

Mecanismos genéticos del proceso de coevolución

Francisco
Fontúrbel
Carlos
Molina

El concepto de coevolución planteado por Odum¹ define a este proceso en el marco de una selección natural reciproca entre dos o más grupos de organismos, entre los cuales se generan estrechas relaciones ecológicas, mas no se produce ningún intercambio de información genética. Este tema provoca polémica en la actualidad, puesto que algunas corrientes científicas apoyan su existencia^{2, 3} (y respaldan su opinión con bases genéticas explicativas^{3, 4}), mientras que otras posturas –como la de Jolivet⁵ más bien lo ponen en duda.

La coevolución se define como un proceso de selección natural reciproca, pero es también un proceso de selección que depende de la frecuencia de los alelos; es decir, la fuerza con la que actúa la selección natural se expresa mediante una función matemática de la frecuencia de los grupos alélicos involucrados. Además, la selección natural no se debe considerar separada de los procesos ecológicos, ya que mediante las diferentes interacciones ecológicas sucede el proceso de selección, el cual refuerza las formas mejor adaptadas y elimina a las de menor eficacia biológica.

En esta revisión se toma como referencia las distintas teorías y mecanismos relativos al tema y se ofrece un panorama general de los aspectos genéticos –correlacionándolos con los ecológicos– involucrados en el proceso de coevolución en plantas.

TENDENCIAS Y PROBLEMÁTICAS ACTUALES

DE LA TEORÍA DE COEVOLUCIÓN

Actualmente todavía se debate el concepto de coevolución y su aplicabilidad en la naturaleza.⁶ Dicha teoría ha sido investigada en varios niveles, desde los virus⁷ hasta organismos eucariotas más complejos, como artrópodos y angiospermas.⁸ Sin embargo, la discusión continuará mientras no quede claro el trasfondo genético del tema ni se perciba de manera objetiva su interrelación con los procesos ecológicos (aunque muchas veces éstos parezcan confusos y provoquen subjetividades de interpretación por parte de las diferentes corrientes científicas).

Si bien muchos estudios han aportado pruebas significativas de que existe una interacción de este tipo entre dos o más organismos,¹⁰⁻¹⁴ otros estudios han mostrado evidencias experimentales que sugieren que no hay una asociación verdadera entre los fenómenos observados,¹⁵⁻¹⁷ sino que simplemente son eventos aleatorios inespecíficos. Sea cual sea la posición que se adopte, es innegable que existe algún mecanismo de selección recíproca entre los organismos, se denomine o no coevolución.

© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.



© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.

BASES GENERALES DEL PROCESO COEVOLUTIVO

La idea de una evolución paralela y coordinada la planteó por primera vez Darwin¹⁸ en su libro *El origen de las especies* (1859), a partir de la relación de polinización y alimentación que observó entre algunas orquídeas y los abejorros. La idea fue plasmada en dicho texto hace más de cien años, pero el concepto de coevolución no se implementó oficialmente sino hasta mucho tiempo después. Odum¹ lo definió como la selección recíproca entre dos o más especies estrechamente relacionadas pero sin intercambio genético.

En los últimos años se han efectuado muchas investigaciones relacionadas con la coevolución, fundamentalmente con el afán de validarla –o rechazarla– como teoría y parte de la evolución. En 1965, Ehrlich y Raven¹⁹ acuñaron este término dentro de la biología moderna con base en el estudio que realizaron sobre mariposas y plantas. Sobre esa base conceptual fueron muchos los autores que a su vez analizaron el proceso de coevolución.

El proceso coevolutivo y sus implicaciones fueron estudiados con mayor énfasis en las plantas, por la evidente interacción específica que tienen con otros organismos como, por ejemplo, los insectos. En este sentido, investigadores de renombre, como Dodson²⁰ –quien observó que el 50% de las especies de orquídeas conocidas se asocian con insectos–, contribuyeron notablemente al conocimiento que hoy en día tenemos sobre el tema.

