

Mecanismos y estrategias de coevolución en plantas: un breve análisis de la coevolución planta–insecto

Mechanisms and strategies in plant coevolution: a brief analysis of plant–insect coevolution

Francisco Fontúrbel R.¹ & Carlos Molina A.²

¹: Unidad de Post–grado, Universidad Loyola (La Paz, Bolivia), fonturbel@mbotanica.zzn.com

²: Unidad de Limnología, Universidad Mayor de San Andrés (La Paz, Bolivia), camoar6088@hotmail.com

Resumen

La coevolución es un proceso de selección natural recíproca y dependiente de la frecuencia entre dos o más especies, sin que exista intercambio de material genético entre ellas. La validez de este concepto ha sido ampliamente discutida por las diferentes corrientes científicas, pero existen numerosas evidencias que lo respaldan. Se revisan las diferentes posibilidades de interacción coevolutiva de las plantas con otro tipo de organismos, y se analiza a profundidad el caso particular de la coevolución planta–insecto, especialmente en el aspecto de la polinización. También se discute la relación de la genética y la ecología en el proceso coevolutivo, y se plantea un modelo causa–efecto para explicar esta relación.

Palabras clave: Coevolución, interacción ecológica, selección natural, frecuencia génica.

Abstract

Coevolution is a reciprocal frequency–dependent natural selection process between two or more species, without genetic information exchange between them. The concept acceptance was widely discussed by different scientific tendencies, but today we have many evidences that support it. We review the different possibilities of coevolutive interaction between plants and other kind of organisms, and we deeply analyze plant–insect coevolution matter, especially the pollination process. Also we discuss the relationship between genetic and ecology processes in coevolution, and a cause–effect model is proposed to explain them.

Key words: Coevolution, ecologic interaction, natural selection, gene frequency.

Introducción

De acuerdo con Odum (1995) el proceso de coevolución se define como la selección natural recíproca entre dos o más grupos de organismos, con estrechas relaciones ecológicas pero sin intercambio de información genética entre ellos. Smith & Smith (2001) amplían un poco esta definición, planteando que coevolución es “la evolución conjunta de dos o más especies que no se cruzan entre sí pero que poseen una estrecha relación ecológica, a través de presiones de selección recíprocas, la evolución de la una de las especies que forman esta relación es parcialmente dependiente de la evolución de la otra”. Existen autores que apoyan la existencia de este proceso (como por ejemplo Ehrlich & Raven 1965, Roughgarden 1983, Thompson 1994) y respaldan las bases genéticas del mismo (Slatkin 1983, Thompson 1994), mientras que autores como Jolivet (1992) ponen en duda un proceso de tales características.

Actualmente todavía existe mucha discusión sobre este concepto y su aplicabilidad en la naturaleza (Fontúrbel & Mondaca 2000), y esta teoría se han tratado varios niveles, desde los virus (Achá 2001) hasta los organismos eucariotas más complejos, como artrópodos y angiospermas (Feisinger 1983). Esta discusión todavía va a seguir mientras no se tenga claro el trasfondo genético de este tema (Fontúrbel et al. En preparación), ya que las implicancias ecológicas dentro los procesos coevolutivos muchas veces son confusas y dan lugar a subjetividades de interpretación.

Si bien en muchos casos es evidente que existe una interacción entre dos o más organismos (Paré & Tumlinson 1999, Simonet et al. 1999, Ashen & Goff 2000, Percy 2000, Pfunder & Roy 2000), en otros las evidencias experimentales muestran que no existe una asociación verdadera entre dos fenómenos observados (Brewer 1999, Leger 2000, Weiblen 2000), sino que lo observado corresponde a fenómenos aleatorios inespecíficos. Sea cual sea la posición que se adopte, es innegable que existe algún tipo de interacción de selección recíproca entre los organismos, sea que éste se denomine o no coevolución (tomando en cuenta lo que implica el concepto *evolución*)

En esta revisión se da un panorama general de las posibilidades de interacción que tienen las plantas con otros organismos vivos en términos de coevolución, analizando las causas y las consecuencias de dichas relaciones, tomando como principal modelo a la coevolución entre plantas e insectos, puesto que éste es el caso más conocido y mejor estudiado.

La coevolución en plantas: ¿qué posibilidad de interacción existe con otros organismos?

Bajo la definición de coevolución como un proceso de selección recíproco entre dos o más poblaciones, la posibilidad de interacción de las plantas con otros organismos es muy amplia. Naturalmente las plantas se relacionan con otros organismos en diferentes procesos de interacción ecológica, como ser el

mutualismo, la simbiosis, la depredación, el parasitismo y la herbivoría. La cantidad de interacciones existentes entre las plantas y otros organismos es tan extensa que no se la incluye en la presente revisión porque escapa de los alcances y los objetivos del mismo.

Coevolución entre plantas. La coevolución entre plantas es un campo todavía poco estudiado, puesto que las relaciones de este tipo entre plantas son poco frecuentes. Sin embargo, existen casos en los cuales una planta hace de hospedero y la otra de huésped, como por ejemplo la familia Araceae, que presenta algunas especies epifitas que crecen sobre árboles, o el caso la familia Loranthaceae, que reúne especies típicamente parásitas de otras plantas, las cuales poseen raíces que penetran los tejidos de otra planta (normalmente un árbol) hasta llegar a los tejidos vasculares, donde se alimentan del floema del hospedero.

Un caso bien estudiado, es el que describe Weiblen (2000) acerca del género *Ficus* y otras moráceas estrechamente relacionadas. Si bien para este caso se estudió la asociación de las diferentes especies en relación a sus polinizadores y los parásitos, también se vio –por la filogenia parafilética del grupo– que géneros relacionados de la familia Moraceae coevolucionaron a morfologías florales muy particulares que, en algunos casos, les permiten relacionarse por medio de los vectores, y en otros, evitar la competencia. Este tipo de procesos se reconocen por una asociación taxonómica muy particular, la cual puede ser de ayuda para comprender la dinámica de la especiación dentro de los términos de la coevolución.

