

COEVOLUCION DE PLANTAS E INSECTOS

José Luis Viejo Montesinos¹

¹ Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid.

1. ¿QUE ES LA COEVOLUCION?

El término coevolución fue acuñado por Ehrlich y Raven (1964) en un trabajo ya clásico referido a la evolución paralela de las plantas y las mariposas. Paul Ehrlich es uno de los más conocidos y competentes naturalistas norteamericanos, la mayor parte de cuya labor científica se ha dedicado al estudio de las mariposas, su ecología y su conservación. Peter Raven es otro famoso naturalista estadounidense, en este caso botánico. Ambos han trabajado durante largo tiempo en la Universidad de Stanford. Y menciono expresamente su especialización científica para resaltar que ya en su origen, la palabra coevolución se refirió en concreto a las relaciones evolutivas mutuas entre plantas e insectos. No quiere esto decir que antes de 1964 no se hubiera hablado y escrito sobre este fenómeno evolutivo, ya que, si bien el término es reciente, la idea es tan antigua como el concepto mismo de evolución; ya DARWIN (1859) en el capítulo IV (dedicado a la Selección Natural) de *El Origen de las especies*, y a propósito de la polinización de las flores por insectos, afirma: '*Así puedo comprender cómo una flor y una abeja podrían poco a poco, ya simultánea, ya alternativamente, modificarse, adaptándose la una a la otra del modo más perfecto por la conservación continuada de todos los individuos que presentasen ligeras desviaciones de estructura mutuamente favorables*' (p. 104 de la edición española de Ediciones Zeus, 1970). Tampoco quiero decir que el fenómeno coevolutivo se refiera exclusivamente a la relación de las plantas con los insectos (o a la inversa), pues, tanto por su definición, como por su aplicación, el término coevolución se ha empleado también en la relación entre muchos organismos, como huéspedes y parásitos, presas y depredadores, especies que compiten mutuamente, etc.

JANZEN (1980) proporciona una definición restrictiva de coevolución: Cambio evolutivo en un rasgo de los individuos en una población en respuesta a un rasgo de los individuos de una segunda población, seguido por una respuesta evolutiva por la segunda población al cambio en la primera. Esta definición requiere especificidad y reciprocidad: la evolución de un rasgo en una especie es respuesta a la evolución de otro en otra. Esta definición excluye los casos de especies cuyos rasgos son recíprocamente congruentes, pero uno no es consecuencia directa del otro; el propio JANZEN (1980) pone un ejemplo: Es igualmente posible que las características de los frutos

con semillas dispersadas por mamíferos hayan coevolucionado con las necesidades alimenticias de los mamíferos, que el mamífero hubiera entrado en la residencia ecológica de la planta con sus preferencias alimenticias ya establecidas, y sencillamente comenzó a alimentarse de los frutos que encontró, y que se ajustaban a su dieta. De igual modo, puede haberse dado el caso de que las defensas (químicas o mecánicas) de una planta contra los insectos fitófagos actuales no sean el resultado de una coevolución entre esa especie vegetal y estos insectos, sino que los responsables pueden haber sido especies de insectos ya extinguidas, pero que ocuparon esa especie vegetal en el pasado. Si se relajan las restricciones de la definición de Janzen, y no se exige ni simultaneidad ni especificidad, tendremos lo que se ha llamado *coevolución difusa*, que podríamos definir como los cambios evolutivos mutuos sufridos por las especies a causa de su interacción ecológica. A lo largo de esta exposición consideraremos como coevolución lo que aquí hemos definido como coevolución difusa.

La coevolución es un campo de investigación biológica de creciente interés. Desde un punto de vista histórico, los estudios coevolutivos pueden agruparse en tres etapas: la primera va desde la génesis misma del concepto de evolución, a mediados del siglo pasado, hasta la aparición del neodarwinismo, en los años cuarenta; la segunda empieza con la consolidación de la teoría sintética de la evolución y desemboca en los estudios de Ehrlich y Raven, en los años sesenta; la tercera llega desde esa época hasta la actualidad.

El estudio de la coevolución puede afrontarse desde diversos puntos de vista, frecuentemente complementarios. Es evidente que este fenómeno tiene una base genética, por lo que se ha abordado mediante el estudio de los cambios genéticos acaecidos en dos o más poblaciones que interactúan, como hicieron Fenner y Ratcliffe (1965) con la mixomatosis, o Futuyma (1970) con *Drosophila* (FUTUYMA & SLATKIN, 1983).

El fenómeno coevolutivo también ha sido objeto de estudio para los paleontólogos (por ejemplo, STANLEY & al., 1983), a través de especies cuyos cambios graduales reflejan una influencia mutua a lo largo del registro fósil, como han sugerido COE y otros (1987) respecto a los dinosaurios y las plantas terrestres.

En los últimos años ha cobrado notable impulso la aproximación a la coevolución desde la sistemática, en particular mediante el estudio de la cladogénesis paralela, esto es, la reconstrucción de los árboles genealógicos de las especies que se supone han coevolucionado durante largo tiempo (STONE & HAWKSWORTH, 1986); esto queda de manifiesto con más claridad en las cladogénesis de los parásitos y sus huéspedes, en las que se han encontrado elegantes paralelismos, lo que ha dado lugar a la formulación de la llamada regla de Fahrenholz: la filogenia de los parásitos refleja la filogenia de los huéspedes (MITTER & BROOKS, 1983; LYAL, 1986; BEVERIDGE, 1986).

