

En la actualidad, los estudios de las interacciones biológicas son un elemento central de la Ecología y la Evolución

La Coevolución

KEN OYAMA*



Desde que se publicó el trabajo de Ehrlich y Raven en 1964 sobre la coevolución entre plantas y animales, se ha generado un gran interés por los estudios de las interacciones biológicas buscando sus posibles historias evolutivas. Este interés ha abarcado prácticamente todos los grupos de plantas (desde algas hasta angiospermas) y animales (desde protozoarios hasta vertebrados), pasando por algunos grupos de bacterias. Asimismo, las evidencias publicadas proceden de fuentes tan diversas como los estudios sobre la historia natural de las interacciones hasta revisiones paleontológicas sobre el posible acoplamiento entre grupos taxonómicos que actualmente interactúan.¹

Sin embargo, esta expansión e interés sobre los estudios coevolutivos ha originado un abuso del término *coevolución*, aparejando cualquier interacción biológica con este término o sugiriendo que cualquier característica que aparentemente juega un papel importante en una interacción es el resultado directo de las presiones *selectivas* que operan entre los interactuantes.

Por otra parte, en los últimos años se han postulado nuevas hipótesis sobre los mecanismos que operan en la evolución de las especies. Estos nuevos postulados

han criticado de tal forma el cuerpo teórico de la Teoría Sintética de la Evolución que incluso se ha llegado a proponer la necesidad de una nueva síntesis. Esta crítica abarca desde conceptos tan aceptados dentro de la literatura biológica como la adaptación y la selección natural hasta nuevas interpretaciones sobre la macroevolución.²

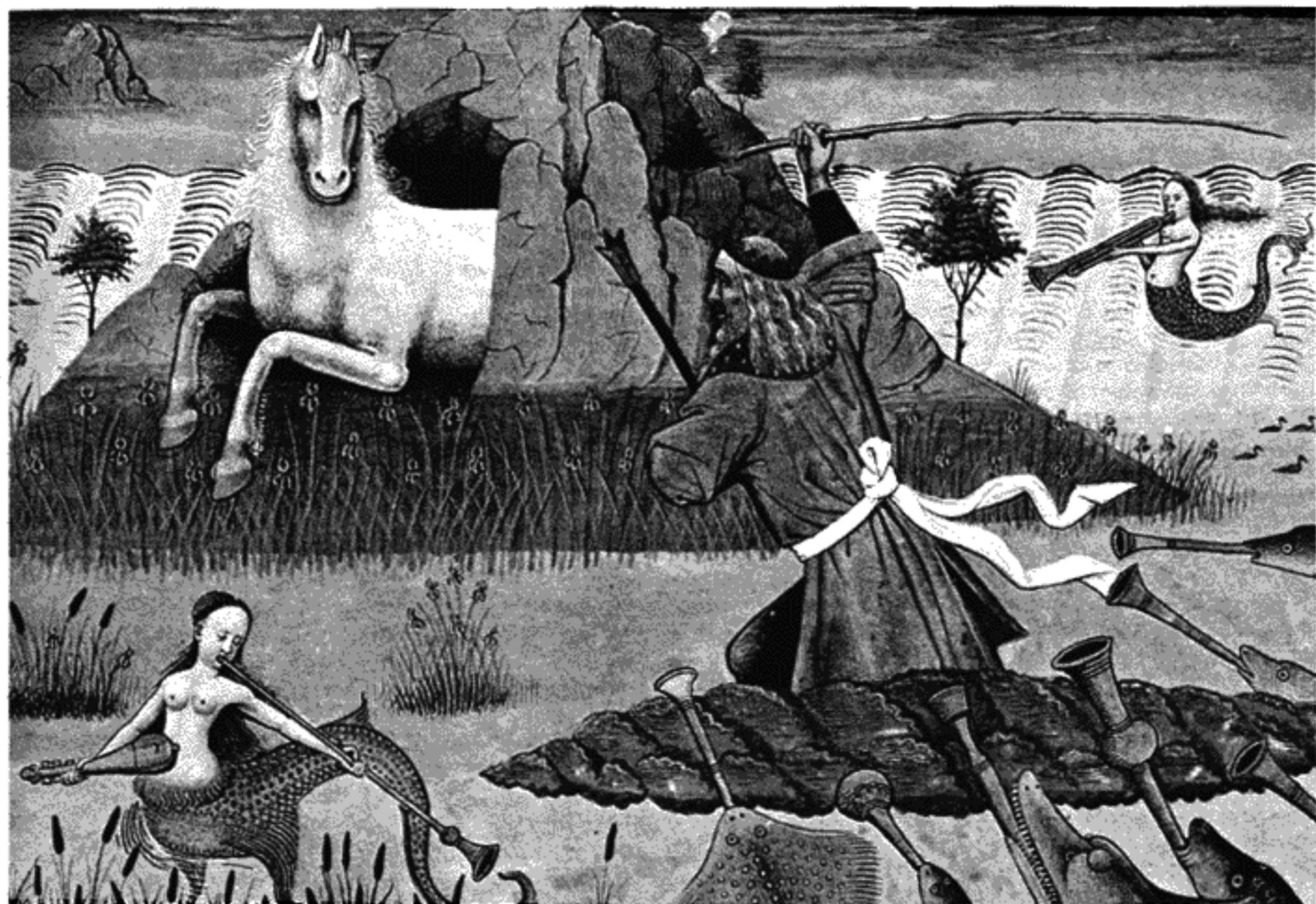
Indudablemente estas nuevas proposiciones, así como el abuso del término *coevolución*, hacen necesario replantear el significado del mismo. Por esta razón, en el presente artículo se intenta plantear el significado de la *coevolución* a través de desarrollar las restricciones o limitaciones en el uso de este concepto.

En primer término, se discuten algunas definiciones que han servido como marco para circunscribir el término de *coevolución*. En segundo lugar se describen algunos ejemplos, tratando de ilustrar las diferentes fuentes que alimentan las evidencias empíricas, desde casos a nivel bioquímico hasta paleontológicos. En tercer lugar, se plantean las restricciones que se deben considerar al elaborar conceptualizaciones sobre la evolución de las interacciones biológicas, así como algunas conclusiones generales sobre las mismas.

¿QUE ES COEVOLUCION?

Probablemente el primer trabajo donde se plantea el término *coevolución* como mecanismo explicativo para una interac-

* Departamento de Ecología
Instituto de Biología, UNAM



ción biológica es el publicado por Ehrlich y Raven en 1964, en donde utilizan este término para sugerir cómo es que mariposas (de la superfamilia Papilionoidea) han evolucionado conjuntamente con plantas de diversas familias taxonómicas. De este trabajo se puede extraer como definición de coevolución, la evolución conjunta de dos o más taxa que tienen relaciones ecológicas estrechas, sin intercambio de genes, y cuyas presiones selectivas operan recíprocamente originando con esto que la evolución de cada taxón sea dependiente del otro. Indudablemente este trabajo, ya considerado clásico dentro de la literatura de las interacciones biológicas, ha servido como punto de referencia a casi cualquier estudioso de estos temas. Sin embargo es importante señalar que este estudio no plantea explícitamente la definición de coevolución, y por otra parte el tipo de situación que se plantea es una evolución de grandes grupos y no necesariamente la evolución conjunta entre dos especies exclusivamente.

En un intento por aclarar o precisar el término coevolución, varios autores han planteado sus propias definiciones. Una

de las más aceptadas es la propuesta por Janzen³ en 1980, quien dice que "...puede definirse como un cambio evolutivo en una característica de los individuos de una población en respuesta a una característica de los individuos de una segunda población, seguida por una respuesta evolutiva de la segunda población a un cambio de la primera". Esta definición presenta tres particularidades: a) especificidad entre los interactuantes; b) reciprocidad entre las presiones selectivas que operan entre los componentes de la interacción, y c) simultaneidad temporal en la evolución de ambos interactuantes. Esta definición, en mi opinión, peca de reduccionista y, como se va a tratar de demostrar posteriormente, difícil de sostener cuando se trata de reconstruir una situación coevolutiva.