Coevolución entre plantas y bacterias. El caso más conocido de coevolución entre plantas y bacterias es la asociación a bacterias fijadoras de nitrógeno del género *Rhizobium*. Aguilar y colaboradores (1998) hacen un análisis sobre la asociación existente entre los porotos silvestres (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae) y *Rhizobium etli* mediante la aplicación de técnicas moleculares, para distinguir similitudes y diferencias a nivel de genes. Para este caso se empleó la técnica de la amplificación del gen del 16S rRNA, que reveló una fuerte relación a nivel de cladogramas y corridas electroforéticas de las proteínas de los individuos, sin embargo, estos resultados son todavía cuestionables ya que un patrón de proteínas y una relación de cladograma en base a las secuencias de 16S rRNA no es una prueba contundente de un proceso coevolutivo, pero si de una estrecha relación entre las especies.

Un caso curioso, es el descrito por Ashen & Goff (2000), en el que se muestra evidencia experimental de una relación coevolutiva entre un alga y una bacteria. Este es quizá el caso de coevolución más simple que se conoce. Al parecer no existe un beneficio de esta interacción, pero las pruebas de asociación realizadas muestran que las rodófitas del género *Prionitis* forman agallas con *Roseobacter* (una división de las Proteobacterias). Esto muestra que un proceso coevolutivo puede darse a todo nivel, y que no es exclusivo de las plantas más complejas, dado que la selección recíproca y dependiente de la frecuencia puede afectar a cualquier tipo de organismo. En este caso, sin embargo, no es posible descartar por la

posibilidad de que exista una transferencia horizontal de genes ya que este es un proceso natural en las bacterias, y puede o no tener influencia en el proceso coevolutivo.

Coevolución entre plantas y hongos. Este es un caso bastante estudiado por su relevancia en los procesos ecológicos, las características tan particulares de este proceso han atraído la atención de muchos investigadores, ya que algunas poseen importancia para las actividades agrícolas, y por ello se han dilucidado diferentes formas de relación coevolutiva entre plantas y hongos.

Ball y colaboradores (1995), estudiaron la relación mutualista existente entre el pasto de pradera (*Lolium perenne*, Poaceae) y el hongo *Acremonium lolii*. Estos dos organismos han llegado a un nivel de interacción, en el que una especie depende de la otra, el pasto alberga al hongo como un endófito y el hongo le provee de metabolitos que regulan su crecimiento. Este fenómeno se evidenció haciendo un seguimiento de la cantidad de *Acremonium lolii* en las praderas de Nueva Zelanda en los diferentes meses del año, correlacionando este parámetro con la cantidad de pasto. Se vio que cuando la cantidad del hongo se reduce en los meses de invierno (de junio a septiembre, con especial magnitud en agosto), la cantidad de pastos se reduce también, y cuando la cantidad de hongos vuelve a aumentar en la primavera se da un rebrote de los pastos. Esta asociación se da fuertemente a nivel bioquímico, los pastos dependen de tal manera del hongo, que no se pueden desarrollar sin los alcaloides que éstos secretan, ya que éstas sustancias son catabolitos importantes de sus vías metabólicas, y el hongo no puede vivir sin el soporte físico y la humedad que encuentra dentro los tejidos del pasto.

Entre otros casos, se pueden observar los estudios realizados por Simonet y colaboradores (1999). En estos estudios se vio el diferente grado de coevolución encontrado en las poblaciones de género *Frankia* –capaz de fijar nitrógeno– en plantas de la familia Casuarinaceae, de Australia. Los investigadores llegaron a dilucidar las formaciones nodulares del actinomiceto *Frankia*, mediante análisis genéticos PCR/RFLP. En el análisis por comparación de secuencias de 16S rRNA del gen *nifD*–*nifK*, se encontraron siete tipos de grados de relaciones simbióticas entre las raíces y las formaciones nodulares colectadas de los géneros específicos de *Casuarina* y *Allocasurina*, en este tipo de análisis se compararon las diferentes muestras colectas en distintas parte de mundo: en Asia, África, Norte y Sudamérica. Este tipo de nodulaciones no poseen una estricta relación simbiótica con el género *Frankia*, representando un aislamiento y habilidad de sobrevivencia independiente, hablando estrictamente del género *Casuarina*, concluyendo que *Frankia*, posee una especificidad de tipo saprofito con relación al medio.

También se observaron situaciones en las cuales no existe una especificidad de huésped, y se da una coevolución difusa (Fontúrbel & Mondaca 2000), en las que un organismo puede presentar una coevolución con un rango más amplio de organismos relacionados. Este es el caso del hongo *Aspergillus flavus*, para el cual podría decirse que existe una coevolución parcial, ya que si bien el hongo es

inespecífico para el hospedero, produce respuestas selectivas, específicas y dirigidas hacia y del hospedero con el que esté relacionado (Leger et al. 2000), como por ejemplo el caso del hongo *Uromyces pisi*, que interacciona de manera específica con dos especies de plantas (una euforbiácea y una fabácea) además del polinizador de las mismas (Pfunder & Roy 2000), este caso particular se analizará a detalle más adelante.

Coevolución entre plantas e insectos. Este es el caso mejor estudiado de coevolución, y desde hace muchos años ha sido llamativo para los científicos. El caso de la respuesta de las plantas frente a los insectos herbívoros, se ha estudiado ampliamente en relación a las defensas químicas (Paré & Tumlinson 1999). Las interacciones de ataque y resistencia entre plantas e insectos implican una serie de condiciones que determinan el destino final de la coevolución, que en muchos de los casos, resulta en una estrategia mutualista de polinización a cambio de una recompensa alimenticia (Feisinger 1983, Fontúrbel & Mondaca 2000).

Los detalles de este tipo de interacción de las plantas, por su importancia y la cantidad de información disponible, se verán a detalle en la próxima sección.

