

'Coevolución' de insectos y plantas: procesos y mecanismos subyacentes

José L. YELA ⁽¹⁾

⁽¹⁾ Estación Biológica de Doñana, CSIC, Apartado 1056, E-41080 SEVILLA, y Laboratorio de Entomología, Centro de Investigación y Tecnología, INIA, Ctra. de La Coruña km. 7, E-28040 MADRID.

Introducción

Recientemente han sido publicados en este Boletín dos artículos muy interesantes sobre aspectos de la 'coevolución' (*sensu lato*) de insectos y plantas (VIEJO MONTESINOS, 1996; IGLESIAS, 1996). El tema es apasionante, y su relevancia queda atestiguada por la cantidad de publicaciones que aparecen en las revistas más prestigiosas de entomología, agronomía y ecología (algunas, reseñadas en los dos artículos que se acaban de mencionar).

En general, la mayoría de los trabajos sobre relaciones insecto-planta describen patrones de asociación. En otras palabras, en función de una serie de observaciones de campo o laboratorio, se llega mediante aproximaciones de tipo inductivo a la identificación de grados de preferencia o vinculación, ya sea espacial o temporal, o a la de factores que influyen en ellas. Las aproximaciones de tipo hipotético-deductivo, tendentes a documentar los mecanismos subyacentes, han sido menos numerosas. Aun así, a lo largo de los años se han ido perfilando algunas hipótesis que, con mayor o menor grado de generalización, han intentado explicar cómo han surgido los patrones de asociación planta-insecto observados. Dichas hipótesis no han sido todavía suficientemente contrastadas ni han sido objeto de suficientes trabajos de recopilación y discusión integrada, a pesar de que la teoría insecto-planta disponga ya de una cantidad de documentación tal que una resíntesis a gran escala pueda parecer inminente (STAMP, 1992). En este sentido se debe mencionar que en la obra de THOMPSON (1994), por poner un ejemplo reciente, se realiza un análisis sintético de gran profundidad sobre la coevolución (en sentido amplio), que contiene gran cantidad de proposiciones sobre asociaciones insecto-planta. Por lo que se refiere a autores de habla hispana, no se tiene noticia de intentos de este tipo, salvo los artículos ya mencionados de VIEJO MONTESINOS (1996), mucho más preciso y documentado, e IGLESIAS (1996). En las siguientes líneas se expone, de la manera más esquemática y clara posible, una interpretación personal de cuáles son los principales mecanismos que subyacen a las asociaciones insecto-planta, cuyos objetivos son 1) complementar la información ofrecida por VIEJO

MONTESINOS (1996) y 2) recordar, de cara a la comunidad entomológica hispana, las definiciones de algunos términos de la biología evolutiva (coevolución, adaptación, exaptación) que usualmente son utilizados de manera parcialmente incorrecta o ambigua. Estas líneas están basadas en los apuntes para una charla en Barcelona, 1995.

Mecanismos de asociación insecto-planta: definición y delimitación

Durante un tiempo, a raíz del trabajo clásico de EHRLICH & RAVEN (1964), se tendió a interpretar la evolución de las relaciones entre insectos (principalmente herbívoros y polinizadores) y las plantas a las que están asociados como resultado exclusivo de procesos de coevolución (adaptación recíproca y radiación subsiguiente). Sin embargo, como se fue poniendo de manifiesto durante las décadas del 70 y del 80, los mecanismos evolutivos subyacentes a la mayoría de los sistemas planta-insecto son en general bastante más complejos. En realidad, aunque se ha avanzado mucho en su comprensión, todavía no han sido desvelados completamente. De un escrutinio detallado de la bibliografía de las cuatro últimas décadas se han podido identificar cinco modelos teóricos generales de procesos para explicar la composición específica de las comunidades de insectos que se asocian a especies de plantas dadas:

1) modelo de **coevolución por pasos** (EHRLICH & RAVEN, 1964; antecedentes en BRUES, 1920, DETHIER, 1954 y FRAENKEL, 1959) o hipótesis de **escape y radiación** (THOMPSON, 1989, 1994). Postula un proceso de adaptación recíproco y por fases entre especies concretas, e implica fenómenos de especiación más o menos sincrónica en ambos participantes del sistema, insecto y planta. La probabilidad de que un modelo como éste pueda darse aumenta a medida que la asociación de plantas con insectos tróficamente especializados persiste en el tiempo (FUTUYMA & MITTER, 1996);

2) modelo de **coevolución difusa** (JANZEN, 1980), **coevolución de comunidad** (PRICE, 1983) o

coevolución entre gremios (HOWE & WESTLEY, 1988). Postula un proceso de adaptación recíproco continuo entre comunidades taxonómicamente diversas de insectos y plantas, y no implica necesariamente fenómenos de especiación. Incluso algunos miembros del sistema pueden ser transitorios;