Otra definición un poco más general es la propuesta por Roughgarden (1976),⁴ quien define coevolución como "...la evolución en la que la adecuación de cada genotipo depende de las densidades poblacionales y la composición genética de las especies en sí mismas y de las especies con las que interactúan". Esta definición más amplia resulta interesante por seña-

lar explícitamente la influencia de la interacción en el componente adecuacional. Esto es, para que ocurra coevolución debe existir un efecto en la reproducción, sobrevivencia y/o crecimiento diferencial en los componentes de la interacción.

Otra definición que resulta interesante es la propuesta por Futuyma y Slatkin en 1983,⁵ quienes señalan que "...el estudio de la coevolución es el análisis de cambios genéticos que pueden suceder en dos o más especies ecológicamente interactuantes y el análisis de si los cambios esperados se realizan...". Esta definición sugiere como campo de estudio el análisis de las posibilidades de reconstrucción de las historias coevolutivas, siendo ésta una definición más cuidadosa.

Sin embargo ninguna de las definiciones planteadas escapa a las condiciones de especificidad, reciprocidad y simultaneidad, que reducen en gran medida el concepto de coevolución. De esta manera, si nosotros relajamos algunas de estas condiciones tendremos las siguientes definiciones. Por ejemplo, si relajamos la condición de especificidad nos encontramos con una situación más general en

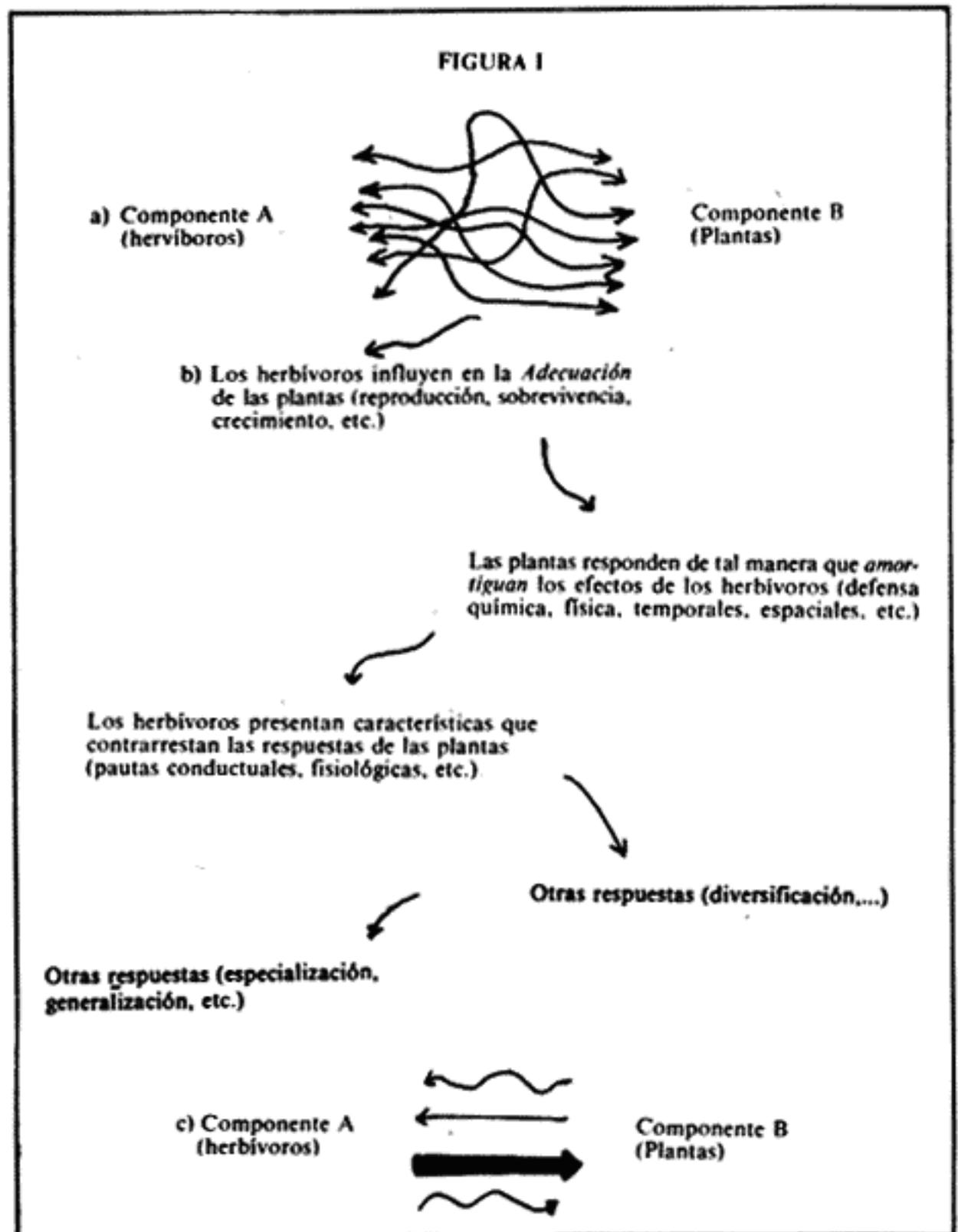
donde la evolución de una característica particular en una o más especies depende de la evolución de otras características en varias especies también. Por ejemplo en los estudios de la interacción entre animales frugívoros-dispersores y plantas, varias de las características de los frutos se acoplan a los requerimientos de varias especies de animales y difícilmente existe un *ajuste perfecto* entre una especie de planta y una de un animal. Igualmente ocurre, por ejemplo, en las interacciones entre plantas y herbívoros en donde en muchas ocasiones se aduce que los compuestos químicos que presentan las plantas son mecanismos de defensa contra herbívoros específicos, cuando en realidad juegan un papel de *tamizadores* en contra de varios tipos de herbívoros. De estos casos podemos desprender dos afirmaciones. En primer término, no todas las características que pueden ser importantes para los componentes de una interacción son resultado directo de la misma, sino que también podemos pensar que son resultado de varios interactuantes e incluso hay que pensar en la posibilidad de que son producto de otras presiones selectivas (por ejemplo condiciones ambientales, etc.). En segundo lugar, podemos encontrar casos en donde efectivamente hay un acoplamiento entre dos interactuantes, pero no hay que olvidar que esta observación la estamos haciendo en un TIEMPO ECOLOGICO y no geológico.

En la reconstrucción de estos casos se ha utilizado un concepto muy manejado en el estudio de la ecología de las comunidades, que es el concepto de los *gremios ecológicos*. Este término se ha utilizado para caracterizar organismos que juegan la misma *función ecológica* en una comunidad, que incluso pueden corresponder a diferentes grupos taxonómicos. Esta situación de relajamiento de la condición de la especificidad es lo que se ha denominado COEVOLUCION DIFUSA, que probablemente sea el tipo de evolución conjunta más común en la naturaleza.

No hay que confundir este fenómeno con los patrones que se han utilizado en los estudios macroevolutivos para explicar fenómenos de convergencia, paralelismos, divergencias, etc.

LA COEVOLUCION. ¿UN PROBLEMA DE ABSTRACCION?

Siempre que tratamos de reconstruir la historia evolutiva de un fenómeno lo tenemos que realizar de forma inferencial. Esto se vuelve particularmente complicado cuando se trata de una historia coevo-



lutiva, ya que tenemos que *acoplar* la evolución de dos o más componentes en una secuencia lógica de procesos en donde cada interactuante presenta varios tipos de respuestas. En términos generales esta secuencia puede ser lógica pero no necesariamente real. Este tipo de razonamientos puede llegar al extremo de pensar que en lugar de coevolución tenemos que pensar en una *evolución secuencial*.⁶

Con base en la Figura I tratemos de ilustrar lo mencionado anteriormente. Vamos a considerar una situación hipotética en la que analizaremos una interacción ecológica, por ejemplo entre herbívoros y plantas.⁷ En primera instancia tendríamos una compleja red de relaciones entre ambos componentes (ver Figura 1a) en donde difícilmente podríamos discriminar la importancia entre los diferentes componentes que conforman esta red. Sin embargo, al hacer observaciones alrededor de esta interacción podemos encontrar las siguientes situaciones (ver Figura 1b). Que los herbívoros influyan

en la adecuación de las plantas, ya sea en su capacidad reproductiva, en su supervivencia o crecimiento diferencial.⁸ Igualmente podemos encontrar numerosos casos en donde se ha demostrado que las plantas presentan mecanismos que *amortigüen* la influencia de los herbívoros ya sea a través de los llamados *mecanismos de defensa*. Entre éstos podemos mencionar la defensa química, defensa física, mecanismos de *escape* temporales y espaciales e incluso casos en donde una relación de tipo mutualista (por ejemplo la asociación entre plantas y hormigas) puede funcionar simultáneamente como defensa en contra de otros herbívoros.