Coevolución planta–insecto para la polinización: el caso mejor conocido

La coevolución entre plantas e insectos es la interacción coevolutiva que más se ha estudiado, y sobre la que más trabajos se han publicado, principalmente desde un punto de vista ecológico (Futuyma 1983). La interacción entre plantas e insectos es muy antigua, inclusive desde antes que aparecieran las flores verdaderas que se conocen hoy en día. Jolivet (1992) plantea que las flores tal como se conocen ahora surgieron por la presión de la interacción con diversos grupos de insectos que se dirigían a grupos foliares –dispuestos a manera de flores– donde se dieron las primeras asociaciones químicas específicas. Incluso esta asociación tan estrecha podría ser la responsable de la aparición de las flores verdaderas en las angiospermas (Fontúrbel 2002).

Aparte de Jolivet (1992), otros autores como Feisinger (1975) y Roughgarden (1975) trataron este tema desde un punto de vista más ecológico–fenotípico (para un resumen de estos trabajos, revisar Fontúrbel & Mondaca 2000), que si bien no dilucidaron las bases genéticas de los procesos descritos, hicieron varias consideraciones ecológicas necesarias para comprender los mecanismos genéticos involucrados en la coevolución entre plantas e insectos. Estas consideraciones, tratan de tomar en cuenta al mutualismo como la principal interacción ecológica entre plantas e insectos, al respecto Feisinger (1975) plantea que existe un conflicto entre los conceptos de mutualismo y coevolución, ya que los procesos coevolutivos están basados en una respuesta bilateral (suponiendo que hay dos partes intervinientes, quedando extrapolable el concepto al número de especies involucradas) en las que las partes ejercen presión de selección unas a otras, entonces, si existe una presión tal que produce selección: ¿dónde

queda la mutua cooperación?. Roughgarden (1975) plantea una Estrategia Evolutivamente Estable la cual se da entre dos especies íntimamente relacionadas pero que no necesariamente están bajo un esquema de mutualismo, simbiosis, competencia, depredación o cualquier interacción ecológica definida, sino que la coevolución se da en un marco mucho más amplio de relación, donde los factores de competencia, depredación, parasitismo, etc., forman parte de la comunidad coevolutiva estable, donde la coespeciación se da por fuerzas de selección dependientes de la frecuencia en ciclos de aparición y extinción de especies (proceso dinámico).

Otra consideración ecológica importante, hecha de manera sutil por Darwin en 1859, y rescatada bajo diferentes puntos de vista por Feisinger (1975) y Jolivet (1992) es la relación de la especialización alimenticia y el cambio de dieta con la coevolución entre plantas e insectos. Thompson (1994) observó que la mayoría de los procesos coevolutivos de este tipo llevan a los insectos a la monofagia o la oligofagia, por otro lado, Jolivet (1992) plantea que la especialización alimenticia es un requisito para los insectos que intervienen en un proceso de coevolución. La posición que más se relaciona a la base genética de coevolución es la de Feisinger (1975), quien plantea que un proceso coevolutivo, implica además de la selección, procesos de mutación dirigida y un fenómeno de heterogeneidad espacial que da resultados parecidos a los de la deriva genética, los cuales desencadenan procesos de especialización tanto en las plantas como en los insectos. Desde el punto de vista genético, una mayor especialización puede representar la optimización del aprovechamiento del recurso para aumentar la eficacia biológica relativa, pero también incrementa la probabilidad de extinción.

Otras consideraciones ecológicas importantes las dan Dodson (1975) y Smith (1975). En este efecto, Dodson plantea que la relación ecológica existente entre orquídeas y abejas se debe a los mecanismos de adaptación de la planta y del polinizador con fines meramente reproductivos, este autor hace énfasis en el desarrollo de estrategias de pseudocopulación, pseudofragancia, pseudoterritorialismo y falsos néctares, como estrategias de la planta para atraer al insecto, y su vez los insectos también han desarrollado ciertos mecanismos para “robar” el néctar sin polinizar la flor (Loayza 1998), como perforar el cáliz. La teoría de Dodson, apoya bastante a la teoría bioquímica de la coevolución planteada por Feeny (1975) ya que los compuestos químicos producidos por las plantas condicionan el desarrollo y comportamiento de los insectos. En este caso se debe considerar seriamente el papel de la reproducción en el proceso coevolutivo, ya que es un factor fundamental, pero no el único que interviene en un proceso evolutivo de estas características.

De igual manera, Smith (1975) aborda un tema cercano a la polinización (el aspecto más fuerte en coevolución planta-insecto) que es la coevolución entre las plantas y los insectos para la dispersión de semillas. Smith plantea que el factor decisivo para este caso es la resistencia de las semillas, en función al endospermo y la cobertura de la semilla. Tanto Dodson como Smith fundamentan sus observaciones en un fenómeno de interacción ecológica con un interés determinado, que es la reproducción. Si bien

este interés en la reproducción se podría entender en términos de eficacia biológica desde el punto de vista genético, las bases moleculares y selectivas de este proceso llevan a pensar solamente en un “interés” tan directo como plantean los modelos ecológicos, y mas bien queda abierta la posibilidad de interacciones aleatorias, que por fenómenos de probabilidad estocástica, relacionaron de una u otra manera a plantas e insectos en procesos coevolutivos dirigidos a incrementar la eficiencia biológica de ambos por medio de una “colaboración” reproductiva.

Estudios más recientes como los reunidos por Paré & Tumlinson (1999) hablan de la existencia de sustancias a las que se denominó semioquímicos, que son aquellas sustancias químicas que resultan desagradables o tóxicas a los herbívoros y les producen una forma de estrés biótico, directo o indirecto (Fig. 1). El estrés biótico directo de los semioquímicos está relacionado con la repulsión o toxicidad que puedan ejercer sobre el insecto las sustancias exudadas, mientras que el estrés indirecto es el que se da por la atracción de los enemigos naturales de los herbívoros, por medio de estas sustancias. Estos semioquímicos son el factor de interacción con el cual Feeny (1975) fundamentó la teoría bioquímica de la coevolución.

