ha resultado en la descripción de centenares de variedades de plantas en cultivo y ha despertado, particularmente en las últimas décadas, un interés creciente por entender la organogénesis de las pelorias florales y los reguladores génicos responsables del cambio de identidad entre verticilos. Las flores dobles también incluyen aquellas cuyos órganos normales adquieren características “petaloides” o cuyos órganos usualmente fusionados en flores normales se encuentran disectados en flores mutantes. Cada una de estas descripciones aunque aparentemente similares resulta en hipótesis contradictorias acerca de las causas de estos cambios.

El fenotipo mutante que llevó al aislamiento de genes de identidad de pétalos y estambres en *Arabidopsis thaliana* exhibía sépalos y carpelos normales en el primer y cuarto verticilo respectivamente, pero repetía sépalos y carpelos en el lugar de los pétalos y de los estambres. El estudio de la regulación y la expresión de genes clase B en un gran número de angiospermas sugiere que estos genes son responsables de la diferenciación de pétalos, estambres y estambres estériles en el meristema floral, sin importar la morfología que estos adquieran a lo largo del desarrollo. En general, la tendencia de otros órganos florales por fuera del segundo verticilo en adquirir características petaloides ha sido atribuida a la expresión extendida de genes clase B en dichos órganos en monocotiledóneas (Kanno *et al.*, 2003; Nakamura *et al.*, 2005); sin embargo, la disección de la expresión y la función de genes clase B indica que no todos los casos de la transformación de órganos florales diferentes a los pétalos en órganos petaloides, usualmente caracterizados por ser brillantes, conspicuos y atractivos (fenómeno llamado petalodia) está asociada a la expresión de estos genes (Kramer *et al.*, 2007; Drea *et al.*, 2007). Asimismo, la petalodia ha resultado ser un carácter complejo y muy flexible que reaparece en otros órganos de la flor así como en otros órganos de la planta por fuera del meristema floral y podría estar asociada con factores de transcripción diferentes a los descritos en el modelo ABC, cuya activación determina características tardías de desarrollo asociadas con el tipo de células epidérmicas, la producción de pigmentos florales y el incremento en la tasa de división celular, atributos asociados con órganos petaloides (Di Stilio *et al.*, 2009). El incremento en el número de pétalos a costa de la pérdida de los órganos reproductivos responde genéticamente a la pérdida de expresión de los genes clase C. Estos genes fueron identificados también en líneas mutantes de *Arabidopsis* con sépalos y pétalos en el primer y segundo verticilo respectivamente pero pétalos y sépalos en el tercer y cuarto verticilo en lugar de estambres y carpelos. Debido a que se pierde la terminación del meristema floral, este patrón es reiterativo y causa la iniciación de nuevos órganos estériles en el centro de los primeros cuatro verticilos formando “flores dobles” en este caso de órganos estériles (Yanofsky *et al.*, 1990).

CONCLUSIÓN

Hull *et al.*, 1978, analizaron el llamado principio de Planck en la ciencia británica a partir de la revolución darwiniana. Este principio señala que el pensamiento científico nuevo no triunfa convenciendo e iluminando a los oponentes, sino que triunfa debido a que los oponentes eventualmente perecen y son reemplazados por una nueva generación que adopta fácilmente el pensamiento nuevo. Dicho análisis y la recopilación aquí presentada indica que este Principio no es

aplicable a la comunidad botánica contemporánea a Darwin; por el contrario, los botánicos de la época fueron muy receptivos y se acogieron más rápidamente a la teoría evolutiva que científicos de otras áreas; por ejemplo, Hooker ni siquiera tuvo que esperar a 1859 para aceptarla, en tanto que Gray en Estados Unidos, Delpino en Italia, Hofmeister en Alemania, y otros botánicos en otros tantos países, se acogieron prácticamente de manera inmediata a muchas de las teorías de Darwin y Wallace; el deceso de Henslow en 1861 no le dio tiempo suficiente para aceptar abierta- y decididamente dichas teorías, aunque fue figura crucial en la ontogenia mental temprana de Darwin. Una razón de la mayor 'susceptibilidad' de los botánicos a la teoría evolutiva se puede hallar en los detallados estudios botánicos de Darwin, que a la vez fueron un complemento empírico fuerte y decisivo para el rápido éxito de la revolución darwiniana. Esta situación pronto sobrepasó las fronteras británicas y llegó a quienes lideraban los estudios experimentales y de campo en botánica en diversos países, principalmente Alemania, Austria, Brasil, Estados Unidos, Francia y Rusia. Con el tiempo, es innegable y cada vez más evidente la influencia positiva de la obra de Darwin en la modernización de disciplinas tales como la biogeografía histórica, la evolución de plantas cultivadas, la biología reproductiva y la integración del desarrollo, la evolución y la genética, una vez estuvieron disponibles las leyes de la herencia y los estudios en biología molecular.