Por otra parte, también existen casos en donde los animales presentan mecanismos fisiológicos o conductuales para *superar* estas *barreras impuestas* por las plantas. Uno de los mecanismos mejor conocidos son las llamadas oxidasas y reductasas de función múltiple que presentan insectos de diversas familias para asimilar o eliminar compuestos tóxicos.

Las plantas, a su vez, se ha demostrado que pueden presentar diversificación en sus componentes de defensa química o incluso combinar diversos mecanismos para contrarrestar el efecto de los herbívoros. Igualmente, los herbívoros pueden presentar diferentes grados de especialización que les permitan utilizar otros recursos, etc.

De esta manera, lo que aparentemente es una secuencia de causalidades y efectos, realmente representa la discriminación de los principales factores que ocurren en este tipo de interacciones (Figura 1c). Siendo esto cierto, la pregunta que se nos abre es: ¿cómo podemos reconstruir una historia coevolutiva con base en este tipo de evidencias? Veamos algunos casos ya considerados clásicos dentro de la literatura evolutiva y analicemos en cada caso los puntos medulares que nos permiten reconstruir una teoría coevolutiva.

¿CUANDO ES COEVOLUCION?

Coevolución química

Recientemente se ha enfatizado la importancia de la composición química en la interacción entre plantas y animales.¹² Indudablemente el estudio de los *productos naturales* ha sido cultivado desde tiempos remotos por sus propiedades curativas y alucinógenas que han sido fuente de inspiración en los mitos y tradiciones de culturas ancestrales en todo el mundo. Por ejemplo, los extractos químicos del epená *Virola sp.*, conocidos alcaloides, han sido utilizados por grupos indígenas del Amazonas como remedios curativos o contra los *malos espíritus* en los viajes o cacerías de los miembros de las tribus. Igualmente es muy conocida la

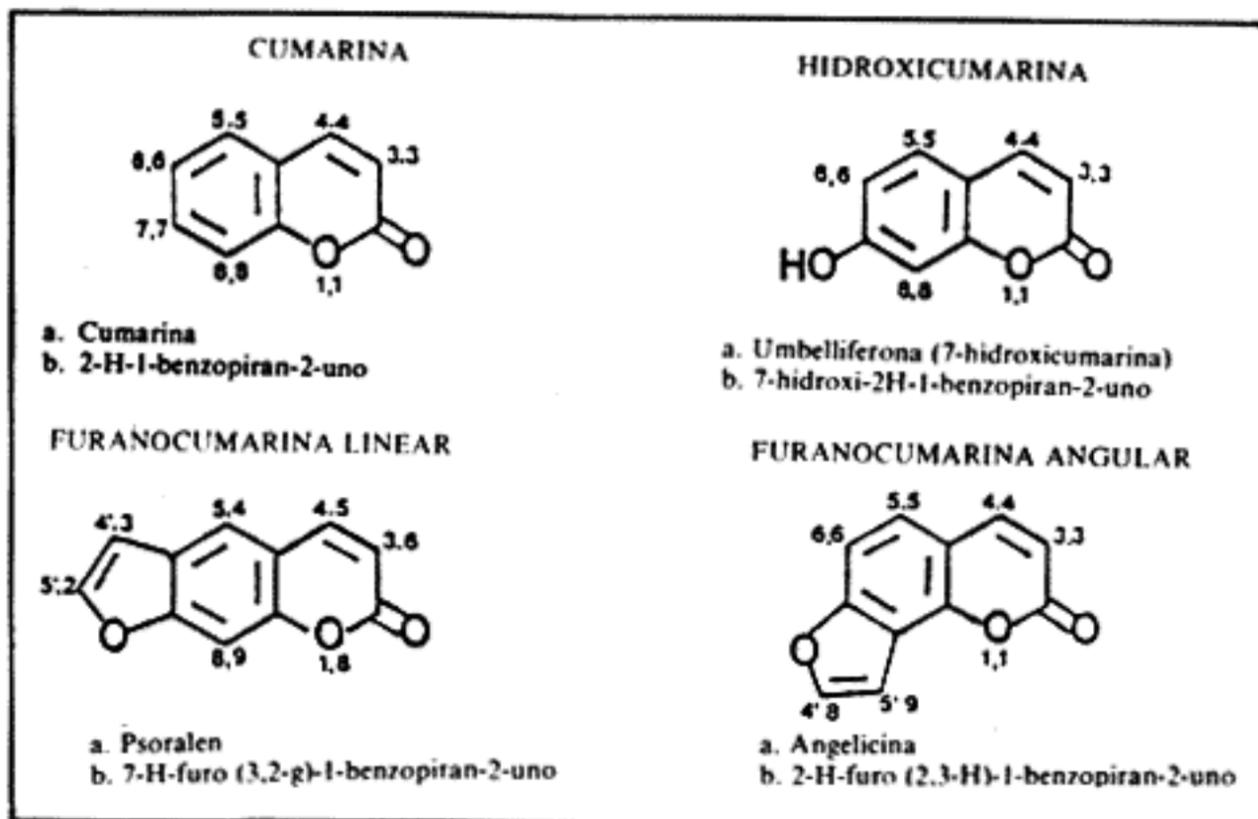


Figura 2. Tipos estructurales básicos de cumarina

utilización del peyote entre los tarahumaras, o el toloache *Datura sp.* entre diversos grupos en el mundo, etc.

Esta información empírica es la que ha proporcionado en gran medida los principios de la farmacología moderna. En relación a las interacciones biológicas, los metabolitos secundarios han sido señalados como componentes importantes en la *defensa* de las plantas en contra de sus *enemigos* naturales. La mayoría de los estudios han tratado de demostrar los efectos de componentes químicos específicos en contra de herbívoros o patógenos igualmente específicos.¹³ Sin embargo, si consideramos que estos componentes químicos son presiones de selección y a su vez sujetos de selección dada la estrecha relación con sus interactuantes, debemos de suponer que han sufrido una cierta *evolución* y ésta de alguna manera deberá manifestarse al analizar la composición y distribución de algún grupo químico. Este razonamiento es de hecho el planteado en el trabajo original de Ehrlich y Raven en 1964 y retomando por M. Berenbaum en 1980.¹⁴ Esta investigadora estudió las plantas de la familia *Umbelliferae*, tanto de su composición química como de los herbívoros asociados a especies con diferente composición química. En particular las plantas de las umbelíferas presentan un grupo químico conocido como cumarinas. Estas presentan por lo menos 4 grupos derivados (ver Figura 2) cuya única diferencia es un radical químico, y lo más curioso de este grupo es que se ha demostrado que el grado de toxicidad de cada grupo derivado se va incrementando a medida que el compuesto es más complejo, y a su vez esta complejidad se encuentra asociada exclusivamente con plantas de esta familia.

A reserva de que es necesario mayor

número de evidencias específicas para conocer las propiedades de estos componentes químicos, es indudable que este ejemplo suministra una explicación preliminar muy adecuada con la teoría clásica evolutiva. Según esto, si la única diferencia entre los diversos derivados químicos es un radical, es de suponer que para que esto ocurra es suficiente un cambio mínimo para que se realice dicha diferenciación. De tal manera que la suposición de una mutación y su ulterior expansión en la población por recombinación génica sería una hipótesis muy confiable. Es de esperarse que este cambio que ofrece una ventaja en términos de defensa se fije por selección natural.

¿COEVOLUCION ENTRE MEDIO-ORGANISMOS-MAS ORGANISMOS?