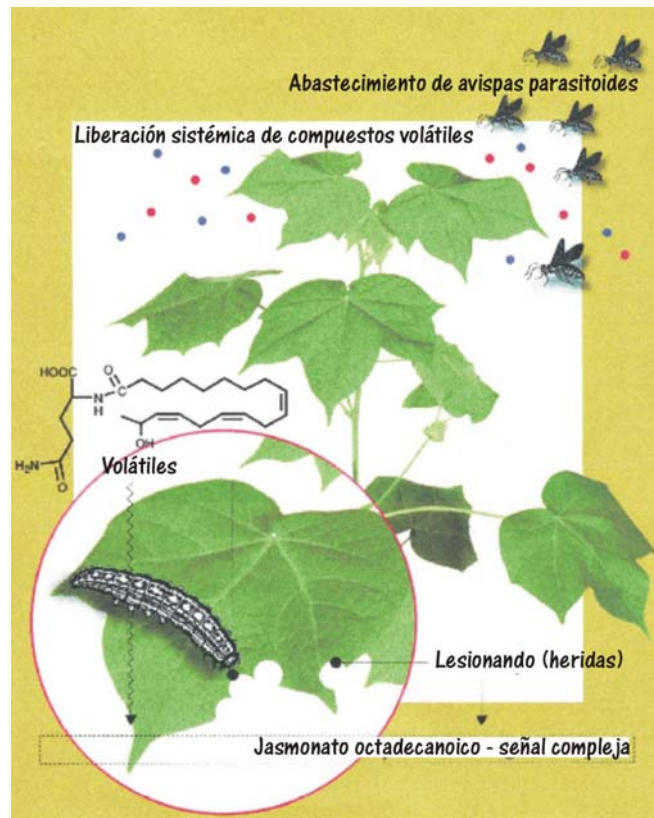


Fig. 1: Representación esquemática de la respuesta química de la plantas hacia los herbívoros (Adaptado de Paré & Tumlinson 1999).

Ahora bien, el proceso involucrado en la producción de semioquímicos es más complejo de lo que se pensaba, ya que estos químicos son productos metabólicos (ya sean de desecho o metabolitos secundarios) y tienen un cierto costo para la planta, a que implican la modificación de una o más vías metabólicas que tienen otras funciones originales, y es por ello que Paré & Tumlinson observan que las plantas sometidas a estrés de herbivoría, que dan una respuesta química de este tipo, presentan una notable reducción fenológica en la floración y la producción de semillas.

La aparición de insectos tolerantes a los químicos exudados por las hojas, ha llevado a algunas plantas a tomar otra estrategia, en la cual los químicos de estrés producidos son altamente volátiles y se dispersan por el aire, de este modo, el insecto no necesita tener contacto con la planta para verse afectado. En respuesta a estos mecanismos, algunos insectos como las avispas, han desarrollado estrategias de parasitismo e hiperparasitismo en las cuales los huevos de las avispas se desarrollan dentro de la planta –introducidos por un vector avispa– y son capaces de “aprender” el mecanismo de protección de la planta para evadirlo.

Dentro del estudio de la coevolución entre plantas e insectos, se ha definido la coevolución difusa, que es aquella en la cual intervienen más de un insecto para una misma planta. El ejemplo clásico de la coevolución difusa es *Nicotiana glauca* quien es polinizada por insectos y aves (Loayza 1998, Fontúrbel & Mondaca 2000). Existen otros casos más complejos (de los cuales se hablará a detalle más adelante, en la próxima sección) como el descrito por Sakai y colaboradores (1999) en los cuales las zingiberáceas han coevolucionado no con un insecto en particular sino con un gremio de insectos polinizadores en particular, y los gremios de insectos han interactuado de cierta manera entre ellos, desarrollando estrategias de forrajeo a diferentes horas del día para evitar competencia.

Las interacciones planta–insecto son un buen modelo de coevolución y coespeciación. Percy (2000) plantea que el fenómeno coevolutivo hace que la planta, en base a una presión de selección, cambie su morfología y metabolismo produciendo especialización en el insecto, y que además de las dos partes intervinientes, para que un proceso coevolutivo se lleve a cabo se debe tener una especificidad de hospedero (dentro de las barreras del “Islas químicamente defendidas” y los “intereses” ecológicos de las especies) y sobre todo se debe contar con un número mínimo de individuos de ambas poblaciones que permitan que se lleven a cabo los procesos ya descritos.

Esta última idea planteada por Percy (2000) da a pensar que la coevolución no es factible cuando una o ambas poblaciones son demasiado pequeñas, ya que no existe sustrato suficiente para generar los grados de variabilidad requeridos para la selección. La estructura genética y poblacional de ambas partes –pero en especial las del hospedero– son fundamentales, puesto que en la coevolución suelen estar presentes procesos de selección simpátrica y alopátrica.

El factor biogeográfico es una importante condicionante para la relación entre plantas e insectos. Siempre existe una potencialidad de interacción, pero muchas veces las condiciones del medio la impiden. Un ejemplo interesante de ello es lo que se encontró al estudiar –mediante técnicas moleculares y relación de cladogramas– la relación entre las legumbres y los psílicos de las Islas Canarias (España). En este caso, se sabe por evidencias de seguimiento molecular, que las legumbres y los psílicos originalmente no estaban juntos, sino que estaban separados en las diferentes islas del archipiélago Canario (Tenerife, La Palma, Gomera y El Hierro) y fueron numerosos procesos de colonización los cuales abrieron la posibilidad a la interacción que se da entre estos dos grupos (Percy 2000). La afinidad y la preferencia de hospedero existentes entre las legumbres y los psílicos, llevan a pensar que poco después del fenómeno de colonización, se fueron dando fenómenos estocásticos de relación, y las interacciones que se observan hoy en día son el resultado de las asociaciones que resultaron positivas y pudieron llevar a cabo un proceso coevolutivo (o al menos, algo similar).