La morfología funcional y la fisiología han proporcionado copiosas pruebas de coevolución, y han constituido el objeto primero y principal de los biólogos interesados en el estudio de los fenómenos coevolutivos. En este campo la bibliografía es muy abundante, y en ella se analizan y detallan relaciones ecológicas tan conocidas e interesantes como la polinización y la ecología floral (por citar sólo algunos trabajos: FAEGRI & Van der PIJL, 1979; BARTH, 1991; HEINRICH, 1975), la mediación química entre organismos que interactúan, especialmente plantas e insectos (HARBORNE, 1988; SPENCER, 1988; ROITBERG & ISMAN, 1992), el mimetismo, la alimentación, y una larga nómina de aspectos morfológicos y fisiológicos (GILBERT & RAVEN, 1980; FUTUYMA & SLATKIN, 1983; JOLIVET, 1986; entre muchos otros libros).

En fin, el estudio de la coevolución también se afronta mediante el análisis de los patrones geográficos, que pueden aportar pruebas complementarias acerca de la coevolución de especies, además de contribuir a la interpretación de los eventos históricos que han sufrido las áreas de distribución geográfica (HUMPHRIES & al., 1986).

2. RELACIONES ENTRE PLANTAS E INSECTOS.

Las relaciones entre las plantas y los insectos son tan antiguas, como variadas. Su intensidad y complejidad confieren un enorme interés a este campo de la ecología evolutiva, en el que (hay que adelantar) no siempre se puede hablar de coevolución, ni aun en el amplio sentido de coevolución difusa que hemos adoptado. Entre las múltiples relaciones entre plantas e insectos, podemos destacar y detallar dos: la fitofagia y la polinización, aunque hay muchas otras, como la cecidogénesis (formación de agallas en las plantas), la mirmecofilia (coevolución entre ciertas plantas y hormigas), la dispersión de semillas por insectos (en particular hormigas) o las plantas insectívoras.

2.1. FITOFAGIA

Fitofagia es el régimen alimenticio que tienen

los animales que ingieren únicamente materia vegetal. También en este caso adoptamos un criterio amplio, e incluimos en el concepto no sólo la alimentación con tejidos vegetales vivos, sino también muchas otras sustancias producidas por las plantas, como savia, polen, esporas o madera.

La diversidad de los insectos fitófagos es asombrosa. Del millón de especies de insectos que se conocen, cerca de cuatrocientas mil son fitófagas (STRONG & al., 1984). Para establecer comparaciones, podemos señalar que de las aves se conocen 8.500 especies, y de mamíferos 4.500. Pero probablemente las cifras de insectos fitófagos se quedan cortas, pues la mayor parte de la entomofauna de los trópicos y selvas ecuatoriales se desconoce, por lo que no sería exagerado afirmar que es probable que haya varios millones de especies de insectos, la mitad de los cuales pueden ser fitófagos. Sin embargo, esta exuberante diversidad que se muestra en los niveles taxonómicos más bajos, la especie, el género o la familia, no se corresponde con los patrones de organización general, es decir, con los órdenes, ya que de los 29 que se han reconocido en la clase de los insectos, sólo 9 tienen una apreciable cantidad de especies fitófagas: Coleópteros (con unas 330.000 especies conocidas, el 35 % de las cuales son fitófagas), himenópteros (100.000 especies, 11 % fitófagos), lepidópteros (más de 100.000 especies, 99 % fitófagos), dípteros (85.000, 29%), hemípteros (82.000, 90%), ortópteros (17.000, 99%), tisanópteros (5.000, 90%), fásmidos (2.500, 99%) y colémbolos (1.500, 50%).

2.1.1. Dificultades de la fitofagia.

En apariencia las plantas ofrecen una residencia ecológica óptima para los insectos: son abundantes, no se mueven, y por lo tanto no pueden escapar, y tienen considerable materia orgánica susceptible de ser ingerida. Sin embargo, las plantas no suponen un lugar de residencia tan cómodo como parece, ni alimentarse de ellas es tan ventajoso. Veamos por qué.

La vida sobre las plantas supone tres principales riesgos: desecarse, caerse y ser devorado. La desecación no es problema menor en la vida de los insectos, ya que, como animales de pequeño tamaño, la relación entre su superficie y su volumen es bastante alta, por lo que la pérdida de vapor de agua a través de sus tegumentos es alta. Los fitófagos han desarrollado mecanismos que, por un lado, evitan lo más posible exponerse a la desecación, o compensan las pérdidas con la ingestión de alimentos jugosos. Lo primero lo consiguen colocándose en zonas protegidas del sol o del viento, cubriéndose de secreciones (como los cóccidos y otros homópteros) o, mejor aún, penetrando en los tejidos de la planta (por lo que se les llama endófitos). Lo segundo lo logran mediante dietas a base de tejidos acuosos de la planta (hojas tiernas, frutos frescos, etc.) o directamente tomando savia; en este último caso, el problema es el contrario: el alimento es en exceso diluido, y deben desarrollar

mecanismos que lo concentren, por lo que los insectos chupadores de savia expulsan residuos digestivos líquidos. Es obvio que los insectos fitófagos también pueden beber, aunque esto no es siempre posible.