Uno de los casos mejor documentados en la literatura es el estudio entre ardillas depredadoras del género *Tamiasciurus* y semillas de árboles de pinos *Pinus contorta* en el Oeste de los Estados Unidos.¹⁵ Se estudiaron dos localidades situadas al Este y al Oeste de una cadena montañosa, la cual se encuentra influida por el efecto local de sombra de lluvia orográfica que determina en gran medida las características climáticas de cada localidad. La localidad del Este es una zona seca con fuegos periódicos y la población de *P. contorta* es muy abundante. Los conos de estos árboles presentan el fenómeno de la *serotinia* (los conos permanecen cerrados por varios años después de madurar), lo cual está estrechamente relacionado con los mecanismos de dispersión de las semillas. Pero a su vez, ocasiona que la disponibilidad de semillas en los árboles se presente por periodos prolongados de tiempo, por lo cual permanecen expues-





tos al ataque de los depredadores. Dentro de éstos se ha encontrado que *Tamiasciurus douglasii* es el más importante y, aunque su preferencia alimenticia es por semillas de *Pseudotsuga douglasii* por las características fenológicas de esta especie (periodos sin producción de semillas), se ha observado que depende en gran medida de las semillas de *P. contorta*. Contrariamente a esto, en la localidad del Oeste las poblaciones de *P. contorta* son más pequeñas, no son serotínicas y presentan como característica reproductiva años de mucha producción de semillas y periodos sin producción de semillas, ocasionando con esto que las poblaciones de ardillas sean poco estables.

Al hacer la comparación entre conos de los pinos de las dos localidades, se ha observado que los conos de las poblaciones del Este presentan un mayor grosor en la cubierta de las semillas y un menor número de semillas por cono. Curiosamente las ardillas de esta localidad presentan una musculatura mandibular más desarrollada y una configuración craneana distinta a las de la localidad del Oeste. Con base en estas observaciones se puede elaborar una secuencia evolutiva como se muestra en la Figura 3.

En este estudio también se presentan otras observaciones como la distribución de conos en los árboles de pinos, el gasto energético de los depredadores, el esfuerzo reproductivo de las especies de árboles, la fenología de los pinos, etc., que son utilizados por el autor para reforzar su interpretación. Además se menciona que esta posible coevolución entre ardillas y

pinos se inició en la era Cenozoica durante el Paleoceno-Eoceno, momento en el que coinciden la aparición de los géneros modernos de pinos y los roedores y otros mamíferos placentados herbívoros.

Además de la amplia documentación que presenta este estudio, es importante destacar el énfasis sobre un factor denso-independiente como factor desencadenador de una historia coevolutiva.

¿COEVOLUCION DE UNA COMUNIDAD?

Gilbert (1975)¹⁶ presenta un modelo cualitativo y empírico donde documenta en primera instancia la interacción mutualista entre mariposas del género *Heliconius* y plantas de los géneros *Passiflora*, *Anguria* y *Gurania*; y, en segundo término, la influencia de esta interacción a nivel individual, poblacional y comunitario de este sistema de interacciones entre especies. Las especies de las *Passiflora* son las únicas plantas hospederas de las larvas de estas mariposas. La mayoría de las especies reportadas (más de 350 especies) son enredaderas tropicales que despliegan una variación notoria en las estípulas y en las formas de las hojas, tanto intra como interespecíficamente (ver Figura 4). Localmente, son poblaciones que se presentan con una baja densidad poblacional y con una diversidad que no sobrepasa el 5% del total de especies. Estas presentan un rango de compuestos químicos (principalmente glucósidos cianogénicos y alcaloides) que han sido interpretados como defensa en contra de depredadores, pero que las especies de mariposas helicónidos han desarrollado un alto grado de especificidad con las pasifloras que pueden superar estas barreras químicas. La mayoría de las especies de *Passiflora* presentan glándulas con nectarios extraflorales sobre distintas estructuras (hojas, pecíolos, estípulas, brácteas) que mantienen a ciertos hime-

nópteros, los cuales han sido considerados como otro mecanismo de defensa en contra de herbívoros y patógenos.

Las mariposas del género *Heliconius* son especies que se distribuyen comúnmente en bosques neotropicales y en los estadios larvarios se alimentan de las hojas de *Passiflora*, y se piensa que logran incorporar a sus tejidos los compuestos secundarios que presentan las plantas, lo que les confiere en la etapa adulta un cierto grado de impalatabilidad en contra de sus depredadores. Se han reportado aproximadamente 45 especies de *Heliconius*, que se especializa cada una de ellas a un subconjunto de especies de *Passiflora* en un hábitat dado, presentándose en estos hábitats una correspondencia entre la diversidad de plantas con la de las mariposas. Estos patrones de interacción tienen su explicación última en las relaciones coevolutivas entre *Passiflora* y *Heliconius*. Sin embargo, el comportamiento de las poblaciones de mariposas es tan complejo que estas interacciones y sus consecuencias no sólo se explican por coevolución química, sino también se incluyen patrones conductuales.

El número de plantas que pueden ser utilizadas por los adultos de las mariposas es muy amplio. Sin embargo se ha observado que especies de dos enredaderas *Anguria* y *Gurania* son con las que ha coevolucionado. Al igual que en el caso de *Passiflora*, estos géneros presentan una diversidad consistente de localidad en localidad. La mayoría de las especies de *Anguria* (29 especies) y *Gurania* (73 especies) son dioicas y las poblaciones naturales presentan una mayor proporción de individuos masculinos. La interacción mutualista entre adultos de *Heliconius* y *Anguria-Gurania* radica en que el primero sirve como un vector de polinización (de las especies dioicas) y las plantas presentan néctar y polen que suministran alimento a las mariposas.

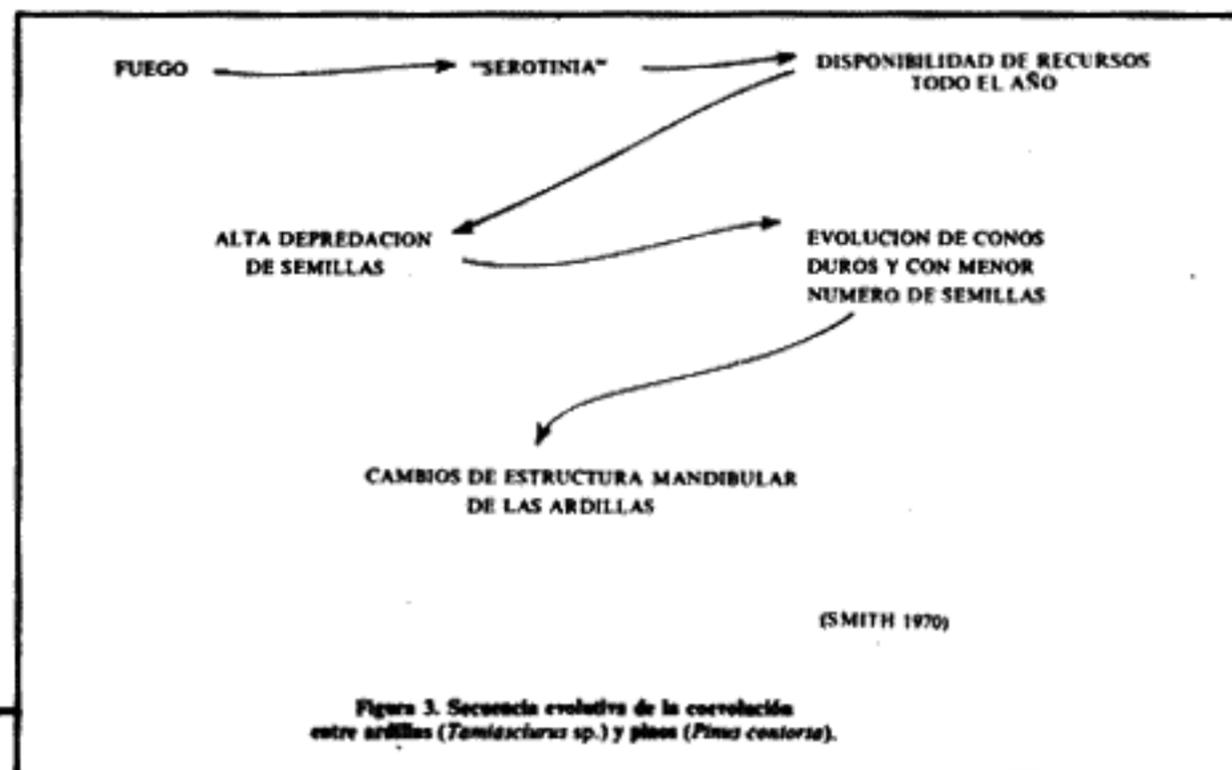


Figura 3. Secuencia evolutiva de la coevolución entre ardillas (*Tamiasciurus* sp.) y pinos (*Pinus contorta*).

