

INSECTOS HERBIVOROS: UN MODELO DE COEVOLUCION

Domingo J. Iglesias Fuente¹

¹ Departamento de Ecología; Facultad de Ciencias Biológicas; Universidad de Valencia.
c/ Dr.Moliner, 50; 46100 Burjassot (VALENCIA).

A medida que las especies se suceden a lo largo del tiempo, las interacciones entre ellas modifican el proceso evolutivo. En la Naturaleza es común observar la existencia de interacciones entre organismos para constituir sistemas tales como los sistemas predador-presa o planta-herbívoro, por ejemplo. En muchas de esas relaciones interespecificas los cambios evolutivos operan muy lentamente y son difíciles de detectar, si bien existen casos en los que tales cambios pueden sucederse muy rápidamente. El estudio de estas interacciones entre especies es crucial para entender la evolución de la vida.

Pues bien, el proceso por el cual evolucionan las relaciones entre especies puede generar un proceso de cambio evolutivo recíproco. En un determinado contexto ecológico, las especies interactúan entre sí fundamentalmente en relación a aquellos rasgos que les suponen mayor ventaja adaptativa. Sólo cuando esa interacción adquiere un nivel evolutivo podemos hablar de *coevolución*. Existe coevolución cuando un determinado carácter en una especie evoluciona en respuesta a otro carácter de otra especie. Se trata de un concepto de gran utilidad, pues alude a la evolución recíproca entre especies distintas: coevolución es la evolución interdependiente de especies que interactúan ecológicamente. Las interacciones pueden ser antagonísticas (consumidor-recurso) o bien cooperativas (mutualismo). Las variaciones que se producen en ciertas especies generan respuestas adaptativas en el resto y viceversa, pues cada una de esas especies es un componente importante en el medio ambiente en el que se desarrollan las demás.

Hablar de coevolución implica la producción de toda una serie de variaciones genéticas que van a ser transmitidas de generación en generación: la coevolución genera una variación heredable en los caracteres de las especies que interaccionan. Ciertos cambios en las poblaciones de organismos son el resultado de cambios en las propiedades genéticas de los componentes de una población como consecuencia de procesos coevolutivos (THOMPSON et al., 1990; VIA, 1990). Los sistemas planta-patógeno, tales como hongos en cultivos, proporcionan modelos genéticos de este tipo: los genes que incrementan la virulencia del hongo seleccionan genes para la resistencia en las plantas, conduciendo a un ciclo continuo de cambio evolutivo.

El concepto de coevolución originalmente se desarrolló acerca de la evolución de las defensas que

las plantas desarrollan frente a los herbívoros, y en base a las respuestas de tales herbívoros encaminadas a superar esas defensas. Todos conocemos ejemplos típicos de coevolución: es el caso del predador y su presa, del parásito y su hospedador, de la planta y los herbívoros que de ella se alimentan o de las relaciones competitivas entre especies. Está referido, por tanto, a un proceso de selección mutua y de respuesta adaptativa dentro de un conjunto de especies que va configurando nuevos rasgos para el sistema. Los ejemplos más claros de las consecuencias de un proceso coevolutivo vienen dadas por parte de especies mutualistas (HUXLEY, 1978; HEITHAUS et al., 1980; KEELER, 1981; BOUCHER et al., 1982; CARROLL & LOYE, 1987). Quizá el caso más conocido es el de las hormigas y las acacias de Centro América estudiadas por Janzen (véase JANZEN, 1985): *Pseudomyrmex ferruginea* mantiene una relación tan estrecha con *Acacia cornigera* que un organismo no puede sobrevivir sin el otro.

El desarrollo del concepto actual de coevolución tiene sus inicios en el artículo de C.T. Brues 'The selection of food plants by insects, with special reference to lepidopterous larvae' (BRUES, 1920), en el que fueron descritos una serie de patrones de especialización en la alimentación de ciertos herbívoros. Brues explicaba la existencia de una estrecha asociación biológica entre insectos y plantas y señalaba cómo un aumento de la especialización de uno de los dos elementos de la interacción determinaba el mismo efecto en el otro. Sugirió que los animales podían cambiar en respuesta a adaptaciones defensivas por parte de las plantas: fueron los inicios del desarrollo de un concepto tan importante hoy en día, si bien por entonces su idea no fue acogida con demasiado interés en las esferas científicas.

Sin embargo, el verdadero inicio del concepto de coevolución podemos encontrarlo en el artículo de Ehrlich y Raven (1965) titulado 'Butterflies and Plants: A Study in Coevolución'; en él se describe la llamada *evolución recíproca*, un concepto absolutamente ignorado hasta entonces. Ehrlich y Raven explicaron cómo ciertos grupos de mariposas estaban especializados en alimentarse de grupos particulares de plantas, y especulaban acerca de cómo las preferencias en la alimentación están basadas en características químicas, concretamente en ciertas sustancias desarrolladas por las hojas. Es el escenario típico de un proceso coevolutivo: plantas que

desarrollan nuevos compuestos químicos para mejorar sus defensas e insectos que evolucionan hacia nuevos mecanismos para librarse de su efecto nocivo.