La superficie de las plantas suele ser lisa y escurridiza o aterciopelada y pilosa. En cualquier caso, los insectos que caminan por tallos, hojas, flores o frutos, tienen que haber desarrollado mecanismos de anclaje que les eviten las caídas. Así, no es raro encontrar adaptaciones en las patas tales como garfios, pequeños pelos tarsales (que se adhieren como el 'velcro'), y otros mecanismos. Asimismo algunos insectos segregan hilos de seda, con los que tejen almohadillas que les sirven de sujeción; otros (en especial los hemípteros) se agarran a la planta por el rostro, que no es sino su aparato chupador. Algunos, en fin, solucionan el problema del enganche mediante la introducción de todo su cuerpo en los tejidos de la planta, que les sirve tanto de refugio (en galerías, minas, etc.) como de alimento; son los endófitos.

Pero, con todo, la principal dificultad de los insectos fitófagos es la calidad misma del alimento. El contenido energético de la materia vegetal, como media, es un 20% menor que el de los tejidos animales; además, la eficiencia, es decir, la proporción entre la biomasa asimilada con respecto a la ingerida, es sensiblemente peor en los fitófagos que en los carnívoros: mientras que éstos convierten en tejidos propios entre el 38 y el 51% de su alimento, los fitófagos sólo entre el 2 y el 38%. A esta escasa eficiencia alimenticia se une una circunstancia bastante destacable, y que supone un factor limitante más; se trata del bajo contenido en nitrógeno de los tejidos vegetales (MATTSON, 1980), en los que raramente se alcanzan niveles de un 5% de nitrógeno en peso seco, nunca se supera el 10%, y lo común es un 2 a un 4%. Los órganos vegetales más ricos son las semillas y el polen, mientras que la savia elaborada apenas alcanza el 1%, algo así como la madera. En los tejidos animales, el nitrógeno está presente en una proporción que oscila entre el 10 y el 20%. Esta deficiencia supone un contratiempo para el fitófago, que tiene que ingerir grandes cantidades de materia vegetal para obtener un mínimo aporte de nitrógeno, elemento fundamental para su metabolismo, en especial su crecimiento y reproducción. Si nos detenemos a analizar el resto de las sustancias que forman los tejidos vegetales, veremos que la mayor parte es celulosa, hemicelulosa y lignina, constituyentes principales de la pared celular; estas moléculas son de difícil, si no imposible digestión, por lo que es evidente la baja calidad de la dieta de un fitófago.

Por si fuera poco, las plantas han añadido a su estructura y composición química una amplia panoplia de armas defensivas que han obligado a los insectos fitófagos a una considerable especialización para poder seguir explotando este recurso. Ello ha generado una 'carrera de armamentos' entre las plantas que se defienden con mecanismos diversos y los insectos que tratan de superar estas barreras defensivas.

2.1.2. La defensa de las plantas frente a los insectos fitófagos.

Los mecanismos defensivos de las plantas frente a los insectos fitófagos son de dos tipos: morfológicos y químicos.

Las defensas **morfológicas** se refieren a los siguientes aspectos:

Color.- Algunas plantas pueden amarillear y con ello aparentar una debilidad que aleje a posibles y molestos visitantes.

Forma.- Ciertos órganos de las plantas pueden adoptar formas que disuaden a los insectos de acercarse a ellas. Es el caso, por ejemplo, de las enredaderas sudamericanas del género *Passiflora*, cuyas hojas pueden imitar los huevos de las mariposas del género *Heliconius*; con ello consiguen engañar a las hembras de los lepidópteros, que creen que las hojas con semejante estructura ya han sido visitadas por otra hembra, por lo que se buscan una hoja libre sobre la que depositar su huevo (WILLIAMS & GILBERT, 1981).

Nectarios extraflorales.- Para ciertas plantas (*Acacia*, *Passiflora*, etc.) ha resultado ventajoso desarrollar órganos de producción de néctar, cuerpos amiláceos, oleaginosos (elaiomas), etc., con los que recompensar los servicios defensivos prestados por hormigas que expulsan a los insectos fitófagos, o defienden de cualquier otra manera a la planta.

Pared celular.- La propia pared de la célula vegetal sirve de protección a su contenido. Como hemos mencionado antes, la celulosa, la hemicelulosa y la lignina, componentes principales de la pared celular, son de difícil digestión.

Respuesta a la herida.- A veces, las plantas responden a la lesión producida por un fitófago con una rápida proliferación celular, que llega incluso a aplastar el huevo o la larva que ocupa el lugar de la picadura. Otras veces es la masiva producción de líquidos pegajosos el inconveniente que ha de sufrir el fitófago, como ocurre con la resina, en el caso de las coníferas, o del látex, en el de las euforbiáceas.