Interacciones coevolutivas más complejas en plantas

Las interacciones entre plantas e insectos usualmente se relacionan a procesos de beneficio mutuo entre los cuales se ha incluido –con todas las objeciones discutidas anteriormente– respecto al mutualismo y la simbiosis. Sin embargo hay otros casos como el descrito por Weiblen (2000) en el cual la relación de parasitismo juega el papel de gatillo coevolutivo, no sólo en una especie, sino en un género de plantas: el género *Ficus* (Moraceae). Muchas especies de *Ficus* están asociadas a avispas (Hymenoptera: Agaonidae) que forman agallas dentro las inflorescencias del sicono (inflorescencia con forma de copa cerrada) de los árboles (Fig. 2).

Usualmente las agallas representan un perjuicio para las plantas, pero en este caso son una condicionante favorable de selección, las plantas que presentan las agallas florales con las avispas tienen mayor ventaja (en términos de polinización, y por lo tanto de eficacia biológica) sobre las que no las presentan, porque al eclosionar las avispas y salir de la inflorescencia se llevan el polen de las flores masculinas hacia las flores donde van a continuar su ciclo vital y reproducirse. Esto demuestra una vez más, que las interacciones ecológicas no condicionan el proceso coevolutivo sino que forman parte integral de él. Lo interesante del artículo de Weiblen (2000) es que este fenómeno se observó en varias especies de un mismo género y algunas otras de géneros relacionados, lo cual deja poco margen a discusiones que atribuyan esta relación a la casualidad o a un error del experimento.

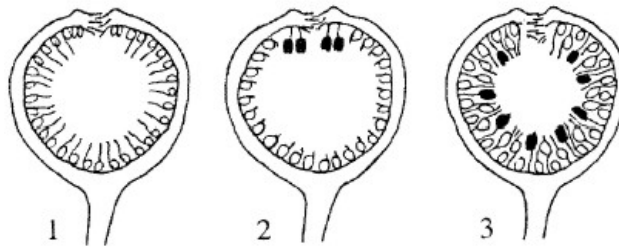


Fig. 2: Agallas de avispa en las inflorescencias de sicono de *Ficus* (tomado de Weiblen 2000).

Otro caso de coevolución grupal, es el que investigaron Sakai y colaboradores (1999) entre los jengibres Bornéanos y tres gremios de insectos polinizadores. En este caso la interacción específica planta–insecto como la conocemos no se dio entre dos especies sino entre dos grupos de especies con una fuerte asociación y un elevado grado de especificidad, por lo que en este caso no compete hablar de una coevolución difusa sino mas bien de una coevolución grupal, bajo el punto de vista que cada grupo actúa como un “superorganismo” que se relaciona con otro “superorganismo” en un proceso coevolutivo. En este caso el fenotipo principal de la asociación es la morfología floral.

La interacción planta–virus–insecto ha sido recientemente estudiada en términos de coevolución, y algunos de los resultados que se han obtenido son sorprendentes. Suzuki y colaboradores (1996) estudiaron un fitoreovirus que es capaz de infectar tanto las plantas de arroz como insectos de la especie *Spodoptera frugiperda*. En las plantas de arroz, el virus produce un síndrome de enanismo, que fue estudiado desde hace varios años (por lo que el virus se clasificó dentro de los reovirus de plantas) pero recientemente se vio que produce tumores cuando penetra a las células de los citados insectos. Los estudios realizados por Suzuki y colaboradores (1996) muestran que el virus posee secuencias tri y bicistrónicas, que son segmentos capaces de pasar de plantas a insectos. Los estudios genéticos al respecto sugieren una potencial coevolución por la conexión que existe entre los tres grupos, donde el virus que originalmente se hospedaba en una de las especies (presumiblemente la planta), desarrolló una estrategia “económica” al asociarse con el insecto –ya asociado a la planta. Las evidencias moleculares de este proceso son las proteínas comunes encontradas en las plantas, los insectos y los virus, sin embargo, las evidencias experimentales más fuertes al respecto fueron encontradas *in vitro*, mientras que los estudios *in vivo* son todavía confusos. En este caso, la interpretación del fenómeno como un proceso de coevolución presenta un fuerte sesgo de acuerdo a la orientación del investigador, ya que para otros especialistas, podría sugerir que se trata de un proceso viral común.

Otro ejemplo muy interesante de interacción planta–virus–insecto lo plantean Quattrocchio y colabores (1999), donde se vio una asociación entre el color de las flores de petunia y los polinizadores por medio del gen de la antocianina 2 (*an2*), responsable –por sus múltiples alelos– de la coloración de las flores.

Las flores son usualmente de color violeta, pero algunas especies las presentan variegadas o blancas por la inserción de un transposón (presumiblemente un retrotransposón) en el gen *an2*, el cual cuando está presente en la transcripción y la traducción da lugar a una mezcla de pigmentos, y cuando se escinde post-transcripcionalmente da lugar a flores blancas, similares a las que se dan por la inserción de una mutación sin sentido (non-sense) independiente a procesos mediados por virus, que se manifiesta como un alelo recesivo para el color de la flor (Fig. 3). Este caso muestra que la interacción del virus en el proceso coevolutivo puede darse a niveles genéticos más finos y específicos.