AGRADECIMIENTOS

Dedicamos este artículo al científico armenio Armen L. Takhtajan, 1910-2009, uno de los botánicos más importantes del siglo XX, quien falleció el pasado 13 de noviembre a la edad de 99 años, después de una prolífica y ejemplar carrera; su obra fue crucial para un mejor entendimiento de la evolución y la biogeografía de las plantas y marcó de forma decisiva la transición entre la escuela evolutiva y la escuela filogenética en la sistemática de las plantas con flor. Agradecemos a dos revisores anónimos por sus comentarios y revisión crítica del presente documento y al Profesor Eugenio Andrade, por la invitación a participar en los eventos para honrar la vida y obra de C. R. Darwin en la Universidad Nacional de Colombia, de los cuales se derivó este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- ADANSON M. Familles des Plantes. Paris: Vincent; 1763.
- APG III. ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP. An Update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the Orders and Families of Flowering Plants. *Bot J Linn Soc.* 2009;161: 105-121.
- ARBER A. The Natural Philosophy of Plant Form. Cambridge University Press; 1950.
- ARBER EAN, PARKIN J. On the Origin of Angiosperms. *Bot J Linn Soc.* 1907;38:29-80.
- ARDITTI J. Orchid Biology. Reviews and perspectives. Oregon: V. Timber Press; 1990.
- BAILLON H. Histoire des Plantes. Paris: L. Hachette et Co.; 1867-1891.
- BARLOW N, editor. Darwin and Henslow. The growth of an idea. Letters 1831-1860. London: J. Murray; 1967.
- BENTHAM G, HOOKER JD. Genera Plantarum. London: L. Reeve & Co.; 1862-1883:(3)
- BESSEY C. The Phylogenetic Taxonomy of Flowering Plants. *Ann Missouri Bot Gard.* 1915; 2:109-164.
- BRADLEY D, CARPENTER R, COPSEY L, VINCENT C, ROTHSTEIN S, COEN E. Control of Inflorescence Architecture in *Antirrhinum*. *Nature.* 1996; 379:791-797.

