

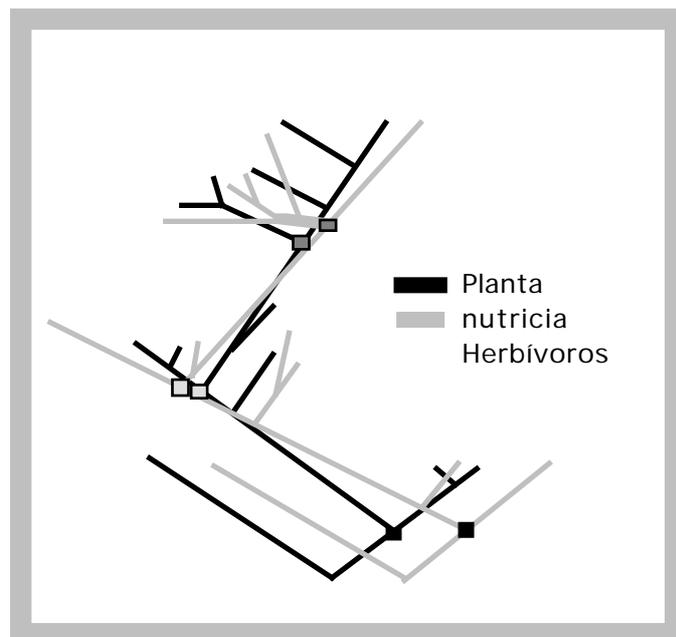
Coevolución: patrones y procesos

Universidad de Sevilla-CSIC.

Curso de doctorado "Biogeografía y Evolución"

Programa de Biología Vegetal y Ecología

1999-2003



Pedro Jordano
Estación Biológica de Doñana, CSIC
Apdo. 1056, E-41080 Sevilla, España

jordano@cica.es
Voz: +34 5 4232340, ext. 213
Fax: +34 5 4621125

Introducción

El término coevolución fue acuñado por Ehrlich y Raven (1964) en su trabajo sobre las influencias evolutivas recíprocas que tienen las plantas y los insectos que se alimentan de ellas. El uso que hicieron del término permitió luego diversas interpretaciones y se ha usado de forma diferente por numerosos autores (Ehrlich y Raven no definieron explícitamente el término en su trabajo pionero). Janzen (1980) definió muy restrictivamente el proceso de coevolución. Hay coevolución cuando un carácter de una especie ha evolucionado como respuesta a un carácter de otra especie; éste en sí mismo, evolucionó como respuesta al carácter de la primera. Esta definición, muy restrictiva, requiere:

- *Especificidad* - la evolución de cada carácter se debe a presiones selectivas del carácter de la otra especie.
- *Reciprocidad* - ambos caracteres deben evolucionar conjuntamente.
- *Simultaneidad* - ambos caracteres evolucionaron al mismo tiempo.

Estos tres requisitos explican porqué se le pone el prefijo co- a la palabra evolución: se trata de cambio evolutivo recíproco en especies que interaccionan y que es debido a esa interacción.

Una definición que deja bien explícito que el proceso coevolutivo es un fenómeno evolutivo es la de Schemske (en Nitecki 1983), que simplemente propone que la coevolución resulta de los efectos selectivos conjuntos sobre caracteres de los taxa que interaccionan, basados en variación heredable en estos caracteres. Por lo tanto, estaremos en presencia de coevolución por selección natural cuando:

- Dos especies muestren variación en unos caracteres determinados que influyen en cómo se desarrolla la interacción entre ellas: *Variación en caracteres asociados a la interacción*.
- Existe una relación consistente entre esos caracteres y la adecuación o alguna de sus componentes: *diferencias de adecuación*.
- La variación de los caracteres es heredable: *heredabilidad*.
- La interacción de las dos especies es recíproca, de alta especificidad y se produce simultáneamente en tiempo evolutivo: *interacción*.

"Relajando" alguno de los tres requisitos que se deducen de la definición de Janzen se obtienen conceptos apropiados para otros modos de coevolución. Así, si el criterio de especificidad no se mantiene, la evolución de un carácter particular de una o más especies se produce como respuesta a un carácter u otros varios caracteres de diversas especies. Se trataría de coevolución difusa. Especialmente cuando la coevolución es difusa, el criterio de simultaneidad no se mantiene.

Schemske (en Nitecki 1983) señala varios puntos de interés en los estudios de interacciones de especies (en particular planta/animal):

1. Variabilidad genética de los caracteres que influyen en la interacción.
2. Estimaciones de la proporción de la variación total en adecuación entre los individuos de cada población que interactúa que es debida a la interacción.
3. Efectos de cada una de las especies que interactúan sobre los componentes de la adecuación de la otra.
4. Características ecológicas que influyen en los modos de interacción y su especificidad.
5. Evaluación de la importancia de la coevolución en la evolución de la interacción.