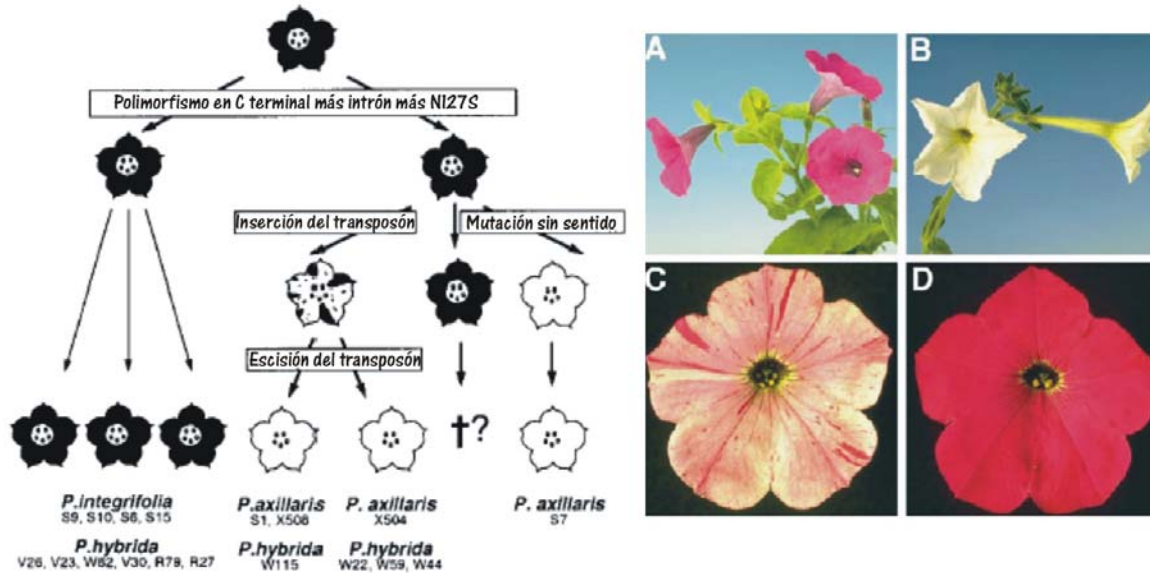


Fig. 3: Modelo resumen de los diferentes eventos de floración de las Petunias (basado en Quattrocchio et al. 1999). El esquema de la izquierda muestra el proceso genético. En las fotos de la derecha, A y D son el color normal, C el variegado y D la variante blanca causada por el transposón.

La coevolución es un proceso que usualmente se da entre dos poblaciones, pero que también puede darse entre más poblaciones, en esos casos se habla de una coevolución múltiple. Uno de los casos más llamativos de coevolución múltiple es el descrito por Pfunder & Roy (2000), en el cual se analiza la interacción planta-insecto mediada por la presencia de un hongo. A diferencia de los casos vistos para los virus, el hongo no es precisamente un mediador de coevolución, sino es un componente más de la red de interacciones existente. Se cree que inicialmente la planta *Euphorbia cyparissias* (Euphorbiaceae) ha coevolucionado con su polinizador bajo un modelo simple como los que se trataron anteriormente. El hongo *Uromyces pisi* ha conseguido coevolucionar primero con la planta hospedera *Euphorbia cyparissias* en una relación bastante particular, en la que el hongo infecta la planta y produce cambios morfológicos importantes: el hongo hace que la planta cambie la morfología de algunas de las hojas para producir lo que Pfunder & Roy denominan pseudoflores, que son estructuras foliares muy similares en morfología, color y olor a las flores verdaderas de la planta.

La estrategia del hongo en este caso es la siguiente: induce la formación de estas pseudoflores y se sitúa en medio de ellas, incluso produce una sustancia muy similar al néctar de la planta, para atraer a los insectos polinizadores, los cuales hacen su “recorrido normal” dentro de la flor falsa tal como si fuera una flor verdadera y se llevan en sus patas las hifas del hongo a otra planta, tal como en la polinización.

Esta interacción del hongo y los insectos por medio de las pseudoflores tiene dos condicionantes, la primera, las pseudoflores producen competencia con las flores verdaderas, pero tienen una ventaja selectiva menor que éstas últimas, quizá por tratarse de un proceso coevolutivo que no ha llegado a un clímax de estabilidad, o –lo más probable– para permitir que siga el proceso natural de polinización de la planta hospedera y de esta manera perpetuar la población de *Euphorbia cyparissias* por la cercanía de relación que tiene con ella, pero sin dejar de dispersarse. La segunda condicionante importante de este proceso, es que el hongo requiere pasar una corta parte de su ciclo vital en otra planta, una fabácea, así que el insecto con el que se relaciona por medio de las pseudoflores además está relacionado con estas plantas, y el forrajeo entre las dos especies hace que el hongo pueda completar su ciclo vital y reproducirse, aunque puede también en el tiempo (Fig. 4).

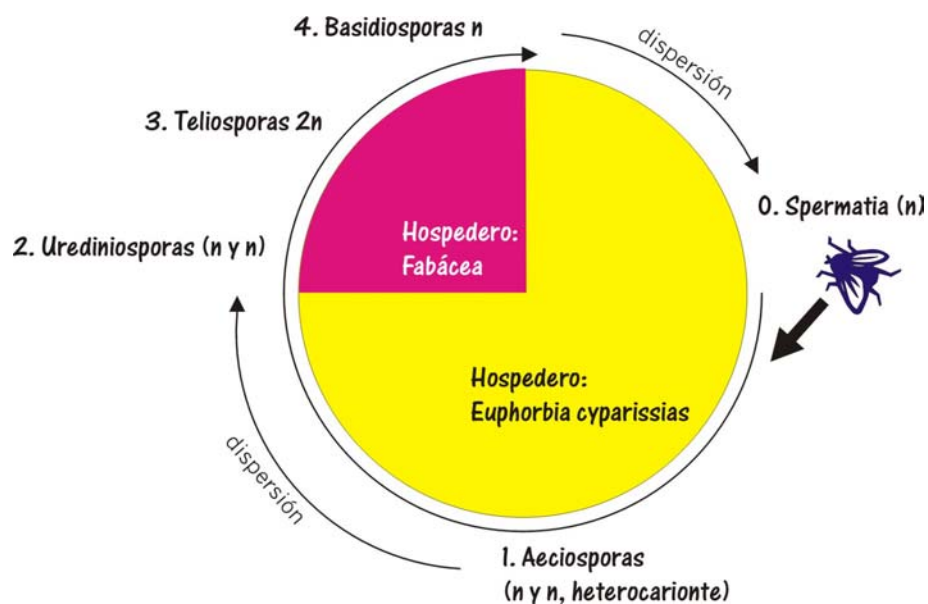


Fig. 4: Ciclo vital típico de *Uromyces pisi* (redibujado a partir de Pfunder & Roy 2000).