-
- CANDOLLE A. DE [1882]. Darwin considerado desde el punto de vista de las causas de su éxito y de la importancia de sus trabajos. Traducción de E. G. de Mautino. *Kutziana* 16: i-xx; 1983.
- CANDOLLE A. DE Origin of Cultivated Plants. New York: D. Appleton; 1886.
- CANDOLLE A. DE Théorie Elementaire de la Botanique. Paris: Déterville; 1813.
- CARLQUIST S. Darwin on Island Plants. *Bot J Linn Soc.* 2009; 161:20-25.
- COEN E, MEYEROWITZ EM. The War of the Whorls: Genetic Interactions Controlling Flower Development. *Nature.* 1991;353:31-37.
- CONTI L, BRADLEY D. TERMINAL FLOWER1 is a mobile signal controlling Arabidopsis architecture. *Plant Cell.* 2007;19:767-778.
- CREPET WL, NIKLAS KJ. Darwin's Second "Abominable Mystery": Why are There so Many Angiosperm Species? *Am J Bot.* 2009;96:366-381.
- CUBAS P, VINCENT C, COEN E. An Epigenetic Mutation Responsible for Natural Variation in Floral Symmetry. *Nature.* 1999;401:157-161.
- CUERRIER A, BROUILLET L, BARABÉ D. Numerical and Comparative Analyses of the Modern Systems of Classification of the Flowering Plants. *Bot Rev.*1998;64:323-355.
- DARWIN CR. Double Flowers. Their Origin. *Gardeners'Chronicle.* 1843;36:628.
- DARWIN CR. Variegated Leaves. *Gardeners'Chronicle.* 1844;37:621.
- DARWIN CR. Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of the H.M.S. Beagle Round the World Under the Command of Capt. Fitz Roy. Segunda edición, London: John Murray; 1845.
- DARWIN CR. Does Sea-Water Kill Seeds? *Gardeners'Chronicle.* 1855a;15:242,21:356-357.
- DARWIN CR. Nectar-Secreting Organs of Plants. *Gardeners'Chronicle.* 1855b;29:487.
- DARWIN CR. Vitality of Seeds. *Gardeners'Chronicle.* 1855c;46:758.
- DARWIN CR. Effect of Salt-Water on the Germination of Seeds. *Gardeners'Chronicle.* 1855d;47:773,48:789.
- DARWIN CR. Longevity of Seeds. *Gardeners'Chronicle.* 1855e;52:854.
- DARWIN CR. Seedling Fruit Trees. *Gardeners'Chronicle.* 1855f;52:854.
- DARWIN CR. On the Action of Sea-Water on the Germination of Seeds. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London (Botany).* 1858a;1:130-140.
- DARWIN CR. On the Agency of Bees in the Fertilisation of Papilionaceous Flowers, and on the Crossing of Kidney Beans. *Gardeners'Chronicle.* 1858b;46:828-829.
- DARWIN CR. Fertilisation of British Orchids by Insect Agency. *Gardeners'Chronicle.* 1860a;23:528.
- DARWIN CR. Irritability of *Drosera*. *Gardeners'Chronicle.* 1860b;38:853.
- DARWIN CR. Fertilisation of Vincas. *Gardeners'Chronicle.* 1861a;24:552.
- DARWIN CR. Cause of Variation of Flowers. *J Hortic.* 1861b;1:211.
- DARWIN CR. On the Two Forms, or Dimorphic Condition, in the Species of *Primula*, and on Their Remarkable Sexual Relations. *Linnean.* 1862a;6:77-96.
- DARWIN CR. Recollections of Prof. Henslow. En: Jenyns L. (ed.) *Memoir of the Rev. John Stevens Henslow.* London: Van Voorst; 1862b.
- DARWIN CR. Insectivorous plants. London, John Murray. 1875.
- DARWIN CR. The effects of cross and self fertilisation in the vegetable kingdom. London: John Murray; 1876.
- DARWIN, E. A System of Vegetables According to Their Classes, Orders, Genera and Species with Their Characters and Differences. London: John Jackson; 1783.
- DARWIN E. The Loves of the Plants. Oxford; 1789.
- DARWIN F, editor. The life and letters of Charles Darwin, including an autobiographical chapter. London: John Murray; 1887.

DARWIN F, editor. Charles Darwin, his Life Told in an Autobiographical Chapter and in a Selected Series of his Published Letters. New York: D. Appleton; 1893.

DARWIN F, SEWARD AC, editores. More Letters from Charles Darwin. London: John Murray; 1903;(2).

DELPINO F. Ulteriori osservazioni e considerazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Milano: Atti Soc ital sci nat. 1868-1874;11:265-332; 12:21-141, 179-233; 13:167-205; 16:151-319; 17:266-407.

DELPINO F. Applicazione di Nuovi Criterii per la Classificazione delle Piante. Gamberini e Parmeggiani; 1888.

DI STILIO V, MARTIN C, SCHULFER AF, CONNELLY CF. An Ortholog of MIXTA-like2 Controls epidermal Cell Shape in Flowers of *Thalictrum*. New Phytol. 2009;183(3):718-728.

DREA S, HILEMAN LC, de MARTINO G, IRISH VF. Functional Analyses of Genetic Pathways Controlling Petal Specification in Poppy. Development. 2007;134:4157-4166.

EDWARDS W, MOLES AT. Re-contemplate an Entangled Bank: The Power of Movement in Plants revisited. Bot J Linn Soc. 2009;160:111-118.

EICHLER AW. Blüthendiagramme. Leipzig. 1875;(2).

ENGLER A, PRANTL K, editores. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig. 1897.

FORBES HO. On the contrivances for ensuring self-fertilization in some tropical orchids. Bot J Linn Soc. 1884. 21:538-550.