Tricomas.- Con frecuencia las plantas cubren sus órganos, en especial las hojas, de un tomento protector; esto es un fino vello que dificulta la alimentación de los insectos, particularmente de los hemípteros, muchas de cuyas especies no pueden alcanzar los vasos de savia por el estorbo que suponen estos tricomas o pelos protectores.

Las defensas de tipo **químico** son en extremo variadas y pueden ser tanto toxinas o venenos, como sustancias que interfieren en la digestión, el desarrollo o la reproducción del fitófago.

Toxinas.- Se conocen más de 1.180 especies de plantas con sustancias tóxicas para los insectos (HARBORNE, 1988). Estos venenos son de muy

diferente estructura química, pero entre ellos hay muchos compuestos nitrogenados, algunos de los cuales son:

-Aminoácidos no proteicos.- Se trata de aminoácidos muy parecidos a los proteicos, a los que incluso sustituyen en las cadenas polipeptídicas, ya que la maquinaria bioquímica de la célula es incapaz de distinguirlos de los auténticos. El resultado son proteínas 'erróneas' e inútiles para el insecto, con el correspondiente perjuicio. Ejemplos de estos aminoácidos son la L-DOPA, con respecto a la tirosina, y la canavanina, con respecto a la arginina.

-Alcaloides.- Son las toxinas vegetales más abundantes y variadas, pues se conocen más de 6.500 y con seguridad hay muchas más aún desconocidas. Son moléculas de variada estructura, pero que contienen al menos un átomo de nitrógeno, en general de carácter básico y que suele formar parte de un sistema heterocíclico. Se han hallado alcaloides en más del 20 % de las familias de angiospermas, entre las que están las umbelíferas y las solanáceas; como ejemplos de alcaloides de estas familias se pueden citar la conina de la cicuta (*Conium maculatum*), la nicotina del tabaco (*Nicotiana tabacum*), la solanina de la patata (*Solanum tuberosum*), la atropina de la belladona (*Atropa belladonna*), entre otros muchos.

-Glucósidos cianogénicos.- Estas moléculas complejas en sí mismas no son tóxicas, pero su rotura enzimática libera ácido cianhídrico, una de las sustancias más venenosas que se conocen, ya que actúa sobre la cadena respiratoria de la mitocondria. Su presencia se delata por un característico olor a almendras amargas. Como la toxicidad afectaría también a la propia planta, el veneno sólo se libera cuando los tejidos vegetales son destruidos.

-Glucósidos del aceite de mostaza.- Relacionadas con las anteriores, estas moléculas deben su toxicidad a la liberación de tiocianatos, que producen bocio en los mamíferos y envenenan a los insectos. Son comunes en las crucíferas.

-Proteínas.- Aunque raras, algunas proteínas de las plantas pueden ser tóxicas, en particular ciertas semillas de leguminosas. También se han encontrado péptidos tóxicos, los más conocidos de los cuales son el del muérdago y la amanitina, del hongo *Amanita phalloides*.

Entre las toxinas no nitrogenadas se pueden mencionar:

-Compuestos terpenoides.- Aquí se incluyen saponinas como el ácido medicagénico de la alfalfa, lactonas como la himenovina o los iridoides, o los glucósidos cardiacos.

-Cumarinas.- Su ingestión provoca una fotosensibilidad especial en los animales que, expuestos al sol, pueden morir con más facilidad; esto se ha comprobado que sucede con la chirivía (la umbelífera *Pastinaca sativa*), en la que una

fulanocumarina lineal provoca gran mortandad entre las orugas de lepidópteros que la ingieren y se asolean; para evitarlo, algunos insectos enrollan las hojas antes de comerlas, por lo que su alimentación se produce a la sombra.

-Piretrinas.- Son venenos específicos para insectos, que se encontraron por primera vez en los crisantemos. Hoy se producen industrialmente para su uso como insecticidas domésticos.

Algunas sustancias secundarias de las plantas no son propiamente tóxicas, aunque su ingestión puede provocar trastornos de diferente naturaleza. En este caso están los taninos, cuya acción consiste en unirse a las proteínas y desnaturalizarlas. Se trata de compuestos fenólicos complejos, conocidos desde la antigüedad por sus efectos curtientes, y que son la principal defensa química contra los herbívoros de las hojas de muchos árboles y arbustos. Su ingestión simultánea con el alimento impide o dificulta la asimilación de las proteínas, ya de por sí escasas. Conectada con esta defensa, en algunos caducifolios aparece un mecanismo sorprendente que revela una auténtica comunicación química entre árboles, ya que se ha demostrado (BALDWIN & SCHULTZ, 1983) que arces y chopos atacados por insectos defoliadores emiten una sustancia volátil que avisa a pies de planta próximos de la presencia del enemigo, y éstos aumentan en cuestión de horas la cantidad de taninos en sus hojas.