Modos de coevolución

A la vista de los requerimientos, al menos teóricos, necesarios para poder catalogar una determinada interacción biótica como coevolucionada, cabe preguntarse qué modos alternativos de coevolución pueden originar las interacciones tan ajustadas observables en la naturaleza. Además del modelo ya reseñado anteriormente, otros procesos pueden dar lugar a coevolución o, al menos, favorecer procesos de especiación conjunta.

Escenario de Ehrlich-Raven.

Se trata de una teoría acerca de la relación de la coevolución con la sistemática, que puede resumirse en 5 etapas:

1. Las plantas producen compuestos secundarios nuevos por mutación y recombinación. por ejemplo, las cumarinas dan lugar a hidroxycumarinas; éstas a furanocumarinas lineales que pueden, a su vez, originar furanocumarinas angulares.
2. Los nuevos compuestos secundarios alteran la calidad nutritiva de las partes vegetativas y reproductivas de las plantas, disminuyendo las posibilidades de supervivencia de los insectos.
3. Plantas con estos nuevos compuestos entran en una radiación evolutiva en una nueva zona adaptativa, por ejemplo aumentando el número de especies/género.
4. En los insectos se produce evolución de nuevos sistemas de detoxificación y resistencia que colapsan las nuevas defensas vegetales.
5. Estos grupos de insectos con nuevos sistemas de detoxificación entran en la nueva zona adaptativa y experimentan radiación evolutiva sobre las nuevas plantas nutricias.

Co-especiación.

Se trata de especiación recíproca inducida por la interacción de dos o más especies.

Hay ejemplos que demuestran claramente la existencia de cladogénesis paralela, o asociación por descendencia o linaje, entre parásitos de mamíferos y sus hospedadores. Por ejemplo, las relaciones entre nematodos del género *Enterobius* y los primates hospedadores, o entre *Geomydoecus* (Mallophaga) y los roedores de la familia Geomyidae. Así, la "regla de Fahrenholz" describe la coevolución de hospedadores y parásitos de forma que origina clasificaciones de los grupos parásitos que reflejan, y se corresponden directamente, con la clasificación del grupo hospedador. Bajo esta hipótesis, el origen de nuevas asociaciones parásito-hospedador ocurre sólo a partir de la divergencia de los hospedadores en especies hermanas. Una hipótesis alternativa a ésta es la de "rastreo de recursos" o "colonización", según la cual el grupo de hospedadores se diversifica totalmente antes de ser "colonizado" por los parásitos. En cualquier caso, es evidente que la cladogénesis paralela no necesariamente implica coevolución, y mucho menos demuestra un papel central de la interacción.

Los dos casos con mayor probabilidad de ser atribuibles a este modo de coevolución son las especies de *Ficus* (Moraceae) y sus polinizadores de la familia Agaonidae (Hymenoptera) y las especies de *Yucca* (Agavaceae), polinizadas por mariposas del género *Tegeticula*. Estas interacciones son excepcionales porque 1) se trata de relaciones en las que una especie (polinizador) tiene un control directo sobre la polinización de la planta; 2) en estos casos la interacción se generó a partir de una relación de parasitismo.

Coevolución de proceso mixto.

Se trata de evolución recíproca en especies que interaccionan en las cuales la adaptación de una población de una de las especies a una población de la otra especie resulta en aislamiento reproductor de la segunda especie. El tipo de interacción que con mayor probabilidad genera coevolución de proceso mixto es aquella en la que: 1) un parásito o mutualista que interacciona con una población del hospedador es incapaz de atacar o usar individuos de otras poblaciones del hospedador; 2) el parásito o mutualista tiene control sobre la reproducción del hospedador o influye en la viabilidad de su prole. Este control puede darse si el mutualista es directamente responsable de la transferencia de gametos del hospedador (polinizadores); si alguna población del hospedador (pero no otras) requiere un tipo de mutualista simbiote que la madre pasa a las crías; o si un tipo de comensal que la madre traspa es altamente virulento o causa disrupción gamética o celular en otras poblaciones del hospedador. Los ejemplos más frecuentes de este tipo de coevolución de proceso mixto se encuentran entre insectos y microorganismos (rickettsias, micoplasmas).

Teoría del mosaico geográfico de coevolución.

La teoría del mosaico geográfico de coevolución ha sido propuesta recientemente por Thompson (1995) para tratar de resolver algunas de las limitaciones expuestas anteriormente. Además, la teoría intenta proponer una serie de hipótesis sobre el proceso coevolutivo que sean falsables, es decir, que puedan someterse a verificación. Por otro lado se propone como una alternativa a conceptos intelectualmente “estériles” como “coevolución difusa”, etc.