FRIEDMAN WE. The meaning of Darwin's "Abominable Mystery". Am J Bot. 2009;96:5-21.

GEOFFROY SAINT-HILAIRE E. Philosophie Anatomique. 2 vols. Paris: J.-B. Ballière; 1818-1822.

GLIBOFF S. H.G. Bronn, Ernst Haeckel, and the origins of German Darwinism. A study in translation and transformation. Cambridge, Massachusetts: MIT Press; 2008.

GOEBEL von K. Wilhelm Hofmeister. The work and life of a nineteenth century botanist. London: Ray Society; 1926.

GOETHE JW von. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha: Carl Wilhelm Ettinger; 1807.

GONZÁLEZ F, BELLO MA. Intra-Individual Variation of Flowers in *Gunnera* subgenus *Panke* (Gunneraceae) and Proposed Apomorphies for Gunnerales. Bot J Linn Soc. 2009;160:262-283.

GONZÁLEZ F, STEVENSON DW. Perianth Development and Systematics of *Aristolochia*. Flora. 2000;195:370-391.

GRAY A. Natural Science and religion. New York: C. Scribner's Sons; 1880.

GRAY A. Darwiniana. Essays and Reviews Pertaining to Darwinism. New York: D. Appleton; 1888.

HAECKEL E. The History of Creation, or the Development of the Earth and its Inhabitants by the Action of Natural Causes. A Popular Exposition of the Doctrine of Evolution in General, and of that of Darwin, Goethe, and Lamarck in particular. New York: D. Appleton; 1876.

HEER O. Die fossile Flora der Polarländer. Zürich; 1868.

HILEMAN LC, BAUM DA. Why do Paralogs Persist? Molecular Evolution of CYCLOIDEA and Related Floral Symmetry Genes in Anthirrhineae (Veronicaceae). Mol Biol Evol. 2003;20:591-600.

HILEMAN LC, KRAMER EM, BAUM DA. Differential Regulation of Symmetry Genes and the Evolution of Floral Morphologies. Proc Natl Acad Sci U S A. 2003;100:12814-12819.

HOFMEISTER W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfallung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen (Moose, farne, Equisetaceen, Rhizokarpeen and Lykopodiaceen) und der Samenbildung der Coniferen. F. Hofmeister. Leipzig. 1851.