Otras sustancias vegetales tienen una curiosa coincidencia con hormonas de los insectos. Se trata de la fitoecdisona, las juvabionas y los precocenos. Todas ellas son compuestos que interfieren en el proceso de la muda. La fitoecdisona es un esteroide idéntico a la hormona de la muda de los insectos (la ecdisona), aunque de origen vegetal. Aparece en los helechos y en algunas gimnospermas y puede provocar trastornos en el desarrollo de algunos insectos, al inducir mudas extemporáneas. La presencia de estas sustancias en plantas primitivas ha sugerido la posibilidad de que este sistema defensivo hubiera tenido gran importancia en el Mesozoico.

Las juvabionas son un conjunto de moléculas terpenoides que imitan a la hormona juvenil de los insectos. Su descubrimiento y aislamiento constituyen un capítulo memorable de la historia de la Biología. Hacia 1964, C.M. Williams, entomólogo de la Universidad de Harvard, invitó a su colega checoslovaco Karel Sláma a una estancia en su centro para trabajar sobre la fisiología del hemíptero europeo *Pyrrhocoris apterus*. Para su sorpresa, Sláma y Williams no conseguían que los chinches criasen en el laboratorio norteamericano, a pesar de que reprodujeron cuidadosamente todas las condiciones en las que Sláma los criaba sin problemas en Checoslovaquia. Los chinches crecían y mudaban con normalidad hasta llegar a la quinta edad, pero no se producía la muda que habría de dar el adulto, todo lo más conseguían algunas ninfas de sexta edad, anormales y estériles. Tras cambiar numerosos elementos de las placas de cría, descubrieron que la

clave del enigma estaba en el papel de filtro que servía de forro en los recipientes donde estaban los chinches. Los papeles norteamericanos impedían la reproducción de los insectos, mientras que los europeos, no; así, probaron con *Science* y vieron que no había reproducción, mientras que con *Nature* sí; con el *New York Times*, no, con el *Times*, sí, etc. Siguieron la pista al proceso de fabricación del papel, y descubrieron que en Norteamérica se empleaba el abeto *Abies balsamea*, mientras que la industria papelería europea utilizaba coníferas diferentes. El análisis fino de la pasta de papel y de la madera de la que procedía reveló que en el abeto americano había un compuesto terpenico, en un principio llamado 'factor del papel', que no aparecía en las coníferas europeas (SLAMA & WILLIAMS, 1966). Esta sustancia química, a la que después se le llamó **juvabiona**, tiene una composición y efectos muy semejantes a la hormona juvenil de los insectos, en los que el proceso de la muda está regulado por varias hormonas, de las que las más importantes son la hormona protoracotrópica (iniciadora del proceso), la ecdisona (descadenante de la muda) y la neotenina u hormona juvenil, la cual, una vez sintetizada en el cerebro y en conjunción con la ecdisona, produce otra fase juvenil y no un adulto. Así pues, *Abies balsamea* contiene una sustancia, la juvabiona, que interfiere en el desarrollo normal de *Pyrrhocoris apterus*, permanece a lo largo del proceso de fabricación del papel, y es eficaz incluso por impregnación o inhalación a partir del papel de filtro que forraba las cajas de cría. Este descubrimiento alentó otras investigaciones, que dieron por resultado el hallazgo de más sustancias vegetales imitadoras de la hormona juvenil.

En algunas especies de compuestas se han encontrado unas sustancias de acción opuesta a la hormona juvenil, a las que se les ha denominado **precocenos**. Los insectos que ingieren estos compuestos secundarios durante su fase juvenil reducen el número de mudas y alcanzan el estado de adultez antes de tiempo (de ahí su nombre), lo que se traduce en esterilidad y, por tanto, disminución de las poblaciones (HARBORNE, 1988).

2.2. POLINIZACION.

2.2.1. Conceptos generales.

La polinización es la transferencia del polen desde las anteras a los estigmas en las angiospermas o al micropilo en las gimnospermas, con el propósito de fertilizar la flor. Los agentes polinizadores son de tres tipos: el aire (viento), el agua y los animales. A las plantas que son polinizadas a través del viento se les llama anemógamas, un buen ejemplo de ellas son las gramíneas; a las que lo son por el agua, higrógamas, y un ejemplo de ellas son las zosteráceas; a las que utilizan a los animales como vectores del polen se las conoce como zoógamas. Entre éstas, las hay adaptadas a las visitas de murciélagos (y se les llama quiropterógamas) y otros mamíferos, de las aves

(ornitógamas) y de los insectos (entomógamas).

Las plantas entomógamas son mayoría entre las angiospermas, puesto que de las 30 familias con más de dos mil especies, veinticuatro son fundamentalmente polinizadas por insectos, cuatro por el viento, una por ambos agentes y otra tanto por aves, como por insectos. Estos organismos reúnen muchos de los requisitos necesarios para esta función: son pequeños, móviles (incluso vuelan) y muy numerosos. Es evidente, por tanto, la ventaja que ha supuesto para las plantas con flores encontrar en su camino evolutivo unos agentes tan apropiados para transportar el polen. Incluso podemos afirmar que las flores, tal y como las conocemos, con sus colores y fragancias deben su existencia a los insectos, pues sus características en gran parte se han modelado en el crisol evolutivo de los insectos.