Hasta este punto sólo hemos tenido en cuenta las interacciones entre especies. Ahora bien, todo el proceso se desarrolla en el seno de una comunidad. La coevolución implica la evolución independiente de varias especies que se hallan en un sistema de interacción ecológica (LINCOLN, 1982): el conjunto de especies que integran una determinada comunidad biológica ejercen entre sí una serie de interacciones que se prolongan en el tiempo como parte del proceso evolutivo (COURTNEY & CHEW, 1987). Por lo tanto, los organismos pertenecientes a una comunidad inevitablemente ejercen selección unos sobre otros y el solapamiento de las interacciones específicas en redes de interacción es el causante de fenómenos de tipo adaptativo (WILSON, 1976). En este sentido, y visto desde una perspectiva global, las interacciones entre los elementos o especies que componen una determinada comunidad biológica también van a determinar a lo largo del proceso evolutivo propiedades relativas a la estructura y función de la comunidad.

Pero lo que no debemos olvidar es que estamos hablando de un proceso evolutivo y como tal, presenta una serie de limitaciones, entre las cuales las más importantes son las genéticas y las ecológicas. Las restricciones genéticas se refieren básicamente a que el cambio adaptativo debe discurrir por unas vías determinadas; las restricciones ecológicas van a actuar básicamente sobre el proceso de selección de caracteres, limitándolo.

Las implicaciones últimas de un proceso coevolutivo son importantes para entender la evolución en un sentido global: la evolución recíproca puede culminar en un proceso de especiación. Estamos ante las consecuencias finales de las interacciones entre organismos: la *coespeciación*. Lo que en un principio fue una simple interacción a nivel ecológico entre un par de especies puede derivar en un proceso a partir del cual otras especies pueden evolucionar (LACHAISE, 1977, 1982). Es decir, sobre un determinado grupo de seres vivos actúa la selección y otros organismos que viven en la misma comunidad se van también a ver afectados. Este grupo inicial podrá desarrollar procesos de coespeciación entre las especies que lo componen y también entre otras especies quizás no relacionadas al principio del proceso. Particularmente, el mutualismo es un tipo de interacción que genera evolutivamente nuevos recursos (tales como los frutos o el néctar de las flores) y es el proceso ecológico que desde una perspectiva evolutiva se desarrolla más rápidamente entre especies no relacionadas (SCHEMSKE, 1981; DAFNI & BERNHARDT, 1990).

Por lo tanto, lo que muchas veces podríamos describir como una simple adaptación ecológica entre especies puede tener unas repercusiones a muy largo plazo, puede ser el producto de mucho tiempo de evolución recíproca que incluya no sólo a las especies directamente afectadas por el proceso, sino a todo el grupo de especies de la comunidad que directa o indirectamente están relacionadas con ellas. Los ecosistemas no solamente son producto de

interacciones en el presente, sino también de una historia que se remonta a mucho tiempo atrás y que es la que ha permitido configurar las comunidades tal y como hoy en día las vemos.

Bibliografía

- BOUCHER, D.H., S.JAMES & K.H.KEELER, 1982.-The ecology of mutualism. *Ann.Rev. Ecol. Syst.*, 13: 315-347.
- BRUES, C.T., 1920.-The selection of food plants by insects, with special reference to lepidopterous larvae. *Am. Nat.*, 54: 313-332.
- CARROLL, S.P. & J.E. LOYE, 1987.-Specialization of *Jadera* species (Hemiptera: Hopalidae) on the seeds of Sapindaceae (Sapindales), and coevolutionary responses of defense and attack. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 80: 373-378.
- COURTNEY, S.P. & F.S. CHEW, 1987.- Coexistence and host use by a large community of pierid butterflies: habitat is the templet. *Oecologia* (Berl.), 71: 210-220.
- DAFNI, A. & P. BERNHARDT, 1990.-Pollination of terrestrial orchids of Southern Australia and the Mediterranean region - systematic, ecological, and evolutionary implications. *Evolutionary Biology*, 24: 193-252.
- EHRlich, P.R. & P.H.RAVEN, 1965.-Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18: 586-608.
- FORD, E.B., 1975.-*Ecological Genetics*, 4th ed. Chapman & Hall, London.
- HEITHAUS, E.R., D.C.CULVER & A.J.BEATTIE, 1980.-Models of some ant-plant mutualisms. *Am.Nat.*, 116: 347-361.
- HUXLEY, C.R., 1978.- The ant-plants Myrmecodia and Hydnophytum (Rubiaceae), and the relationships between their morphology, ant occupants, physiology and ecology. *New Phytol.*, 80: 231-268.
- JANZEN, D.H., 1985.-The natural history of mutualism, in Boucher, D.H., ed. *The biology of mutualism*. Crom Helm, London.
- KEELER, K.H., 1981.-The ecology of mutualism. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 15-47.
- LACHAISE, D., 1977.-Niche separation of African *Lissocephala* within the *Ficus* drosophilid community. *Oecologia* (Berl.), 31: 201-214.
- LACHAISE, D., 1982.- Comment les pleulements de plantes et d'insectes phytophages se façonnent mutuellement: la theorie coevolutive de la structure des pleulements. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 36: 481-537.
- LINCOLN, R.J., G.A.BOXSHALL & P.F.CLARK, 1982.-*A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- PIMENTEL, D., 1961.-Species diversity and insects population outbreaks. *Ann.Entomol. Soc. Amer.*, 54: 76-86.
- SCHEMSKE, D.W., 1981.-Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology*, 62: 946-954.
- THOMPSON, J.N., W.WEHLING & R.PODOLSKY, 1990.- Evolutionary genetics of host use in swallowtail butterflies. *Nature*, 344: 148-150.
- VIA, S., 1990.-Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.*, 35: 421-466.
- WILSON, D.S., 1976.-Evolution on the level of communities. *Science*, 192: 1358-1360.