-
- HOFMEISTER W. On the Germination, Development, and Fructification of the Higher Cryptogamia, and on the Fructification of the Coniferæ. Translated by F. Currey. Ray Society, London. 1862.
- HOFMEISTER W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig: W. Engelmann; 1868.
- HOOKER JD. Insular Floras. Gardeners' Chronicle; 1867. p. 32:6-7, 27, 50-52, 74-77, 152, 181-182.
- HUXLEY TH. Darwiniana: Essays. D. New York: Appleton; 1893.
- HULL DH, TESSNER PD, DIAMOND AM. Planck's Principle. Do Younger Scientists Accept New Scientific Ideas with Greater Alacrity than Older Scientists? Science. 1978; 202(4369):717-723.
- KANNO A, SAEKI H, KAMEYA T, SAEDLER H, THEISSEN G. Heterotopic Expression of Class-B Floral Homeotic Genes Supports a Modified ABC Model for Tulip (*Tulipa gesneriana*). Plant Mol Biol. 2003;52:831-841.
- KOHN D, MURRELL G, PARKER J, WHITEHORN M. What Henslow Thought Darwin. Nature. 2005;436(4):643-645.
- KRAMER EM, HOLAPPA L, GOULD B, JARAMILLO MA, SETNIKOV D, SANTIAGO PM. Elaboration of B-gene Function to Include the Identity of Novel Floral Organs in the Lower Eudicot *Aquilegia*. Plant Cell. 2007;19:750-766.
- LAWRENCE GHM. Taxonomy of Vascular Plants. The Macmillan Co., New York. 1951.
- LUO D, CARPENTER R., VINCENT C, COPSEY L, COEN E. Origin of Floral Asymmetry. Nature. 1996;383:794-799.
- LUO D, CARPENTER R, COPSEY L, VINCENT C, CLARK J, COEN E. Control of Organ Asymmetry in Flowers of *Antirrhinum*. Cell. 1999;99:367-376.
- MASTERS MT. Vegetable Teratology. An Account of the Principal Deviations from the Usual Construction of Plants. London: Ray Society; 1869.
- MELZER S, LENS F, GENNEN J, VANNESTE S, ROHDE A, BECKMAN T. Flowering Time Genes Modulate Meristem Determinacy and Growth Form in *Arabidopsis thaliana*. Nature Genetics. 2008;40:1489-1492.
- MICHENEAU C, JOHNSON SD, FAY MF. Orchid Pollination: From Darwin to the Present Day. Bot J Linn Soc. 2009;161:1-19.
- MOQUIN-TANDON A. Eléments de tératologie végétale, ou Histoire abrégée des anomalies de l'organisation dans les végétaux. Paris: P.-J. Loss; 1841.
- MORA-OSEJO LE, PABÓN-MORA N, GONZÁLEZ F. Gunneraceae. Flora Neotropica Monographs. The New York Botanical Garden. En prensa (2010).
- MÜLLER E. Application of the Darwinian Theory to Flowers and the Insects Which Visit Them. Salem: Naturalists' Agency; 1871.
- MÜLLER H. The Fertilization of Flowers. Transl. London: D'Arcy W. Thompson; 1883.
- NAKAMURA T, FUKUDA T, NAKANO M, HASEBE W, KAMEYA T, KANNO A. The Modified ABC Model Explains the Development of the Petaloid Perianth of *Agapanthus praecox* ssp. *orientalis* (Agapanthaceae) Flowers. Plant Mol Biol. 2005;58:435-445.
- OPPENHEIMER JM. Haeckel's Variations on Darwin. En: HOENIGSWALD HM, WIENER LF, editores. Biological Metaphor and Cladistic Classification. An Interdisciplinary Perspective. Philadelphia: University of Pennsylvania Press; 1987. p. 123-135.
- PABÓN-MORA N, GONZÁLEZ F. Floral Ontogeny of *Telipogon* spp. (Orchidaceae) and Insights on the Perianth Symmetry in the Family. Int J Plant Sci. 2008;169:1159-1173.
- PARCY F, BOMBLIES K, WEIGEL D. Interaction of LEAFY, AGAMOUS and TERMINAL FLOWER1 in Maintaining Floral Meristem Identity in *Arabidopsis*. Development. 2002;129: 2519-2527.
- PAYER J-B. Traité d'Organogénie Comparée de la Fleur. Paris: Masson; 1857.