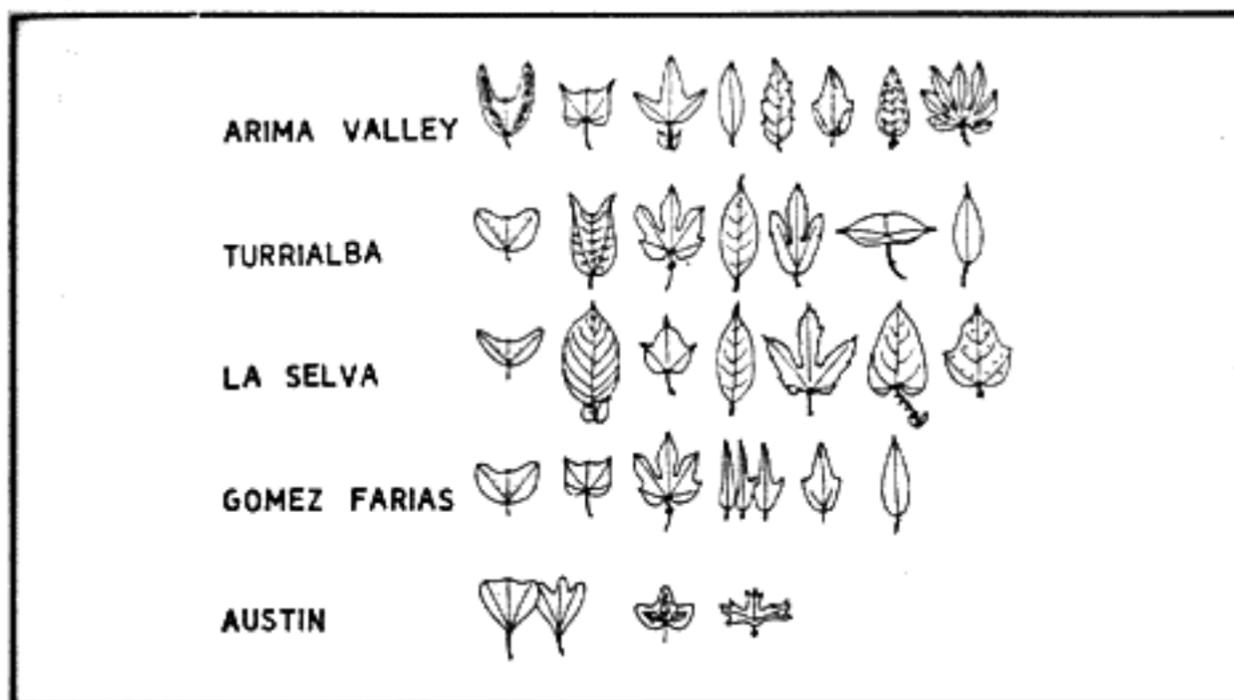


Figura 4. Variación en la forma de las hojas entre especies simpátricas de *Passiflora* de las localidades de Trinidad, Costa Rica, México y Texas (leyendo de arriba hacia abajo).

De esta manera se sugiere que la subcomunidad de larvas de *Heliconius - Passiflora* - adultos de *Heliconius - Anguria - Gurania* han coevolucionado influyendo en la diversidad de especies de las comunidades locales en las que se han desarrollado.

¿QUE PASA CON LOS FOSILES?

Con un enfoque más general, Stebbins (1981)¹⁷ presenta algunas ideas sobre la posible coevolución entre algunos grupos de mamíferos y especies de pastos a lo largo de la Era Cenozoica. Se presentan datos paleontológicos sobre estructuras de plantas (pastos), de mamíferos, registros climáticos y geológicos, además de la distribución geográfica de los organismos en cuestión.

Se sugiere que en el Paleoceno (hace 65 millones de años) existían sólo mamíferos con hábitos *ramoneadores*. En el Eoceno (hace 55 millones de años) se presentan los primeros registros sobre dientes hipsodontos del orden de los notoungulados y los primeros registros de cristales de opalina que se conoce se derivaron de las células epidérmicas de las hojas de ciertos pastos. Durante el Oligoceno (hace 35 millones de años) se da la diversificación y especialización de los notoungulados para vivir en las sabanas abiertas, aunque no se han encontrado registros que muestren una diversificación similar en las especies de pastos. Entre el Mioceno (hace 25 millones de años) y el Plioceno (hace 12 millones de años) hay una diversificación notoria de mamíferos en general y se presentan algunos registros de cristales de sílice de algunas especies de pastos. Finalmente, en el Pleistoceno (hace 3 millones de años) se sugiere que después de las glaciaciones, los grupos de mamíferos herbívoros de América del

Norte se vieron alterados por la introducción o inmigración de otros mamíferos (como el borrego y el bisonte) de Eurasia, los cuales ocasionaron una mayor intensidad en los patrones de herbivoría sobre algunas de las especies de pastos. Curiosamente en esta época se registran pastos que se consideran más resistentes a las presiones del pastoreo.

Con base en este tipo de evidencias se sugiere que pueden establecerse ciertos patrones coevolutivos entre estos dos grupos de organismos a través del tiempo geológico (Ver Tabla I).

De esta forma, podemos observar que al hablar de coevolución estamos haciendo referencia tanto a la evolución específica entre dos especies, dos géneros, dos familias, etc., e incluso de varios taxa simultáneamente. Esta generalización nos conduce a un problema conceptual sobre los niveles en los que se lleva a cabo (o potencialmente se llevaría a cabo) esta evolución conjunta. Preguntas como ¿qué niveles de complejidad son necesarios para poder establecer la coevolución?, ¿es posible la coevolución a nivel de especies?, ¿de géneros?, ¿de familias?, ¿existe la coevolución de las comunidades?, ¿son los mismos mecanismos evolutivos los que actúan a diferentes niveles?, etc. (esto se discutirá en otro artículo).

Indudablemente que los ejemplos mencionados conllevan detrás una gran cantidad de información que respalda sólidamente, no sólo los casos mencionados sino muchos otros, que nos harían pensar que efectivamente existe la coevolución como un hecho, como un fenómeno real pero que probablemente en sus extensiones, en muchas de sus interpretaciones y sobre todo al *reconstruir* una historia coevolutiva de manera lógica estemos *brincando* de un nivel de análisis a otro.

Por otra parte, es notorio en la literatura de las interacciones la falta de evidencias sobre la genética de las mismas, que de alguna manera refuerce o dilucide la dinámica de las relaciones biológicas.¹⁸

RESTRICCIONES A LA TEORIA COEVOLUTIVA

En esta sección se analizarán algunas de las restricciones asociadas al análisis e interpretación de la teoría coevolutiva. Estas restricciones se enfocarán de manera general tratando de mostrar las limitaciones a nivel geológico, ecológico, genético y conceptual. Esto último con el afán de incorporar varias de las críticas al Neodarwinismo¹⁹ sobre todo lo concerniente a la crítica al Programa Adaptacionista propuesto; retomando las preguntas sobre los niveles y jerarquías de complejidad biológica como elementos fundamentales en la interpretación evolucionista en contra de las ideas gradualistas y reduccionistas en Biología.²⁰

RESTRICCIONES GEOLOGICAS (HISTORICAS)

1. Tasas evolutivas diferenciales.

Comúnmente al definir coevolución, uno de los criterios establecidos es la simultaneidad de los interactuantes. Esto es indiscutible si analizamos las interacciones



desde una perspectiva ecológica, pero si analizamos esta misma situación con una visión histórica nos encontramos con las siguientes situaciones.

Diversos intentos por acoplar geológicamente la aparición de dos grupos de organismos, han sido utilizados para hablar de *coevolución*. Uno de estos intentos es el caso mencionado anteriormente para fundamentar la evolución conjunta entre mamíferos-herbívoros y pastos durante el Cenozoico. Otros intentos se han realizado al hablar de insectos y plantas durante el Carbonífero²¹. Generalmente este tipo de evidencias se aceptan como se aceptarían las evidencias paleontológicas: sin mucha discusión, esto es, asumiendo que los fósiles son los hechos de la evolución.