El mosaico geográfico de coevolución describe el proceso coevolutivo en los siguientes términos:

1. El resultado de las interacciones a menudo difiere entre poblaciones de las especies que interaccionan. Esto es debido principalmente a variaciones locales en el ambiente abiótico, en la estructura demográfica y genética y en el contexto de la comunidad ecológica donde se desarrolla la interacción.
2. Como consecuencia de estas variaciones de resultado, una interacción puede coevolucionar en algunas poblaciones; en otras, puede afectar sólo a una de las especies participantes o no tener ningún efecto. Otras poblaciones pueden también caer fuera del área geográfica de la otra especie con que interaccionan.
3. Además, las poblaciones locales difieren en cuanto a su grado de especialización en una interacción particular.
4. Estas diferencias entre-poblaciones en el resultado de la interacción crean un mosaico geográfico en la interacción, que es el material básico para la dinámica de la coevolución. Aunque haya poblaciones con especializaciones locales, el mosaico crea la posibilidad de que el patrón evolutivo resultante para una especie sea un proceso de coevolución con varias especies simultáneamente.
5. El mosaico geográfico se reajusta continuamente debido a los efectos combinados del flujo genético entre poblaciones y de la extinción de algunas de ellas o de “demes” como consecuencia de la interacción. La variación en los caracteres que ha evolucionado en ciertas poblaciones locales puede “dirigir” el proceso de coevolución mientras que otras pueden contribuir poco o nada a esta dinámica.
6. El curso final del proceso coevolutivo entre especies es dirigido en última instancia por el siempre variante “mosaico geográfico de la interacción.

Limitaciones a la coevolución

Como proceso evolutivo que es, las posibilidades de coevolución se ven limitadas por 1) la intensidad de selección; 2) la variabilidad genética de los caracteres; 3) las restricciones y limitaciones ecológicas que reducen la intensidad de selección. Exactamente estas mismas limitaciones se dan en cualquier proceso de evolución por selección natural. En

las interacciones planta/animal se presentan limitantes adicionales por la complejidad intrínseca de que las presiones selectivas han de generarse a partir de la propia interacción.

Intensidad de selección.

Un marco teórico adecuado para abordar un análisis explícitamente evolutivo de los rasgos que median en la interacción de frugívoros y plantas proviene de la genética de los caracteres cuantitativos. El potencial de respuesta a la selección (en este caso, la efectuada por los frugívoros como resultado de la interacción) sería:

$$R = h^2 S \quad [1]$$

en que: R es la respuesta a la selección, h^2 es la heredabilidad del carácter (el cociente entre la varianza genética aditiva, s_A^2 , y la varianza fenotípica, s_p^2) y S , el diferencial de selección (Falconer 1981). La expresión [1] puede generalizarse para que podamos efectuar comparaciones entre sistemas diferentes (especies) o entre poblaciones. Dado que S puede expresarse en relación a la variabilidad fenotípica del carácter, s_p , indicando entonces la intensidad de selección, $i = S/s_p$, es posible expresar R como:

$$R = i h^2 s_p \quad [2]$$

Los efectos que producen respuesta evolutiva de un carácter (intensidad de selección, heredabilidad, y variabilidad fenotípica; [2]) muestran generalmente fuertes limitaciones tales como carga filogenética (limitaciones del fenotipo debidas al ancestro común- plesiomorfía), baja varianza genética aditiva y variabilidad de las presiones selectivas. Aunque el efecto de estas restricciones es ampliamente reconocido, rara vez se ha intentado su cuantificación y evaluación. Existe la posibilidad de estimar tanto i como s_A y s_p en estudios de campo, pero son muy escasos los trabajos que han abordado su estudio en interacciones coevolutivas (p. ej., planta-frugívoros y planta-polinizador).

Variabilidad y limitaciones filogenéticas.

La existencia de características fenotípicas aproximadamente invariantes en el registro fósil o muy similares entre especies emparentadas filogenéticamente induce a preguntarse si muchas de las características observables en los caracteres fenotípicos pueden en sentido estricto interpretarse como adaptaciones. Como cabría esperar, la adscripción taxonómica de una especie determina en gran medida su morfología. Ello sugiere que hay una fuerte componente filogenética en la variabilidad fenotípica, lo cual probablemente limita las posibilidades de coevolución. La estima de esta "componente filogenética" es un problema actual en biología evolutiva, ya que constituye una limitación importante en la

evolución de adaptaciones. Uno de los métodos más potentes para poner en evidencia la existencia de adaptaciones es el método comparativo. El inconveniente es que las especies no son entidades ni estadísticamente ni biológicamente independientes. El método más potente en la actualidad para verificar la asociación o correlación evolutiva entre dos variables medidas en un conjunto de especies se basa en la utilización de una filogenia establecida para construir contrastes independientes entre los nodos derivados de un mismo ancestro, ya que son los que mejor indican una variación “adaptativa”, a partir de un ancestro común.