PROCESOS Y MODELOS GENÉTICOS DE LA COEVOLUCIÓN

La coevolución se ha investigado desde hace varias décadas en el aspecto ecológico, sin embargo, son pocos los estudios



genéticos que se han efectuado al respecto. El análisis de la genética de la coevolución es un requisito fundamental para comprender este tipo de interacciones; por ello, en los últimos años ha adquirido mayor importancia y se han realizado varios estudios enfocados a delimitar un marco referencial que explique –o, por lo menos, trate de explicar– el proceso coevolutivo desde el punto de vista genético y molecular.

El proceso coevolutivo incluye una serie de cambios recíprocos producidos en dos o más poblaciones no consanguíneas, de las cuales una actúa como factor de selección de la otra y viceversa, en una sucesión de adaptaciones.³ En este sentido, la coevolución se empieza a entender en términos de genética; se interpreta entonces como una selección efectuada a nivel de fenotipo bajo diferentes aspectos del contexto evolutivo, y éste a su vez se percibe como resultado de dicha selección.⁴

Volviendo a lo planteado por Darwin,¹⁸ la teoría de la selección natural considera dos elementos fundamentales: la sobrevivencia y la reproducción, parámetros que, combinados, hoy en día se conocen como eficacia biológica. Las interacciones entre los organismos se miden en términos de cambio de la

eficacia biológica;²¹ una interacción negativa reduce la eficacia biológica de la parte afectada o de ambas, y de la misma manera, una interacción positiva la favorece.

El punto de partida para el estudio genético de la coevolución fue el modelo “gen por gen”,³ en el cual se considera por separado cada característica dentro de la coevolución. Este modelo fue muy útil para comenzar a desarrollar las propuestas de coevolución en genética, y ayudó a dilucidar el papel protagónico de la selección natural en este proceso. Sin embargo, este modelo se tornó rápidamente obsoleto, porque resulta evidente que una interacción coevolutiva no es el producto del cambio de un gen o de unos cuantos genes aislados, sino de un *pool* génico cuyas partes interactúan entre sí y también con factores extrínsecos.

Feeny²¹ realiza un interesante planteamiento mediante el modelo multigénico, que llevó a cuestionar el modelo de “gen por gen” de Thompson. Feeny explica la coevolución en términos bioquímicos, donde las sustancias químicas orgánicas e inorgánicas son las que actúan como mensajeros y condicionan un cambio coordinado entre las poblaciones. Si bien en los procesos de coevolución no existe un intercambio de material genético entre las partes involucradas (de acuerdo a la definición de Odum¹), los numerosos estudios de filogenia que se han efectuado entre poblaciones que se cree han

© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.



coevolucionado hasta el estado fenotípico actual (estado clímax), mostraron que están estrechamente relacionadas, haciéndose evidente esta asociación en los cladogramas generados por diferentes análisis.^{13, 17, 22, 23} Feeny²¹ propone que el mecanismo de interacción entre las distintas partes es meramente bioquímico. Para fundamentar su propuesta, ofrece como ejemplo la interacción de plantas e insectos en condiciones de herbivoría, donde la planta es afectada negativamente por el herbívoro (o el parásito, en algunos casos), lo cual reduce su eficacia biológica; esto obliga a la planta a cambiar su metabolismo y a producir químicos tóxicos para los atacantes, frente a los cuales éstos reaccionan y se reduce la eficacia biológica de la población, pero una fracción de mutantes son resistentes a tales tóxicos y son los que resultan seleccionados favorablemente.^{8, 22}

Se plantea que la interacción a nivel químico provoca una asociación cada vez más estrecha entre las partes involucradas, y a partir de ello se distinguen interacciones químicas de niveles primario y secundario. Las interacciones de nivel primario son aquellas que influyen directamente en la eficacia biológica de la parte contraria, y las de nivel secundario las que influyen indirectamente (como la atracción de enemigos naturales del predador¹⁰). Este proceso genera paulatinamente mayor especificidad, de ahí que no es extraño que los insectos participantes en un proceso de este tipo sean monofágicos u oligofágicos.⁵ El componente bioquímico de la interacción puede ocurrir en dos niveles: primero, a nivel de reconocimiento del hospedero y, segundo, a nivel de sustancias venenosas. La parte contraria es capaz de reaccionar en estos dos ni-



veles, adquiriendo resistencia o por medio de estrategias de desintoxicación, sin embargo, un "ataque" químico muy fuerte puede ocasionar la ruptura del proceso coevolutivo.²¹