Sin embargo, si analizamos con mayor cuidado esta fuente de información no encontramos con varios problemas. Un primer punto, es considerar las tasas evolutivas de los organismos, que en la mayoría de los casos son diferentes. Por ejemplo, si analizamos la evolución de plantas e insectos durante el Carbónífero es indudable que las tasas de cambio de los insectos son más altas que las de las plantas. Esto tiene que ver con las longevidades y tiempos generacionales de ambos componentes. Esto no es únicamente un problema de *tiempo* sino de las presiones selectivas recíprocas (criterio de reciprocidad en la definición de *coevolución*) que puedan ejercer estos interactuantes durante sus *vidas*. Un árbol cuya longevidad puede ser de varios cientos de años, puede igualmente estar sujeto a las presiones selectivas de varios grupos de or-

ganismos (de diferentes taxa) en tan sólo una generación, mientras que varios grupos de insectos (u otros taxa) estarán interactuando con un solo organismo durante varias generaciones. Aquí se presenta un desfase en la evolución mutua entre dos componentes que generalmente se asume que *coevolucionaron*.

2. "El síndrome del anacronismo"

Otra de las fuentes de error en el análisis coevolutivo es cuando tratamos de interpretar una *característica*. En la mayoría de los casos es una práctica común asociar la función o la estructura de una característica con un atributo adaptativo. Janzen y Martin en 1982,²² analizando las características de los frutos de una selva baja estacional en Costa Rica, concluyen que muchos de los tipos de frutos predominantes en estas zonas presentan tales síndromes de dispersión que no se *acoplan* con los dispersores vertebrados actuales que coexisten en estas localidades. Analizando con detalle la historia faunística de esta localidad y especulando sobre los posibles organismos que pudieran jugar el papel de dispersores llegan a la idea de que posiblemente las características de los frutos actuales son el producto de la interacción en el pasado con los grandes mamíferos del Pleistoceno (en particular con los mastodontes). De esta manera se enfatiza que características que vemos actualmente son resultado de interacciones del pasado y que las interacciones actuales no son más que el *acoplamiento* ecológico, posiblemente circunstancial, que están conformando una nueva fase de desarrollo cuyos resultados evolutivos o coevolutivos nos son desconocidos.



RESTRICCIONES ECOLOGICAS

1. La heterogeneidad ambiental

Una de las variables asociadas a un estudio ecológico es la condición medio ambiental. Este componente generalmente es muy heterogéneo y realmente cualquier localidad está conformada por un mosaico de condiciones microambientales que definen igualmente una serie de microhábitats potencialmente ocupable por varias especies. Esta situación determina en muchas ocasiones cierta impredecibilidad de un régimen microclimático, originando una indeterminación al asociarlo con la dinámica de un organismo.

Un ejemplo es el caso de la relación planta-frugívoro-dispersor en la cual se atribuye que puede existir un ajuste entre las características de los frutos de las plantas y los organismos frugívoros que se alimentan de los mismos. Generalmente la calidad nutricional de la pulpa, el número de semillas por fruto, el tamaño de los mismos, el sistema reproductivo de las plantas, la producción de frutos, etc., se han mencionado como atributos resultantes como producto de la interacción con sus frugívoros. La relación inmediata que se asume es que esta selección de los frutos tiene una *compensación* con la dispersión, siendo este fenómeno *favorable* para las plantas. Este *beneficio* se asocia con la ventaja para las plantas cuando las semillas son dispersadas en sitios *favorables* para las mismas, garantizando el posible establecimiento de esta especie. Sin embargo la pregunta que se abre es: ¿realmente existe tal determinación medioambiental (sitios adecuados para estableci-

TABLA 1. *Coevolución entre mamíferos y pastos con base en el registro fósil*

MILLONES DE AÑOS	EPOCA	MAMIFEROS	PLANTAS (PASTOS)
65	Paleoceno	Ungulados primitivos Ramoneadores Dientes sin modificaciones	No hay registros
54	Eoceno	Notoungulados (Archaeohyracidae, Notohippidae) Ramoneadores	Opalinas derivadas de células epidérmicas de pastos
38	Oligoceno	Diversificación de notoungulados Dientes hipsodontos	Pocos registros Géneros <i>Stipa</i> y <i>Phalaris</i> (ramas terminales)
26	Mioceno	Ungulados (caballos y "antilopes") <i>Merychippus</i> adaptado a pastorear Dientes con estructura compleja del esmalte y cemento Modificaciones en las patas	Ricos registros de frutos de la tribu <i>Stipae</i>
7	Plioceno	Diversificación de los caballos (<i>Nanippus</i> , <i>Neohipparion</i> , <i>Hipparion</i> , <i>Pliohippus</i>) Dientes sin modificación Elongación de las patas	Registros de nuevos géneros de pastos, <i>Oryzopsis</i> , <i>Nassella</i> , etc.
2.5	Pleistoceno Reciente	Inmigración de bisontes, borregos (Herbívoros más "destruictivos")	Otras tribus: <i>Andropogoneae</i> , <i>Panicaceae</i> , <i>Chloridae</i> , etc. Pastos "más resistentes" al forrajeo como <i>Bouteloua</i> , <i>Buchloe</i>

miento) asociados con el comportamiento de los animales dispersores? Una primera consideración que hay que analizar es la heterogeneidad ambiental de una localidad. Este mosaico de condiciones microclimáticas, junto con los requerimientos ecofisiológicos de las semillas en una situación particular, hace que sea poco probable que exista cabalmente esta supuesta ventaja para las plantas al ser dispersadas. La determinación biológica pierde cierto sentido y la variabilidad o incertidumbre cobra mayor sentido, haciendo que la posible coevolución pierda consistencia.

2. El efecto de los gremios y coevolución difusa

En la primera sección de este trabajo se mencionó lo que ocurre cuando relajamos la condición de especificidad, esto es, se establece la situación en donde son varios los interactuantes (en términos del número de especies) los que realmente están determinando las relaciones biológicas. Esto conforma una situación en la que las interacciones específicas se pierden, en términos generales, y se debería establecer una nueva dinámica a nivel de grupos ecológicos. Aparentemente ésta es una situación que se presenta comúnmente en la naturaleza, pero cuya dinámica no ha sido estudiada. El punto es si realmente puede existir un *acoplamiento evolutivo* entre tantos grupos (tanto de plantas como de animales) y dar lugar a una serie de convergencias morfológicas, conductuales, etc. Más bien el razonamiento que deberíamos seguir es considerar que, como resultado de la evolución de las especies de manera *independiente* han llegado a conformar una serie de estructuras que funcionalmente han convergido (con su variabilidad asociada) por presiones selectivas e historias evolutivas cuyos orígenes son totalmente diferentes.

3. Interacciones de orden superior

Otra de las situaciones que debemos considerar al hablar de coevolución es que un par de interactuantes nunca se encuentran aislados. Por el contrario, siempre se encuentran inmersos en una matriz de relaciones que en muchas ocasiones es difícil establecer la bilateralidad de una sola interacción. Esta situación nos determina que una población de una especie se encuentra interactuando con muchas otras especies y que probablemente varias de las características morfológicas, fisiológicas, etc. que presentan estos organismos son producto de la interacción con otros componentes orgánicos y no necesariamente con el supuesto *coevolucionador*.

La existencia de más interacciones que especies biológicas nos restringe fuertemente las evaluaciones del componente adecuacional en términos de sus causalidades. Esto es, el valor final de la adecuación promedio de una población se podrá obtener por métodos tradicionales, sólo que si lo analizamos desde el punto de vista de sus interacciones biológicas tendremos que descomponer esta medida adecuacional de tal forma que nos refleje el peso relativo de cada una de las posibles interacciones. De esta forma el peso de un polinizador, de un dispersor, de un herbívoro, de un frugívoro, de un parásito, de un competidor, etc. en la adecuación final, tendría que descomponerse para conocer qué relaciones son las más relevantes. Incluso no sólo es una especie por interacción, sino que de hecho existen varias en cada una de ellas.