Este estudio muestra la magnitud de complejidad e interdependencia que puede existir en una coevolución, donde un conjunto de interacciones específicas para las plantas y los insectos puede ser útil para un hongo como *Uromyces pisi*.

Consideraciones ecológicas relacionadas a la genética de la coevolución

Muchas veces el enfoque ecológico que se le da a la coevolución deja de lado al aspecto genético, sin embargo, cuando se considera el aspecto genético (Fontúrbel et al. en preparación) no es posible dejar de lado a la ecología, puesto que son dos cosas íntimamente relacionadas en la coevolución y en ningún caso deberían analizarse por separado. Jolivet (1992) considera netamente el aspecto ecológico de la coevolución entre plantas e insectos, y sostiene que son los insectos los que juegan un papel protagónico en este proceso y que son ellos los que inducen a las plantas a coevolucionar, dejando el papel de la planta en un segundo plano. Viendo este postulado desde el punto de vista de la genética resulta ilógico pensar algo así, ya que en un proceso de selección recíproca y mutua presión, ambas partes deben aportar una influencia a la otra de manera equitativa, por lo que en coevolución no puede hablarse de un componente dominante y un componente dominado.

Otro problema en el que se cae al considerar exclusivamente el proceso ecológico en la relación coevolutiva, es la tendencia a pensar en términos de evolución lamarkiana, pensando que tanto plantas como insectos u otros organismos involucrados en el proceso, mutan direccionalmente hacia una condición determinada. Esto se contradice cuando se ve el aspecto genético de la coevolución, proceso que queda implícito mas bien dentro de la teoría neodarwiniana, que es contraria en muchos aspectos a la de Lamark, ya que plantea una aleatoriedad de las interacciones basadas en una probabilidad de los sucesos, entonces, bajo este sentido, no es que plantas y animales van hacia un estado determinado, sino que éste se alcanza por la selección de los individuos que por azar mutan hacia un estado selectivamente favorable.

La visión ecológica de las poblaciones y las comunidades de cierta manera deja implícito que debe existir un patrón de interacciones entre los organismos. Esto no se cumple con la coevolución, ya que en algunos casos, como el que describe Brewer (1999), existe una asociación de competencia entre las plantas colonizadoras después de los incendios, las cuales presentan interacciones de ida y vuelta, pero no desarrollan una estrategia de coevolución teniendo las condiciones para ello, lo que lleva a pensar que la coevolución no es una vía obligada (estricta) cuando existen las condiciones pertinentes, sino es mas bien una opción que pueden seguir asociaciones de organismos, que por fenómenos estocásticos se ven relacionados mutuamente bajo una presión de selección recíproca.

Lo propuesto por Simonet y colaboradores (1999) y Leger (2000) lleva a pensar que la coevolución no es un proceso de todo o nada, sino que puede darse en varios grados de relación y especificidad, lo que es una prueba más que apoya a la visión de considerar a las interacciones ecológicas como parte del proceso coevolutivo y no como su piedra fundamental, ya que no necesariamente están relacionadas directamente con los procesos coevolutivos.

Finalmente, en base a lo expuesto por Paré & Tumlinson (1999) sobre las interacciones de defensa química, el corolario con todo lo anterior es un modelo genético–ecológico en el cual ambas situaciones son responsables de la coevolución en un marco de causa–efecto, donde un *efecto genético* (sea selección, mutación, recombinación, deriva, etc.) es el responsable de un fenotipo determinado, que va a dar una *expresión ecológica* que permite que se den todos los fenómenos de relación entre individuos, proceso en el cual están incluidas las diferentes interacciones ecológicas.

El modelo de causa–efecto, propuesto en este artículo, entre genética y ecología muestra que estas dos ramas, históricamente divorciadas, interaccionan con igual magnitud e importancia en la coevolución, pero a diferentes niveles de relación, dejando más claro el oscuro trasfondo de la coevolución.

Conclusiones

En base a los ejemplos revisados, las bases teóricas propuestas y el modelo de causa–efecto, corolario de este artículo, se determinó que la coevolución es un proceso genético–ecológico muy complejo y aleatorio, por el cual dos o más poblaciones se interrelacionan en base a una presión adaptativa de selección recíproca dependiente de la frecuencia.

Si bien el proceso de coevolución tiene varios requisitos previos a nivel genético, ecológico y biogeográfico que deben cumplirse para que éste se de naturalmente, se vio que no es un proceso obligatorio en la naturaleza, sino una opción que pueden seguir las especies relacionadas por fenómenos estocásticos y una compleja interacción ecológica, hacia un proceso de coespeciación y evolución coordinada.

La teoría bioquímica de la coevolución es uno de los apoyos más fuertes a la visión genética de este proceso, que de cierta manera explica el por qué de la interacción sin intercambio de material genético, en términos de interacciones químicas que condicionan cambios de morfología, química y comportamiento en la contraparte.

La mejor manera de entender a grandes rasgos el proceso coevolutivo, es considerar un modelo de causa–efecto entre la genética y la ecología, entendiendo el concepto global de este proceso que responde a la teoría neodarwiniana y se ajusta a los modelos ecológicos generales, de diferentes maneras.

Referencias

Achá, D. 2001. *Coevolución* del Virus de la Inmunodeficiencia Humana y Resistencia a Drogas Antiretrovirales. Documento inédito.