Heredabilidad

Heredabilidad (h^2) es el cociente entre la varianza aditiva genética y la varianza fenotípica total. Cuanto mayor es la varianza genética aditiva mayor y más rápida es la respuesta a selección. Aunque podemos estar en presencia de selección natural intensa pero con escasa heredabilidad en el caso de rasgos sujetos a selección estabilizadora. Si la heredabilidad es baja o nula puede existir selección, pero ésta no repercute en cambio evolutivo.

Ejemplos

Definida en forma amplia, la coevolución abarca gran parte de la evolución y escasamente puede reclamar un apartado propio como disciplina de estudio. Sin embargo la coevolución es un área de contacto entre la evolución y la ecología; esto es, ecología evolutiva.

Para mi gusto los mejores estudios sobre coevolución son aquéllos que abordan este tema desde una perspectiva explícitamente evolutiva. Esto es, los que plantean su estudio como un problema evolutivo. Un aspecto central en estos trabajos es el de tratar de comprender la naturaleza adaptativa de los caracteres que “median” en las interacciones entre especies. La mejor manera de abordar estos problemas es con estudios de selección natural, especialmente en poblaciones silvestres. Para ello, el instrumento básico es usar técnicas de estudio de selección fenotípica y complementarlas con análisis de variabilidad genética. Desde este punto de vista, el problema central a abordar es el potencial de respuesta evolutiva de los caracteres que estudiamos como mediadores en las interacciones.

Las siguientes referencias selectas ilustran este tipo de aproximación en el caso particular de coevolución de las interacciones planta-animal.

BIBLIOGRAFIA (Véanse las listas adjuntas complementarias).

• Selección fenotípica. Teoría.

-Endler, J.A. 1986. *Natural selection in the wild*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

-Lande, R. and S.J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210-1226.

-Schlichting, C.D. y M. Pigliucci. 1998. *Phenotypic evolution: a reaction norm perspective*. Sinauer, Sunderland, MA.

Considero estos tres trabajos, en especial los libros de Endler y Schlichting y Pigliucci, básicos para un planteamiento explícito en términos evolutivos. Describen los aspectos analíticos y la filosofía subyacente a los estudios de selección fenotípica sobre caracteres cuantitativos, en especial en poblaciones silvestres.

• Selección fenotípica. Aplicaciones.

-Campbell, D.R. 1991. *American Naturalist* 137: 713-737.

-Campbell, D.R., N.M. Waser and M.V. Price. 1996. *Ecology* 77: 1463-1472.

Las dos referencias anteriores utilizan métodos muy similares a los planteados aquí y son pioneras en estudios de selección fenotípica sobre caracteres florales.

-Jordano, P. 1995. *Ecology* 76: 2627-2639.

Estudio sobre selección fenotípica por animales frugívoros. Los dos puntos claves son: 1) consecuencias directas de la interacción con animales frugívoros sobre la variación en *fitness* en poblaciones naturales; 2) estimas de campo de la intensidad de selección fenotípica (diferenciales y gradientes de selección) sobre caracteres cuantitativos de los frutos.

-Mitchell, R.J. 1993. Págs. 211-231 en S.M. Scheiner and J. Gurevitch, eds. *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, USA.

Describe los métodos de análisis (*path analysis* y ecuaciones estructurales).

- Heredabilidad y componentes de variación en caracteres fenotípicos.

-Falconer, D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman, London, UK.

-Lynch, M. y B. Walsh. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer, Sunderland, MA.

-Shaw, R.G. y N.M. Waser. 1994. *American Naturalist* 143: 617-635.

Describen los métodos básicos para el estudio de genética de caracteres cuantitativos (Falconer, Lynch y Walsh) y su aplicación a investigaciones sobre heredabilidad y efectos maternos en plantas (Shaw y Waser).

- Análisis comparativo en ecología.

-Felsenstein, J. 1985. *American Naturalist* 125: 1-15.

-Garland Jr., T., P.H. Harvey and A.R. Ives. 1992. *Systematic Biology* 41: 18-32.

Descripción de los métodos y filosofía de estudio en análisis comparativo.

-Jordano, P. 1995. *American Naturalist* 145: 163-191.

Análisis comparativos de la interacción plantas/frugívoros realizados por nuestro equipo.