Aun así es importante no olvidar que las características que presenta un organismo pueden ser resultado de patrones de desarrollo ontogenéticos, por sus relaciones alométricas o incluso como resultado de respuestas ecofisiológicas (ver más adelante).

Una reflexión que hay que hacer en este punto es que no necesariamente la suma de una serie de interacciones nos da como resultado la estructuración de una comunidad que ha evolucionado conjuntamente. Probablemente la *SINTESES*, en su connotación más amplia, nos dará los indicadores de qué es una *comunidad dinámica* o la *coevolución de múltiples componentes*, o la *evolución conjunta de organismos inmersos en niveles de complejidad específicos* (esto se desarrollará en otro trabajo).

4. Especialización local

La mayoría de los trabajos en los que se habla de la coevolución de una interacción específica se presentan datos para una localidad o comunidad específica (en términos geográficos). El punto aquí es que, si estamos pensando en coevolución, tenemos que considerar que la distribución geográfica de las especies (de ambos componentes de la interacción) es más amplia y que seguramente en otras localidades estas mismas especies estarán interactuando con otras especies. Entonces tendremos que mostrar una coincidencia distribucional entre los supuestos *coevolucionadores* y por supuesto demostrar que las dinámicas de las interacciones son similares en todas las localidades del rango geográfico.

En una sección anterior habíamos visto que existe una gran heterogeneidad

ambiental en una localidad particular, indudablemente en un rango geográfico mayor esta heterogeneidad se incrementará. Además de esta variable existen otros factores que pueden estar influyendo en la determinación de la llamada *especialización local*. Entre éstos tenemos: la diversidad de especies tanto espacial como temporalmente, conductas específicas, variabilidad genética de las especies, competencia entre los mismos, patrones de *calidad* y abundancia de las especies, etc.

Con base en la especialización local, teóricamente lo que estamos viendo, más que un proceso de coevolución, sería uno de especiación alopátrica.

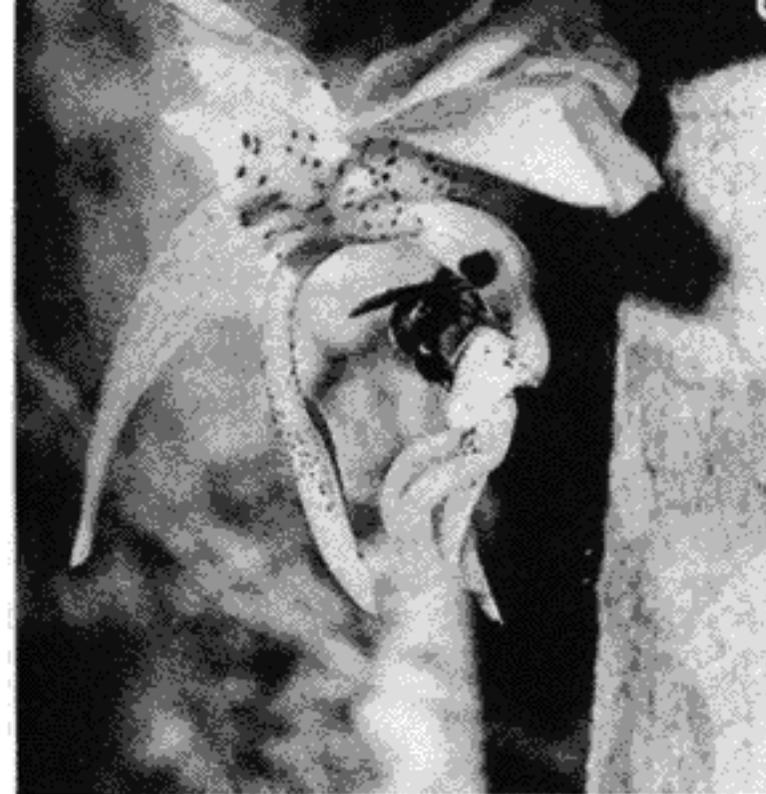
RESTRICCIONES GENÉTICAS

1. Pleiotropía

En la determinación genética de las características estructurales existen diversos mecanismos que hacen posible la conformación de un fenotipo. Estos mecanismos han permitido conocer la no-linearidad del genotipo-fenotipo.

La pleiotropía o los genes pleiotrópicos son aquéllos que influyen en la determinación de más de una característica. Este efecto fenotípico múltiple de los alelos ha sido demostrado ampliamente y se piensa que, dada la mutua dependencia de todos los estadios de desarrollo del crecimiento de un organismo, la mayoría de los genes afectan a más de una característica.





La implicación de esto en términos de la discusión sobre la coevolución es que, para que se lleve a cabo una modificación de un carácter por presiones selectivas de un interactivo biológico, ésta podrá tener repercusiones en otros caracteres, los cuales no necesariamente presentan una correlación con el interactivo correspondiente.

2. Epistasia

Contrariamente existen características fenotípicas que son determinadas por varios genes, lo cual define que a pesar de que una característica esté siendo afectada, su base genética puede que no se altere o que requiera de una presión a otros niveles para que pueda tener una repercusión en el genotipo.

3. Procesos cromosómicos

En el estudio de los mecanismos genéticos las modificaciones a nivel cromosómico juegan un papel muy importante. Para todos son bien conocidas las llamadas mutaciones o aberraciones cromosómicas, que consisten en rearrreglos de fragmentos de cromosomas como ocurre con las inversiones, traslocaciones, deleciones y duplicaciones, o de multiplicación de cromosomas como es el caso de las aneuploidías o poliploidías. Cuando se analiza el significado evolutivo de estas modificaciones cromosómicas se ha alegado su posible papel en el mantenimiento de los polimorfismos genéticos²³ y en los modos de especiación, particularmente en el modelo estasiopátrico.²⁴ Para el caso del mantenimiento de la variabilidad genética, representa un mecanismo conservador que se ha supuesto que preserva genes que determinan paquetes de características que son benéficas al organismo portador de las mismas. Se ha llegado incluso a denominar a este fenómeno

no como *supergenes*, a pesar de que no necesariamente existe una fundamentación de éstos. Pero el punto a discusión en relación con la problemática de la coevolución es que, suponiendo que sea válido el papel de los rearrreglos cromosómicos, las presiones selectivas que se requerirían deberían ser considerables para que puedan existir modificaciones sustanciales para que un par de organismos interactúen y coevolucionen.

Estas tres restricciones genéticas nos establecen fuertes limitaciones en primera instancia al programa adaptativo y por ende a la extensión de este programa a la teoría coevolutiva.

4. Flujo génico

Sobre el papel del flujo génico en las poblaciones naturales se han establecido de manera general dos tipos de evidencias que en gran medida definen problemas conceptuales importantes dentro de la teoría de la evolución. Uno de éstos es sobre la discusión de la validez de la especiación alopatrica en relación a la especiación simpátrica.²⁵ En relación con la coevolución, la existencia o no del flujo génico también es muy importante. En una localidad particular, la existencia del flujo génico determinaría en gran medida que la especialización local fuera mínima, originando una *cohesión* de la especie, incrementando las posibilidades de continuar interactuando y eventualmente *coevolucionar* con sus interactores. Pero si el flujo génico entre las poblaciones fuera mínimo, conduciría a establecer especializaciones locales que limitarían la coevolución de las especies (ver sección sobre las restricciones ecológicas), e incrementaría las posibilidades de diferenciación intraespecífica.

5. Deriva génica

En los últimos años se ha elaborado una nueva teoría sobre los mecanismos que rigen la evolución molecular. Esta fue propuesta por Kimura (1982)²⁶ y King y Jukes (1969)²⁷ denominándola *La teoría neutra de la evolución molecular*. Esta enfatiza que la mayoría de los cambios que rigen a nivel molecular se llevan a cabo por procesos de deriva génica más que por procesos de selección natural y adaptación. Esto ha sido ampliamente documentado y cada vez es más aceptada esta nueva hipótesis entre los estudiosos de la evolución. Si pensamos en su relación con la coevolución nos damos cuenta que si los cambios en las poblaciones aparecen por procesos aleatorios, el posible *acoplamiento* de la evolución conjunta puede aparecer como un proceso co-

incidental más que una historia coevolutiva.