La teoría bioquímica de la coevolución considera que la mutación y la recombinación genética son los factores preponderantes de adaptación y selección, a corto y mediano plazo; asimismo, plantea que tales factores propician la selección recíproca al crear "islas químicamente defendidas",²¹ las cuales se entienden como grupos discretos de poblaciones bioquímicamente "compatibles", que pueden interrelacionarse sin verse afectadas por la barrera de los químicos de defensa. Esta teoría además propone que una mayor competencia y territorialismo²⁰ entre los individuos de una de las partes, producirá una mayor especificidad en la relación coevolutiva; sin embargo, el grado de asociación depende de la relación costo-beneficio para ambas poblaciones.

Si bien la teoría bioquímica da muchas luces sobre el mecanismo molecular de la coevolución, no explica la dinámica del proceso en términos genéticos lógicos. Para comprender bien el proceso que ocurre a nivel genético, también tiene que tomarse en cuenta el factor biogeográfico. Para ser partícipes en un proceso coevolutivo, las poblaciones forzosamente deben coincidir en un mismo ámbito geográfico; a su vez, el entorno debe ofrecer las condiciones adecuadas para propiciar una geografía en mosaico³ –la cual genera, por su parte, algo parecido a un aislamiento geográfico necesario para desencadenar la coespeciación. A partir de lo anterior, se distingue la asociación por descendencia y la asociación por colonización.²³ En la asociación por descendencia, la historia natural de las especies involucradas coincide en un ámbito espacio-temporal, mientras que en la asociación por colonización, no.

La posibilidad de una coevolución entre dos o más especies está limitada por el ámbito geográfico³ relacionado con la diversidad de especies,² y se ha observado que este proceso –al menos inicialmente– tiene un comportamiento similar al de la deriva genética; ésta causa una fuerte fluctuación de las frecuencias génicas (puesto que es un proceso de selección dependiente de la frecuencia de los alelos), que a la larga tiende a reducir el lastre génico de las poblaciones y ocasiona el establecimiento de polimorfismos discretos intrapoblaciones, es decir, se reduce la variación. Ambas partes se ven afectadas por una especialización por selección.⁸ A este fenómeno

© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.





de reducción de variación asociado a la selección se le conoce como *paradoja de la variación*,⁴ puesto que la selección normalmente tiende a aumentar o, por lo menos, a mantener la variación, pero en este caso la variación se reduce por la presión selectiva del conjunto. Las respuestas coevolutivas entre los organismos involucrados son bidireccionales, van de A a B y de B a A,⁸ y generan una “estrategia evolutiva estable”² relacionada con la optimización de la interacción para aumentar al máximo la eficacia biológica.

PAPEL DE LA SELECCIÓN NATURAL EN EL PROCESO COEVOLUTIVO

La selección natural es una fuerza que no puede mejorar indefinidamente a las especies y, de igual manera, su intervención en los procesos coevolutivos conduce a una cumbre o punto de equilibrio estable (que en ecología se conoce como estado clímax). Pero éste es un equilibrio dinámico (en constante cambio), puesto que la capacidad de respuesta de la evolución se ve limitada por factores de coacción funcional. En ellos, un carácter depende del otro y generan combinaciones incompatibles de cambio, las cuales retardan o anulan el proceso de adaptación. En el caso de la coevolución, la selección actúa con los mismos parámetros sobre todas las partes.⁴

Se puede entender de diferente manera el papel de la selección en el proceso coevolutivo, de acuerdo al “blanco” sobre el que ésta actúa. Para este efecto se reconocen varios niveles de acción de la selección natural:

- Selección individual: es la que se realiza al nivel de la eficacia de cada individuo (especie), aporta al incremento gradual de mejoras, y busca la cúspide de la superficie adaptativa (conjunto de adaptaciones que llevan a una máxima eficacia biológica).
- Selección de grupo: es la que actúa al nivel de un conjunto de individuos relacionados y toma en cuenta los fenómenos de migración, extinción, fijación de alelos, etcétera.
- Selección de especies: funciona al nivel de procesos de extinción y especiación causados por las diferentes respuestas de la contraparte coevolutiva.
- Selección de ecosistemas: las asociaciones de las poblaciones en ecosistemas reducen la probabilidad de extinción y aumentan la de dispersión, ya que las especies se benefician recíprocamente dentro de la homeostasis del ecosistema. Se



© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.

considera al ecosistema como un “superorganismo” hecho de especies mutuamente coadaptadas que le confieren más ventajas en relación con las especies individuales.