El origen de la polinización entomógama se ha buscado en los remotos tiempos de la propia génesis de los insectos y de las plantas terrestres, es decir, en el Devónico. KEVAN & BAKER (1983) han señalado la predisposición ecológica y evolutiva mutua de plantas e insectos en este período, mucho antes de la radiación explosiva de las angiospermas y de los órdenes de insectos superiores en el Cretácico. Quizá los insectos empezaron a buscar el polen caído en el suelo y después fueron directamente a los lugares de producción. Entre tanto, las plantas hallaron ventaja adaptativa en ahorrarse mucho polen al contar con agentes que accidentalmente lo transportasen de una flor a otra; eso sí, a cambio de alguna contrapartida. Cabe pensar que lo primero que buscaran los insectos fue la recompensa del propio polen, pero pronto las plantas debieron desarrollar otras, como por ejemplo el néctar. KEVAN & BAKER (1975) sugieren que el origen evolutivo del néctar estaría en alguna sustancia nutritiva que contribuyese a la germinación de las esporas o del polen.

2.2.2. Atractivos y recompensas florales.

Muchas son las razones que conducen a los insectos a las flores, pero las más importantes son el alimento, el refugio y el calor. A la búsqueda de alguna de estas recompensas (principalmente de la primera) los insectos acuden a las flores atraídos por señales visuales o químicas que asocian a la recompensa buscada.

En general, la visión de los insectos muestra una especial sensibilidad a longitudes de onda entre 300 nm (ultravioleta) y 650 nm (amarillo-anaranjado), es decir, está desviada unos 100 nm con respecto a la sensibilidad del ojo humano. Ello hace que haya más flores entomógamas azules que rojas. Incluso se han encontrado manchas y líneas en las corolas, algunas invisibles al ojo humano, pero aparentes a la luz ultravioleta; estas marcas florales se denominan guías de néctar, y son señales para facilitar la rápida localización de la recompensa. La forma y el contraste de la flor con el fondo también sirven para atraer al insecto, en particular durante el crepúsculo.

Tan importante o más que el color o la forma es el olor de las flores para atraer los insectos. En general, las flores polinizadas por insectos crepusculares o nocturnos tienen olores penetrantes y persistentes, que advierten de la presencia de la flor a larga distancia, mientras que ya en las proximidades de ella, el insecto se guía por la silueta pálida de la flor. Plantas de este tipo son las madreelvas (*Lonicera sp.*), e insectos polinizadores crepusculares son los lepidópteros esfingidos. Por el contrario, las flores visitadas por insectos diurnos suelen tener olores fragantes y frescos, aunque la gama olorosa es mucho más amplia, pues diurnas son tanto las fragancias de romeros y espliegos, como el embriagador perfume del azahar, o el hedor de las flores de algunas aráceas. Este último caso es un buen ejemplo de atracción engañosa, pues el insecto no obtiene recompensa alguna; en efecto, el olor a carroña o a estiércol que tienen las flores de la aráceas y algunas otras plantas atrae escarabajos y moscas que se alimentan de animales muertos o de excrementos, estos insectos caen en la inflorescencia grande y cónica, se embadurnan de polen en su intento por salir y, cuando al fin lo consiguen, vuelan a otro señuelo. Olores engañosos tienen también ciertas orquídeas, que emiten efluvios idénticos a la feromona de atracción sexual del abejorro polinizador que, atraído por el olor y la forma de la flor (semejante a los de la hembra de su especie), intenta copular con ella; en su trajín floral, el himenóptero poliniza la planta (STOWE, 1988).

Llegado a la flor, el insecto busca la recompensa, en general polen o néctar, por sus servicios. En esta transacción están basados gran parte de los aspectos coevolutivos entre las flores y sus visitantes. Se establece por un lado un balance energético entre lo que le cuesta a la planta producir la recompensa y la ventaja que obtiene con su entrega al insecto; pero por otro también debe haber un equilibrio entre la energía que gasta el insecto en desplazarse de flor en flor, y la energía que le proporciona el alimento tomado (HEINRICH, 1975; KEVAN & BAKER, 1983).

2.2.3 Fisiología de la pecoreo.

En este complejo entramado de relaciones mutuas intervienen factores tan diversos como la efectividad de la polinización, la constancia floral, el valor calórico y la concentración del néctar, la capacidad de aprendizaje del polinizador, la distancia entre flores y los visitantes ilegítimos, entre otros factores.

El vuelo es el modo de locomoción más dispendioso que existe, puesto que el insecto debe alcanzar antes una temperatura torácica de más de 30° C; ello lo consigue o bien asoleándose, con lo que el calentamiento le sale gratis, bien quemando su propia glucosa en unos aleteos previos; por tanto, a mayor temperatura ambiental, menor gasto energético en lo que al período previo al vuelo se refiere. A cero grados un abejorro gasta entre mil y dos mil veces