El esclarecimiento y documentación de estas dos últimas restricciones permitirán una mejor discusión sobre sus posibles papeles en la coevolución. Indudablemente ambos fenómenos apuntan como fuertes restrictores de una concepción determinista y en cierta medida gradualista, no sólo de la coevolución sino de una concepción general sobre la evolución.

6. Restricciones funcionales

El estudio de la embriología desde un punto de vista evolutivo ha permitido retomar viejas ideas y concepciones sobre el papel del desarrollo embrionario en la determinación de las características fenotípicas de los organismos. Estas van desde explorar el papel de pequeñas modificaciones durante la ontogenia hasta la relación ontogenia-filogenia.²⁸

Nuevamente es un campo de estudio que requiere todavía de muchas evidencias, pero lo que es cierto es que se empieza a demostrar que un solo cambio durante el desarrollo puede traer efectos en forma de *cascada* que repercuten de manera *drástica* en el fenotipo.²⁹ De ser cierto esto, consideraciones de tipo gradualistas se ven fuertemente criticadas y las resoluciones coevolutivas también se verán limitadas.

CONSIDERACIONES FINALES

De esta manera podemos ver que hablar de coevolución presenta una serie de connotaciones que es importante considerar. Una primera conclusión que podemos derivar es que no toda interacción biológica, cualquiera que ella sea, es sinónimo de coevolución. Además se requiere de una documentación sólida para poder invocar la coevolución.

Por otra parte, el concepto de coevolución está fuertemente aparejado con una idea gradualista y adaptativa casi en su totalidad. Como hemos tratado de señalar, estas ideas han sido seriamente cuestionadas, por lo que hay que ser sumamente cuidadosos al aplicar conceptos como adaptación y coevolución. Esto, desde luego, no niega la posibilidad de que puedan haber procesos graduales en el mundo biológico. Lo que hay que tener en cuenta es que vivimos en un mundo más rico en posibilidades y patrones de cambio evolutivo.

En esta discusión son todavía varias las ideas que se requiere desarrollar para poder llegar a conclusiones más elaboradas.

Esto se desarrollará en otro trabajo, pero quisiera plantear algunas de ellas a manera de apunte final.

Especial atención merece el problema sobre cuáles son los niveles sobre los que se desarrolla la evolución de los organismos. Indiscutiblemente, la metodología de estudio de los fenómenos biológicos es un punto de discusión muy recurrido en los últimos años. Esta discusión ha permitido avanzar en esclarecer, criticar y eliminar viejos dogmas que se consideraban centrales de la teoría evolutiva contemporánea, y a su vez ha planteado ideas muy brillantes sobre cómo realmente evolucionan los organismos. Ideas sobre la jerarquización biológica, los mecanismos específicos, mecanismos como selección de especies, etc., servirán como base en la construcción de una nueva síntesis.

Dentro de esta discusión es muy importante el considerar la posible eliminación de conceptos *funcionales* y plantear conceptos que reflejen cabalmente los procesos biológicos que estamos estudiando. Uno de los conceptos más criticados ha sido el de adaptación y se propone el de *construcción* como alternativa.²⁹ La pregunta es: ¿no debería ocurrir un proceso de crítica similar para el concepto de coevolución? ☞



NOTAS

1. En los últimos años se han publicado algunos libros que ilustran adecuadamente el tipo de evidencias coevolutivas. En particular, Futuyama, D. J. & M. Slatkin (eds.) 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 555. Nitecki, M. H. (ed.) 1983. *Coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 392.
2. Uno de los autores más importantes que han elaborado crítica a la Teoría Sintética es S. J. Gould. Un trabajo que plantea de una manera general esta crítica es: Gould, S. J. 1980. Is a new and general theory of evolution emerging? *Paleobiology* 6 (1): 119-130. Existen numerosos trabajos sobre la

- crítica al Neodarwinismo. En particular ver Olea-Franco, A. La teoría del equilibrio puntuado. Una alternativa al neodarwinismo (en este mismo número) y la bibliografía citada en el mismo.
3. Dentro del campo de estudio de la historia natural de los organismos y sus interacciones, uno de los exponentes más importantes es D. H. Janzen. Uno de los trabajos que mejor ilustran esto es: Janzen, D. H. (ed.) 1983. *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 816.
 4. Roughgarden, J. 1976. Resource partitioning among competing species—a coevolutionary approach. *Theor. Pop. Biol.* 9:388-424.
 5. Futuyama, D.J. & M. Slatkin. 1983. Introduction in Futuyama, D.J. & M. Slatkin (eds.) *Coevolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, pp. 1-13.
 6. Jermy, T. 1976. Insect-host-plant relationship—coevolution or sequential evolution? *Symp. Biol. Hung.* 16:109-113.
 7. Puede considerarse cualquier tipo de interacción biológica, por ejemplo polinizador-planta, dispersor-planta, etc. En cualquiera de ellas se encontrará una compleja relación.
 8. Ver Oyama, K. & F. Espinoza. 1986. ¿Herbívoros y plantas ¿cómo interactúan? *Ciencias* (revista de difusión) 9:38-46.
 9. Brattsen, L. B. 1979. Biochemical defense mechanisms in herbivories against plant allelochemicals. In Rosenthal, G.A. & D. H. Janzen (eds.) *Herbivores: Their Interactions with Secondary Plant Metabolites*. Academic Press, USA, pp. 199-270.
 10. Se limitará a presentar casos de interacción entre herbívoros y plantas por ser éste el campo de estudio del autor.
 11. Ver Rosenthal, G. A. & D. H. Janzen (eds.) 1979. *Herbivores: Their Interaction with Secondary Metabolites*. Academic Press, USA, pp. 718.
 12. Schultes, R.E. & A. Hoffmann. 1982. *Plantas de los Dioses*. Fondo de Cultura Económica, México, pp. 192.
 13. Para una revisión reciente ver Crawley, M. L. 1983. *Herbivory. The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Studies in Ecology V. 10 Blackwell Scientific Pub., London, pp. 437.
 14. Berenbaum, M. 1983. Coumarins and caterpillars: a case for coevolution. *Evolution* 37(1):163-179.
 15. Smith, C. C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecol. Monogr.* 40:349-371. Smith, C. C. 1975. The coevolution

- of plants and seed predators. In Gilbert, L. E. & P. H. Raven (eds.) *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin, pp. 53-79.
16. Gilbert, L. E. 1975. Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In Gilbert, L. E. & P. H. Raven (eds.) *Coevolution of Animals and Plants*. University of Texas Press, Austin, pp. 210-240.
 17. Stebbins, G. L. Coevolution of grasses and herbivores. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 68:75-86.
 18. Ver Denno, R. F. & M. S. McClure (eds.) 1983. *Variable Plants and Herbivores in Natural and Managed Systems*. Academic Press, New York, pp. 717.
 19. Ver Gould, S. J. & R. C. Lewontin. 1983. La adaptación biológica. *Mundo Científico* 3 (22): 214-223.
 20. Ver Soberón, J. Hacia una visión jerarquizada de los fenómenos evolutivos (en este mismo número).
 21. Scott, A. C. & T. N. Taylor. 1983. Plant/animal interactions during the upper carboniferous. *Bot. Rev.* 49(3): 259-307.
 22. Janzen, D. H. & P. S. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.
 23. Para una revisión preliminar ver Stebbins, G. L. 1978. *Procesos de Evolución Orgánica*. Prentice Hall Int., Madrid, pp. 199. Para los interesados en profundizar en este tema, revisar el Volumen 7 de la revista *Annual Review of Ecology and Systematics* (1977).
 24. Para una revisión sobre especiación ver: White, M. J. D. 1978. *Modes of Speciation* W. H. Freeman, San Fco. pp. 455.
 25. Para la discusión de los modos de especiación revisar: Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press, USA. Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6: White M. J. D. 1978. *Op. cit.*
 26. Kimura, M. (ed.) 1982. *Molecular Evolution, Protein Polymorphism and the Neutral Theory*. Springer-Verlag, Japan, pp. 363.
 27. King, J. L. & T. H. Jukes. 1969. Non-Darwinian evolution: random fixation for selectively neutral alleles. *Science* 164:788-798.
 28. Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press, Harvard University Press, USA, pp. 501.
 29. Ver artículo de Lewontin, R. C. (en este mismo número traducido por Olea-Franco, A.).