NOTAS BOTANICAS

SOBRE EL SIGNIFICADO DEL "CO" EN CO-EVOLUCION*

El concepto de co-evolución fue originalmente propuesto por Ehrlich y Raven (1964) y surgió a partir de la evaluación sistemática de una serie de familias de plantas que constituyen el recurso alimenticio explotado por varios grupos de mariposas. Ehrlich y Raven concluyeron que los metabolitos secundarios de las plantas juegan un papel determinante en los procesos de explotación por fitófagos, y visualizaron un proceso de co-evolución en el que las plantas y sus insectos fitófagos viven (en tiempo evolutivo) adaptándose continuamente a cambios en uno y otro. El énfasis que estos autores pusieron en su ensayo es que grupos relacionados de mariposas tienden a explotar grupos relacionados de plantas. Sin embargo, no se avocaron a demostrar que una mariposa dada era el factor responsable de los atributos químicos (metabolitos secundarios) de las plantas que, a su vez son determinantes de los patrones de explotación detectados en su análisis.

Posterior a la publicación de esta obra (ya clásica en la literatura biológica) se ha desencadenado una plétora de estudios sobre interacciones entre plantas y animales con un énfasis evolutivo, en los cuales es común encontrar evidencias de un uso erróneo (o al menos impreciso) del término co-evolución; parece ser que en la mayoría de los casos el problema es conceptual. Tal situación ha sido comentada por Janzen (1980), quien además de señalar las concepciones erróneas más comunes, hace un intento por clarificar el concepto. En este ensayo quisiera hacer una contribución similar pero elaborando en detalle la implicación del "Co" en co-evolución haciendo referencia, en particular, al tipo de interacción en la cual, en tiempo ecológico, sólo el animal se beneficia en forma directa (i. e. casos de herbivorismo y depredación). No incluyo interacciones de tipo mutualista (dispersión, polinización) debido a mi falta de experiencia en esos campos, pero asumo que mi elaboración se aplicaría igualmente a tales interacciones.

Un primer argumento es que es necesario percibir la existencia de dos posibles niveles de interpretación en cualquier interacción planta-animal y estos corresponden

* Dedicado a la memoria de Beatriz Zagorín, estudiante incansable de la ecología y evolución de plantas y animales.

a lo que Baker (1935) llamó interpretaciones (i) Proximal (ecológica) y (ii) Última (evolutiva) de los fenómenos biológicos. Como ejemplo, podemos pensar en un experimento cuidadosamente controlado en el cual se puede definir la jerarquía de aceptabilidad de un gremio de plantas a un herbívoro dado (p. ej. Dirzo 1980). El orden de preferencia determinado de esta forma tiene una interpretación proximal basada en características *actuales* de la planta (calidad tóxica o nutricional, morfología, etc.) y del animal (olfato, características del aparato masticador, etc.). En contraste, la interpretación última (evolutiva) sería que tal cúmulo de características de ambos interactuantes es el resultado de la interacción entre los ancestros de la planta y el animal y que a través de tiempo evolutivo ha 'provisto' a sus descendientes con las características que exhiben *actualmente*. Así, puede ser peligroso concluir que las espinas en las hojas de *Ilex*, que hoy en día impiden el ataque por larvas de *Lasiocampa* (Merz 1959) son el resultado de experiencia ancestral de *Ilex* al daño por *Lasiocampa*. Es posible que las espinas sean la respuesta evolutiva al ataque por otro herbívoro, o incluso que sean la respuesta a una presión de selección totalmente distinta (tal como sería una deficiencia hídrica en el ambiente). Un argumento igual podría aplicarse a la interpretación de alguna característica animal particular (p. ej. un mecanismo detoxificador de fitotoxinas) que confiera a un herbívoro la habilidad para explotar eficientemente una cierta planta.

Un segundo punto implica la distinción de los dos posibles niveles en que una planta y un animal pueden involucrarse en un juego evolutivo con el otro interactuante y que se traducen en dos posibles tipos de respuesta evolutiva: definitiva y no-definitiva. Por ejemplo, si en un determinado habitat las plantas de una población son intensamente dañadas por un cierto herbívoro, la selección natural puede favorecer aquellos genotipos de la población de la planta que mediante algún atributo defensivo (p. ej. un alcaloide altamente tóxico) impiden que la planta sea consumida por dicho herbívoro. Esta sería una solución definitiva si el animal, en virtud de la defensa, perdiese el contacto trófico con su planta (p. ej. emigrando a un habitat diferente o explotando una planta diferente). Tal respuesta sería equivalente a la que se produce frente al "desafío" adaptativo de un factor físico (p. ej. baja temperatura invernal), es decir, una vez producida la respuesta evolutiva, cesa la interacción. En interacciones como esta, en que la planta y el animal se 'separan' ecológicamente, la presencia de características que (i) confieran defensa a la planta o (ii) permitan a un herbívoro explotar una planta (que posee ciertas defensas) podría tener un origen evolutivo, pero no necesariamente implican co-evolución. Si mediante experimentos u observación de campo podemos establecer que un herbívoro posee atributos que se produjeron bajo presión de selección para romper la armadura defensiva (química, morfológica, fenológica) de una planta (= evolución), esto no necesariamente implica que la defensa que la bestia logra romper fue producida evolutivamente, en respuesta a la presión de selección ejercida por la actividad trófica de este mismo animal.