más energía que a treinta grados (KEVAN & BAKER, 1983). Otro factor que interviene en el balance calórico es el tamaño del insecto, puesto que la inercia térmica del cuerpo es proporcional al tamaño: los abejorros grandes tardan más en calentarse y en enfriarse que los pequeños dípteros sírfidos. Llegados a un punto, los insectos deben decidir si les compensa volar para alimentarse o permanecer quietos para no consumir energía; igualmente deben sopesar si ante un racimo de flores les conviene más caminar de una a otra, con la consiguiente inversión de tiempo (pero ahorro de energía), o volar. Todos estos factores influyen en la distribución espacial y temporal de las flores en el campo. Así, una flor expuesta al sol concentra más su néctar que otra a la sombra, pero ésta es menos apetecida por los insectos por la pérdida de calor que puede acarrear posarse en un lugar umbroso. La capacidad de aprendizaje del polinizador entrenado encuentra antes su recompensa y abandona enseguida la flor, por lo que realiza más visitas que un novato en el mismo tiempo. Este fenómeno llega a su perfección en las abejas melíferas, capaces de transmitir la dirección y distancia hasta el alimento, mediante un asombroso lenguaje (FRISCH, 1967; WINSTON, 1987).

Pero además de néctar, los insectos pueden ingerir polen de las flores, lo que les proporciona valiosos aminoácidos. Algunos insectos palinófagos trituran los granos, otros los perforan, pero la mayoría extraen el contenido del grano por difusión. Himenópteros pecoreadores como los ápidos han desarrollado mecanismos para la recolección y el transporte del polen, como pelos plumosos, cepillos recolectores de las patas anteriores, o cestillos de las patas posteriores (corbículas).

Si bien el alimento (néctar, polen u otros) es la recompensa más importante, los insectos pueden ir a buscar otras ventajas a las flores, como protección, calor o un lugar donde emparejarse o poner los huevos, como hacen los himenópteros agaónidos con los higos (WIEBES, 1979).

2.2.4. Insectos vectores de polen.

Algunos insectos se llevan la recompensa de las flores de modo gratuito; son los visitantes ilegítimos, que roban el néctar o se comen la flor sin polinizarla. Sin embargo, la mayoría cumple su función polinizadora. Entre los diversos órdenes de insectos polinizadores destacan los coleópteros, los dípteros, los lepidópteros y los himenópteros.

Los coleópteros están entre los polinizadores más primitivos. Se diferenciaron a la vez que las angiospermas, a finales del Jurásico y comienzos del Cretácico. Sin embargo, la mayor parte de los coleópteros florícolas actuales no son realmente polinizadores, sino más bien comedores de la flor; muchos destruyen pétalos, estambres o carpelos. No obstante, algunos de estos visitantes pueden polinizar las flores, que en este caso tienen un conjunto de características (cantarofilia) particulares:

inflorescencias abiertas y más o menos planas, como las de las compuestas o flores grandes y globosas, como la magnolia, el lirio de agua o los rosales silvestres. Las flores visitadas por coleópteros suelen tener fuertes olores y colores claros, y protegen los primordios de las mandíbulas de los escarabajos. Entre las familias que tienen especies florícolas están los ceraméricidos, escarabeidos, elatéricidos, cléricidos, crisomélidos, estafilínidos y meloideos.

Los dípteros son también polinizadores primitivos. Aunque son muchas las familias y las adaptaciones que presentan, sólo mencionaremos dos: los sírfidos y los bombílidos, ambas con una manifiesta semejanza con los himenópteros. Los sírfidos buscan sobre todo el polen, y visitan umbelíferas, plantagináceas y algunas flores profundas de *Viola*, *Primula*, labiadas, escrofulariáceas y compuestas. Los bombílidos son más rechonchos y peludos que los sírfidos, y tan expertos voladores como ellos; de adultos, su alimento principal es el néctar y pueden alcanzar nectarios profundos.

Muchos lepidópteros visitan flores, en general a la busca de néctar. Las flores visitadas por lepidópteros diurnos tienen colores brillantes, incluso el rojo, y olores fragantes; mientras que las visitadas por mariposas nocturnas son de formas tubulares, colores claros y perfumes penetrantes. Entre las primeras hay muchas compuestas (cardos), geriniáceas o escrofulariáceas; entre las segundas hay solanáceas (*Nicotiana*), caprifoliáceas (*Loricera*), y muchas otras. Los ropalóceros (*Papilinoidea* y *Hesperioidea*) son típicos lepidópteros que visitan flores para tomar néctar; sin embargo, su papel polinizador no está suficientemente aclarado. Entre los polinizadores nocturnos (o crepusculares) destacan los esfingidos, algunas de cuyas especies poseen larguísimas espiritrompas con las que consiguen llegar a profundos nectarios.

Los himenópteros constituyen el principal grupo de insectos antófilos. Aunque se conocen algunos casos de sínfitos, la mayor parte de los himenópteros que visitan flores son apócritos. Dentro de éstos, algunos parasíticos tienen gran interés como polinizadores (calcídidos sobre *Ficus*, por ejemplo), pero son sobre todo los aculeatos los que presentan muchas familias asociadas a flores, en particular las de la superfamilia *Apoidea*, a la que pertenecen abejas y abejorros. La mayoría de estos insectos (unas 20.000 especies) recogen tanto polen como néctar, algunos para consumo individual, otros para el consumo comunitario en complejas sociedades; para ello presentan adaptaciones morfológicas y etológicas asombrosas. Las flores abejeras (en término más técnico, himenopterófilas) suelen ser cigomórficas, tienen pétalos vistosos, amarillos o azules en general, y plataformas de aterrizaje, así como guías de néctar, nectarios escondidos sólo asequibles a lenguas largas, y aromas suaves. En los climas templados, algunas de las familias vegetales polinizadas por los ápidos son leguminosas, labiadas, violáceas, escrofulariáceas y orquidáceas.