- PELAZ S, DITTA GS, BAUMANN E, WISMAN E, YANOFKY MF. B and C Floral Organ Identity Functions Require SEPALLATA MADS-box Genes. *Nature*. 2000;405:200-203.
- PICKERSGILL B. Domestication of Plants Revisited - Darwin to the Present Day. *Bot J Linn Soc*. 2009;161:203-212.
- PORTER DM. Charles Darwin's Plant Collections from the Voyage of the Beagle. *J Soc Bibliogr Nat Hist*. 1980;9:515-525.
- PORTER DM. Charles Darwin's Notes on Plants of the Beagle Voyage. *Taxon*. 1982;31:503-506.
- PORTER DM. Charles Darwin, the Cape Verde Islands and the Herbarium Webb. *Webbia*. 1983;36:225-228.
- PORTER DM. William Jackson Hooker and Charles Darwin's Beagle Plants. *Huntia*. 1984;5:107-116.
- PORTER DM. Charles Darwin's Vascular Plant Specimens from the Voyage of HMS Beagle. *Bot J Linn Soc*. 1986;93:1-172.
- PORTER DM. Darwin's Notes on Beagle Plants. *Bull Br Mus*. 1987;14:145-233.
- PORTER DM. Darwin and Hooker: Azaleas and Rhododendrons, part 1. *Journal of the American Rhododendron Society*. 1998;52:12-14.
- PRINGLE P. *The Murder of Nikolai Vavilov. The Story of Stalin's Persecution of one of the Great Scientists of the Twentieth Century*. London: Simon & Schuster; 2008.
- REYNOLDS J, TAMPION J. *Double flowers: A Scientific Study*. London: Pembridge Press; 1983.
- ROTHWELL GW, CREPET WL, STOCKEY RA. Is the Anthophyte Hypothesis Alive and Well? New Evidence from the Reproductive Structures of Bennettitales. *Am J Bot*. 2009;96:296-322.
- SACHS J. von. *History of Botany (1530-1860)*. Oxford: Clarendon Press; 1906.
- SAPORTA G. de. *L'Ancienne Végétation Polaire*. *Comp. rendus Congr. Paris: Int. Sci. Geogr*; 1877.
- SCHLEIDEN MJ. *Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik*. Leipzig: W. Engelmann; 1842.
- SEWARD AC. *Fossil plants*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press; 1910.
- SCOTT DH. *The Evolution of Plants*. New York: H. Hold & Co.; 1911.
- SOKOLOFF D, RUDALL PJ, REMIZOWA M. Flower-like Terminal Structures in Racemose Inflorescences: a Tool in Morphogenetic and Evolutionary Research. *J Exp Bot*. 2006;57:3517-3530.
- SPRENGEL CK. *Das Entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und der Befruchtung der Blumen*. Berlin: Friedrich Vieweg; 1793.
- STAUFFER RC, editor. *Charles Darwin's Natural Selection. Being the Second Part of his Big Species Book Written from 1856 to 1858*. Cambridge: Cambridge University Press; 1975.
- STEVENS PF. *The Development of Biological Systematics*. Antoine-Laurent de Jussieu, Nature, and the Natural System. New York: Columbia University Press; 1994.
- STRASBURGER E. The minute structure of cells in relation to heredity. En: Seward AC, editor. *Darwin and Modern Science. Essays in Commemoration of the Centenary of the Birth of Charles Darwin and of the Fiftieth Anniversary of the Publications of the Origin of Species*. Cambridge: Cambridge University Press; 1909. p. 102-111.
- SULLOWAY FJ. Darwin and his Finches. *The Evolution of a Legend*. *J Hist Biol*. 1982;15:1-53.
- TAKHTAJAN AL. *Origins of Angiospermous Plants*. Washington, D.C.: American Institute of Biological Sciences; 1958.
- TAKHTAJAN AL. *Flowering Plants. Origin and Dispersal*. Washington: Smithsonian Institution Press; 1969.
- TAYLOR EL, TAYLOR TN. Seed ferns from the late Paleozoic and Mesozoic: Any angiosperm ancestors lurking there? *Am J Bot*. 2009; 96:237-251.

THISELTON-DYER, W. Geographical Distribution of Plants. En: SEWARD AC, editor. Darwin and Modern Science. Essays in Commemoration of the Centenary of the Birth of Charles Darwin and of the Fiftieth Anniversary of the Publications of the Origin of Species. Cambridge: Cambridge University Press; 1909. p. 298-318.

TODES DP. Darwin Without Malthus. The Struggle for Existence in Russian Evolutionary Thought. Oxford: Oxford University Press; 1989.

WALLACE AR. The Malay Archipelago: The Land of the Orang-utan and the Bird of Paradise. A Narrative of Travel, with Studies of Man and Nature. London: MacMillan & Co. 1869.

WALLACE AR. Tropical Nature and Other Essays. London: MacMillan & Co; 1878.

WALLACE AR. Island life: Or, the Phenomena and Causes of Insular Faunas and Floras, Including a Revision and Attempted Solution of the Problem of Geological Climates. London: MacMillan & Co; 1880.

WEISMANN A. Essays Upon Heredity and Kindred Biological Problems. Oxford: Clarendon Press; 1891.

WELLER SG. The different forms of flowers - what have we learned since Darwin? Bot J Linn Soc. 2009;160:249-261.

WEST D. Fritz Müller: A Naturalist in Brazil. Virginia: Pocahontas Press, Inc. Blacksburg; 2003.

WETTSTEIN R. Handbuch der Systematischen Botanik. Leipzig. 1901.

WULFF EV. An Introduction to Historical Plant Geography. Massachusetts: Waltham; 1943.

YANOFSKY M, MA H, BOWMAN J, DREWS G, FELDMANN K, MEYEROWITZ E. The Protein Encoded by the *Arabidopsis* Homeotic Gene *agamous* Resembles Transcription Factors. Nature. 1990;346:35-39.