La coevolución se basa, entonces, en un proceso de selección de grupo –ya sea al nivel de grupos pequeños, de especies o de ecosistemas– y forma una organización más compleja que hace frente a la selección de los componentes de manera conjunta.

El efecto de la selección entre un grupo de poblaciones relacionadas se puede medir por medio de las tasas de cambio morfológico y las tasas de cambio taxonómico. Las tasas de cambio morfológico (o fenotipo) son las más usadas por su directa relación a la adaptación; sin embargo, la mayoría de los problemas con los que ha tropezado la ecología –cuando pretende explicar la coevolución– surgieron por basarse



© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.

exclusivamente en ese parámetro, y no se había encontrado explicaciones lógicas para muchos casos porque no se conocía el trasfondo genético de la interacción.⁴

INTERRELACIÓN GENÉTICA-ECOLOGÍA EN LA COEVOLUCIÓN

Por los modelos vistos anteriormente y el razonamiento lógico efectuado con base en ellos, se ha demostrado que no es posible separar el aspecto genético de la ecología ni el ecológico de la genética, pues ambos componentes establecen una interrelación muy estrecha que se manifiesta a nivel de fenotipos y de interacciones ecológicas. Por ello, estos dos factores no son susceptibles de ser analizados aisladamente ni considerados por separado. Bajo esta óptica, se deben tomar en cuenta los siguientes criterios:

- En coevolución no se puede hablar de un componente dominado y un componente dominante, pues ambos participan de igual forma en el proceso, aunque con respuestas diferentes.



- El proceso de coevolución no responde a adaptaciones lamarckianas (adaptaciones dirigidas); el mecanismo genético se sustenta en la mutación y cambio aleatorio, y solamente los cambios ecológicamente benéficos (en relación con la respuesta de la otra población coevolucionante) serán los que definan el camino hacia un estado más favorable (entendido tanto en función al balance costo-beneficio, como a la eficacia biológica).

- La coevolución no sucede a nivel de genes ni de células ni siquiera de individuos, sino a nivel de poblaciones e involucra a todos los factores genéticos y ecológicos de las mismas.

- La genética y la ecología pueden entenderse bajo un modelo de causa y efecto.

CONCLUSIONES

Si bien el proceso de coevolución como mecanismo para la especiación –e incluso como parte de la evolución– sigue siendo cuestionado y discutido por las diferentes corrientes de científicos, en la actualidad existe un mayor respaldo a esta teoría gracias a la genética.

El proceso de coevolución representa un caso complejo de selección natural recíproca y dependiente de la frecuencia génica entre dos o más poblaciones. Es un proceso aleatorio y ecológicamente muy complicado, pero no es un proceso obligatorio en la naturaleza.

Se han planteado varias teorías y desarrollado distintos modelos para tratar de explicar la coevolución en función de genes (el modelo gen por gen y el modelo multigénico) y con relación a interacciones bioquímicas. Cada uno de estos modelos por sí solo no abarca la verdadera dimensión del proceso coevolutivo, pero una interrelación entre ellos puede proporcionar una buena aproximación.

El papel de la genética en la coevolución debe ser considerado conjuntamente con el aspecto ecológico, puesto que la vinculación entre estas dos disciplinas es muy estrecha y permite entender el contexto de este fenómeno.

REFERENCIAS

¹ Odum, E., *Ecología: Peligría la vida*, Editorial Interamericana, México, 1995, p. 192.

² Roughgarden, J., The theory of coevolution, en Futuyma y Slatkin (editores), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, 1983, pp. 33-64.



³ Thompson, J., *The coevolutionary process*, University of Chicago Press, Chicago, 1994, pp. 203-218.

⁴ Slatkin, M., Genetic background, en Futuyma y Slatkin (editores), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, 1983, pp. 14-32.