- Aguilar, M., M. V. López, P. Riccillo, R. González, M. Pagano, D. Grasso, A. Pühler & G. Favelukes. 1998. Prevalence of the *Rhizobium etli*-Like Allele in Genes Coding for 16S rRNA among the Indigenous Rhizobial Populations Found Associated with Wild Beans from the Southern Andes in Argentina. *Applied and Environmental Microbiology*, **64** (9): 3520–3524.
- Ashen, J. & L. Goff. 2000. Molecular and Ecological Evidence for Species Specificity and Coevolution in a group of Marine Algal–Bacterial Symbiosis. *Applied and Environmental Microbiology*, **66** (7): 3024–3030.
- Ball, O., R. Prestidge & M. Sprosen. 1995. Interrelationships between *Acremonium lolii*, Peramine and Lolitrem B in Perennial Ryegrass. *Applied and Environmental Microbiology*, **61** (4): 1527–1533.
- Brewer, S. 1999. Short-term effects of fire and competition on growth and plasticity of the yellow pitcher plant, *Sarracenia alata* (Sarraceniaceae). *American Journal of Botany*, **86** (9): 1264–1271.
- Darwin, C. 1859. El origen de las especies. Reedición Planeta Agostini (1992), Barcelona, pp 57–79.
- Dodson, C. 1975. Coevolution of Orchids and Bees. En *Coevolution of Animals and Plants*, Gilbert & Raven (eds.), University of Texas Press, USA, pp 91–99.
- Ehrlich, P. & P. Raven. 1965. Butterflies and plants: A study of Coevolution. *Evolution*, **18**: 586–608 (citado en Odum 1995).
- Feisinger, P. 1983. Coevolution and pollination. En Futuyama & Slatkin (eds.) *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 282–292.
- Feeny, P. 1975. Biochemical Coevolution between Plants and their Insect Herbivores. En *Coevolution of Animals and Plants*, Gilbert & Raven (eds.), University of Texas Press, USA, pp 3–15.
- Fontúrbel, F. & D. Mondaca. 2000. Coevolución insecto–planta en la Polinización. *Revista Estudiantil de Biología*, **1** (1): 18–27.
- Fontúrbel, F. 2002. Rol de la coevolución planta–insecto en la evolución de las flores cíclicas en la angiospermas. *Ciencia Abierta*, **17**, <http://cabierta.uchile.cl>.
- Fontúrbel, F., A. Dávila & C. Molina. En preparación. Mecanismos genéticos del proceso de coevolución.
- Futuyma, D. 1983. Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants. En Futuyama & Slatkin (eds.) *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 207–231.
- Jolivet, P. 1992. *Insects and plants: Parallel evolution and adaptations*. 2º edición, Sandhill Crane Press, Florida, pp 157–163.
- Leger, R., S. Screen & B. Shams–Pirzadeh. 2000. Lack of Host Specialization in *Aspergillus flavus*. *Applied and Environmental Microbiology*, **66** (1): 320–324.
- Loayza, A. 1998. Efecto de la temperatura y la humedad sobre la producción de néctar por *Nicotiana glauca* (Solanaceae) y su influencia sobre las horas de forrajeo de los visitantes florales. Tesis de Grado para optar al Título de Licenciatura en Biología-UMSA, La Paz, 10–13, 35–36, 54.
- Odum, E. 1995. *Ecología: Peligra la vida*. Editorial Interamericana, México DF., p 192.
- Paré, P. & J. Tumlinson. 1999. Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. *Plant Physiology*, October, **121**: 325–331.

- Percy, D. 2000. Origins and host specificity of legume-feeding psyllids (Psylloidea, Hemiptera) in the Canary islands. University of Glasgow <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/~dpercy/psyllids.htm>
- Pfunder, M. & B. Roy. 2000. Pollinator-mediated interactions between a pathogenic fungus, *Uromyces pisi* (Pucciniaceae), and its host plant, *Euphorbia cyparissias* (Euphorbiaceae). *American Journal of Botany*, **87** (1): 48–55.
- Quattrocchio, F., J. Wing, K. Van Der Woude, E. Souer, N. De Vetten, J. Mol & R. Koes. 1999. Molecular Analysis of the anthocyanin2 Gene of *Petunia* and its Role in the Evolution of Flower color. *The Plant Cell*, **11**: 1433–1444.
- Roughgarden, J. 1983. The theory of Coevolution. En Futuyma & Slatkin (eds.) *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 33–64.
- Sakai, S., M. Kato & T. Inoue. 1999. Three pollinators guilds and variation in floral characteristics of Bornean Gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany*, **86** (5): 646–658.
- Slatkin, M. 1983. Genetic Background. En Futuyma & Slatkin (eds.) *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 14–32.
- Simonet, P., E. Navarro, C. Rouvier, P. Reddell, J. Zimpfer, Y. Dommergues, R. Bardin, P. Combarro, J. Hamelin, A. Domenach, F. Goubière, Y. Prin, J. Dawson & P. Normand. 1999. Coevolution between *Frankia* populations and host plants in the family Casuarinaceae and consequent patterns of global dispersal. *Environmental Microbiology*, **1** (6): 525–533.
- Smith, C. 1975. *The Coevolution of plants and seed predators*. En *Coevolution of Animals and Plants*, Gilbert & Raven (eds.), University of Texas Press, USA, pp 53–75.
- Smith, R. & T. Smith. 2001. *Ecología*. 4ª edición, Addison Wesley, Madrid, p 609.
- Suzuki, N., M. Sugawara, D. Nuss & Y. Matsuura. 1996. Polycistronic (Tri- or Bicistronic) Phytoreoviral Segments Translatable in both Plant and Insect Cells. *Journal of Virology*, **70** (11): 8155–8159.
- Thompson, J. 1994. *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, pp 203–218.
- Weiblen, G. 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. *American Journal of Botany*, **87** (9): 1342–1357.

Agradecimientos

A la Dra. Mónica Moraes por facilitarnos libros con información de base para respaldar este trabajo.