BIBLIOGRAFIA

- BALDWIN, I.T. & SCHULTZ, J.C., 1983. Rapid Changes in Tree Leaf Chemistry Induced by Damage: Evidence for Communication Between Plants. *Science*, 221: 277-279.
- BARTH, F.G., 1991. *Insects and Flowers*. Princeton University Press. Princeton. 408 pp.
- BEVERIDGE, I., 1986. Coevolutionary relationships of the helminth parasites of Australian marsupials. En *Coevolution and Systematics* (ed. A.R. Stone & D.L. Hawksworth) pp. 93-117. Systematics Association, Clarendon Press. Oxford.
- COE, M.J., DILCHER, D.L., FARLOW, J.O., JARZEN, D.M. & RUSSELL, D.A., 1987. Dinosaurs and land plants. En *The origins of angiosperms and their biological consequences* (ed. E.M. Friis, W.G. Chaloner & P.R. Crane) pp. 225-258. Cambridge University Press. Cambridge.
- DARWIN, C., 1859. *On the Origin of Species*. Versión española de Ediciones Zeus, 1970. 495 pp. Barcelona.
- EHRlich, P.R. & RAVEN, P.H., 1964. Butterflies and Plants: A study in Coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- FAEGRI, K. & Van der Pijl, L., 1979. *The Principles of Pollination Ecology*. 3ª ed. Pergamon Press. New York.
- FRISCH, K. von, 1967. *The dance language and orientation of bees*. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts.
- FUTUYMA, D.J. & SLATKIN, M., ed., 1983. *Coevolution*. Sinauer Associates Inc. Sunderland. 555 pp.
- GILBERT, L.E. & RAVEN, P.H., ed., 1980. *Coevolution of Animals and Plants*. Univ. of Texas Press. Austin. 263 pp.
- HARBORNE, J.B., 1988. *Introduction to Ecological Biochemistry*. Academic Press. London. 356 pp.
- HEINRICH, B., 1975. Energetic of pollination. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 139-179.
- HUMPHRIES, C.J., COX, J.M. & NIELSEN, E.S., 1986. *Nothofagus* and its parasites: a cladistic approach to coevolution. En *Coevolution and Systematics* (ed. A.R. Stone & D.L. Hawksworth) pp. 55-76. Systematics Association, Clarendon Press. Oxford.
- JANZEN, D.H., 1980. When is it coevolution? *Evolution*, 34: 611-612.
- JOLIVET, P., 1986. *Insects and Plants*. Brill. New York. 197 pp.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G., 1983. Insects as flower visitors and pollinators. *Ann. Rev. Entomol.* 28: 407-453.
- LYAL, C.H.C., 1986. Coevolutionary relationships of lice and their hosts: a test of Fahrenheit's Rule. En *Coevolution and Systematics* (ed. A.R. Stone & D.L. Hawksworth) pp. 77-91. Systematics Association, Clarendon Press. Oxford.
- MATTSON, W.J., 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- MITTER, C. & BROOKS, D.R., 1983. Phylogenetic aspects of coevolution. En *Coevolution* (ed. D.J. Futuyma & M. Slatkin) pp. 65-98. Sinauer Associates Inc., Sunderland. 555 pp.
- ROITBERG, B.D. & ISMAN, M.B., ed., 1992. *Insect Chemical Ecology*. Chapman & Hall. New York. 360 pp.
- SLAMA, K. & WILLIAMS, C.M. 1966. The juvenile hormone. V. The sensitivity of the bug, *Pyrrhocoris apterus*, to a hormonally active factor in American pepper-pulp. *Biological Bulletin Marine Biol. Lab. Woods Hole* 130: 235-246
- SPENCER, K.C., ed., 1988. *Chemical Mediation of Coevolution*. Academic Press. San Diego. 609 pp.
- STANLEY, S.M., VALKENBURGH, B. van & STENECK, R.S., 1983. Coevolution and the fossil record. En *Coevolution* (ed. D.J. Futuyma & M. Slatkin) pp. 328-349. Sinauer Associates Inc., Sunderland.
- STONE, A.R. & HAWKSWORTH, D.L., ed., 1986. *Coevolution and Systematics*. Clarendon Press. Oxford. 147 pp.
- STOWE, M.K., 1988. Chemical Mimicry. En *Chemical Mediation of Coevolution* (ed. K.C. Spencer) pp. 513-580. Academic Press. San Diego.
- STRONG, D.R., LAWTON, J.H. & SOUTHWOOD, R., 1984. *Insects on plants*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 313 pp.
- WIEBES, J.J., 1979. Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 1-12.
- WILLIAMS, K.S. & GILBERT, L.E., 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg laying by butterflies. *Science* 212: 467-469.
- WINSTON, M., 1987. *The Biology of the Honey Bee*. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts. 281 pp.