⁵ Jolivet, P., *Insects and plants: parallel evolution and adaptations*, 2a. ed., Sandhill Crane Press, Florida, 1992, pp. 157-163.

⁶ Fontúbel, F. y Mondaca, D., Coevolución insecto-planta en la polinización, *Revista estudiantil de Biología*, 1 (1), 2000, pp. 18-27.

⁷ Achá, D., Coevolución del virus de la inmunodeficiencia humana y resistencia a drogas antiretrovirales, documento inédito, 2001.

⁸ Feisinger, P., Coevolution and pollination, en Futuyma y Slatkin (editores), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, 1983, pp. 282-292.

⁹ Fontúbel, F., Rol de la coevolución planta-insecto en la evolución de las flores cíclicas en las angiospermas, *Ciencia Abierta* (<http://cabierta.uchile.cl>), 17, 2002.

¹⁰ Paré, P. y Tumlinson, J., Plant volatiles as a defense against insect herbivores, *Plant Physiology*, 121, 1999, pp. 325-331.

¹¹ Simonet, P., Navarro, E., Rouvier, C., Reddell, P., Zimpfer, J., Dommergues, Y., Bardin, R., Combarro, P., Hamelin, J., Domenach, A., Goubière, F., Prin, Y., Dawson, J. y Normand, P., Coevolution between *Frankia* populations and host plants in the family *Casuarinaceae* and consequent patterns of global dispersal, *Environmental Microbiology*, 1 (6), 1999, pp. 525-533.

¹² Ashen, J. y Goff, L., Molecular and ecological evidence for species specificity and coevolution in a group of marine algal-bacterial symbiosis, *Applied and Environmental Microbiology*, 66 (7), 2000, pp. 3024-3030.

© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.



© Patricia Aridjis, de la serie *Las horas negras*, México, D.F., 2000-2004.

¹³ Percy, D., Origins and host specificity of legume-feeding psyllids (*Psylloidea, Hemiptera*) in the Canarian Islands, <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/~dpercy/psyllids.htm>, University of Glasgow, 2000.

¹⁴ Pfunder, M. y Roy, B., Pollinator-mediated interactions between a pathogenic fungus, *Uromyces pisi* (*Pucciniales*), and its host plant, *Euphorbia cyparissias* (*Euphorbiaceae*), *American Journal of Botany*, 87 (1), 2000, pp. 48-55.

¹⁵ Brewer, S., 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), 1999, pp. 1264-1271.

¹⁶ Leger, R., Screen, S. y Shams-Pirzadeh, B., Lack of host specialization in *Aspergillus flavus*, *Applied and Environmental Microbiology*, 66 (1), 2000, pp. 320-324.

¹⁷ Weiblen, G., Phylogenetic relationships of functionally *Diœcious ficus* (*Moraceae*) based on ribosomal DNA sequences and morphology, *American Journal of Botany*, 87 (9), 2000, pp. 1342-1357.

¹⁸ Darwin, C., *El origen de las especies*, Planeta Agostini, Barcelona, 1992, pp. 57-79.

¹⁹ Ehrlich, P. y Raven, P., Butterflies and plants: a study of coevolution, *Evolution*, 18, 1965, pp. 586-608 (citado en Odum, ver referencia 1).

²⁰ Dodson, C., Coevolution of orchids and bees, en Gilbert y Raven (editores), *Coevolution of animals and plants*, University of Texas Press, 1975, pp. 91-99.

²¹ Feeny, P., Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores, en Gilbert y Raven (editores), *Coevolution of animals and plants*, University of Texas Press, 1975, pp. 3-15.

²² Futuyma, D., Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants, en Futuyma y Slatkin (editores), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, 1983, pp. 207-231.

²³ Wiley, E.O., Siegel-Causey, D., Brooks, D.R. y Funk, V.A., The compleat cladist: a primer of phylogenetic procedures, University of Kansas, Special Publication, 19, 1991, pp. 113-115.

Francisco Fontúbel, Departamento de Ingeniería Ambiental, Escuela Militar de Ingeniería, La Paz, Bolivia. fonturbel@yahoo.es;
Carlos Molina, Unidad de Limnología, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia. camoar6088@hotmail.com