En contraste, si la actividad trófica de un animal origina la evolución de alguna respuesta defensiva de la planta y a su vez, ciertos genotipos en la población del herbívoro responden produciendo algún mecanismo de contra-defensa (p. ej. un sistema de toxicador de alcaloides) que por selección natural ponga al animal nuevamente en condición de explotar a la planta, tendremos una situación en la cual la respuesta evolutiva en la población del animal surge ahora como consecuencia directa de la respuesta evolutiva en la población de la planta. Esta respuesta es del tipo no-

definitiva porque tiene el potencial de repetirse varias veces *recíprocamente*. El punto crucial del argumento es que es precisamente esta reciprocidad de la interacción evolutiva lo que constituye el "Co" en co-evolución (ver Dirzo & Harper 1982).

El estudio de la evolución de estas intrincadas relaciones entre plantas y animales es fascinante. Sin embargo es difícil ilustrarlo ya que en general, carecemos de herramientas útiles para probar eventos que ocurrieron mucho tiempo atrás. En ausencia de un registro fósil que documente este tipo de fenómenos, la alternativa (generalmente única) es interpretar información actual en un contexto retrospectivo, y así tratar de deducir cómo un cierto proceso co-evolutivo pudo haber ocurrido. Este problema es menos agobiante para el estudioso de la interacción patógeno-planta en sistemas cultivados donde muchas generaciones de ambos interactuantes y un proceso de continuos 'saltos' entre virulencia y resistencia ocurren frente a los ojos del investigador (p. ej. Flor 1955). Este tipo de sistemas ilustran claramente el significado del "Co" en co-evolución y ofrecen una oportunidad ideal para 'observar' la selección natural en acción. Desafortunadamente hay pocos estudios para sistemas naturales que ofrezcan una visión tan convincente del proceso co-evolutivo; no obstante, en algunos pocos casos la información producida es tan fascinante y la interacción actual es tan intrincada, que es difícil escapar a considerarla compatible a una proceso co-evolutivo (p. ej. Brower 1969, Smith 1970, Dollinger *et. al.*, 1973, Dirzo & Harper 1982).

En la literatura reciente se ha empezado a acumular cierta cantidad de información sobre aspectos de "co-evolución" (p. ej. Harborne 1978), pero en la mayoría de estos casos la interpretación que se puede derivar es, en esencia, de tipo proximal o de evolución en un solo sentido (planta→animal o viceversa).

Para finalizar, quisiera enfatizar que en ausencia de evidencias de evolución recíproca para una misma interacción será injustificado invocar a la co-evolución como el mecanismo responsable de las interacciones tróficas que observamos, por ejemplo entre osos Koala y plantas de eucalipto en Australia, o entre mariposas *Uranus* y plantas de corcho (*Omphalea cardiophylla*) en Veracruz.

BIBLIOGRAFIA

- BAKER, J.R. 1938. **The evolution of breeding seasons**. Evolution, Essays Presented to E.S. Goodrich (Ed. por G.R. De Beer), pp. 161-177. Oxford University Press, New York.
- BROWER, L.P. 1969. Ecological chemistry. **Scientific American**, 220: 22-29.
- DIRZO, R. 1980. Experimental studies on slug-plant interactions. I. The acceptability of thirty plant species to the slug *Agriolimax caruanae*. **Journal of Ecology**, 68: 981-998.
- DIRZO, R. & HARPER, J.L. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. III. Differences in the acceptability of individual plants of *Trifolium repens* to slugs and snails. **Journal of Ecology**, 70: 101-117.
- DOLLINGER, P.M., EHRLICH, P.R., FITCH, W.L. & BREEDLOVE, D.E. 1973. Alkaloid and predation patterns in Colorado lupine populations. **Oecologia**, 13: 191-204.
- EHRLICH, P.R. & RAVEN, D.H. 1965. Butterflies and plants: a study on coevolution. **Evolution**, 18: 586-608.

- FLOR, H.H. 1955. Host-parasite interaction in flax rust - its genetic and other implications. **Phytopathology**, 45: 680-685.
- HARBORNE, J.B. 1978. **Biochemical aspects of plant and animal coevolution**. Academic Press, London.
- JANZEN, D.H. 1980. When is it coevolution? **Evolution**, 34: 611-612.
- MERZ, E. 1959. Pflanzen und Raupen. Über einige Prinzipien der Futterwahl bei Gross-Schmetterlingerraupen. **Biologisches Zentralblatt**, 78: 152-188.
- SMITH, C.C. 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. **Ecological Monographs**, 40:349-371.

DR. RODOLFO DIRZO
Instituto de Biología,
U.N.A.M.,
Depto. de Botánica,
Apdo. Postal 70-233,
México 04510, D. F.