3) modelo de evolución secuencial (JERMY, 1984) o seguimiento filogenético ('phylogenetic tracking'). Postula un proceso adaptativo que afecta a uno solo de los participantes del sistema. Un grupo de insectos se adapta a un grupo de plantas recientemente diversificado. Subsiguientemente, los insectos sufren fenómenos de diversificación, pero no hay presión de selección de éstos sobre las plantas. Los fenómenos de especiación en plantas e insectos son asincrónicos;

4) simple adaptación de un grupo de especies taxonómicamente diversas a una especie de planta dada, entendiendo adaptación como el proceso de ajuste del insecto a la planta sin que medie preadaptación, que resulta de selección natural, representa una ventaja en términos de adecuación (=fitness) y es heredable (véase, por ejemplo, LEWONTIN, 1978). No ocurre especiación. Y por último

5) simple exaptación (GOULD & VRBA, 1982) que conduce a un mero ajuste ecológico (JANZEN, 1985), entendida como el proceso de acomodación biológica del insecto a la planta para cuyo uso el insecto ya estaba preadaptado. En este caso no hay adaptación ni especiación.

El estudio de las relaciones insecto-planta ha llevado a la documentación de abundantes casos de diversificación en paralelo (=cladogénesis en paralelo), o supuesta diversificación en paralelo. Sin embargo, aunque en algunos casos haya existido realmente un proceso evolutivo de tal tipo, esto no implica necesariamente que se haya dado coevolución. El patrón que se observa por nosotros puede ser resultado de las presiones selectivas directas por parte de los participantes en el sistema, pero también puede ser producida por presiones externas que actúen sincrónicamente sobre ambos (lo que parece más frecuente de lo asumido en un principio; véase, por ejemplo, FUTUYMA, 1986, FUTUYMA *et al.*, 1995, o THOMPSON, 1994). En realidad, existe un consenso creciente entre los autores en el sentido de que al menos los dos modelos coevolutivos no explican la inmensa mayoría de las asociaciones insecto-planta descritas hasta el momento, como podría colegirse de otros trabajos menos documentados que siguen poniendo énfasis explícito en el término 'coevolución'. Posiblemente, la ausencia de coevolución en el sentido estricto (JANZEN, 1980) sea debida a la propiedad de insectos herbívoros y polinizadores de desplazarse con mayor o menor facilidad, viéndose así aumentada la probabilidad de cambios de especie de planta hospedadora (es decir, están en cierto modo mucho más 'liberados' de sus hospedadores que por ejemplo los parásitos internos tipo protozoo o nemátodo; STRONG *et al.*, 1984). Sólomente se ha podido documentar con un grado de certeza aceptable un caso de coespeciación, el descrito por FARRELL & MITTER (1990), quienes encuentran diversificación en paralelo entre coleópteros del género

Phyllobrotica (Chrysomelidae) y las Labiadas de cuyas hojas se alimentan (véase también FUTUYMA & MITTER, 1996). No es descartable que el proceso evolutivo que conduce a la comunidad de insectos asociados a una especie o un género de plantas participe en diferentes grados y en diferentes fases de varios de los cinco mecanismos esbozados. Como señala THOMPSON (1994), 'la diversificación de plantas e insectos implica una mezcla de coevolución en determinados momentos y sobre ciertas especies y evolución secuencial en otros momentos y sobre otras especies'. THOMPSON (1994) menciona también la frase de STRONG *et al.* (1984): 'lo que estamos buscando son torbellinos coevolutivos en una corriente evolutiva'.

Es mucho lo que queda por hacer en este tema tan sugerente. En el caso particular de las condiciones mediterráneas, es interesante describir sistemas insecto-planta e intentar explicarlos con alguno de los modelos propuestos. Es de sobra conocido el papel del ambiente mediterráneo como modulador de procesos ecológicos y evolutivos (HERRERA, 1992, 1995), e interesa conocer hasta qué punto determinados atributos de insectos y plantas, característicos de especies propias del área mediterránea, han sido moldeados por presión de selección mutua o no (véase YELA & HERRERA, 1993).

Nota final

Dada la creciente confusión acerca del término 'coevolución' y la diversidad de ideas que se barajaban bajo este nombre, JANZEN (1980) propuso una definición simple, clara y restrictiva que ha sido en adelante referencia obligada, al menos entre los ecólogos evolutivos. Lamentablemente, en otros círculos se ha seguido haciendo un uso erróneo o poco preciso de la palabra, y por lo tanto del concepto que encierra. Es conveniente, una vez más, recordar la definición de Janzen, que sigue teniendo total vigencia, y que postula que es coevolución aquel proceso por el cual dos o más organismos ejercen presión de selección mutua y sincrónica (en tiempo geológico) que resulta en adaptaciones específicas recíprocas. Si no hay adaptación mutua, o no se demuestra claramente que la haya, no puede hablarse de coevolución. Como bien indica VIEJO MONTESINOS (1996), la coevolución requiere especificidad (la evolución de cada atributo en una especie es debida a presiones selectivas de otro(s) atributo(s) de la(s) otra(s) especie(s) del sistema) y reciprocidad (los atributos en ambos participantes del sistema evolucionan conjuntamente), además de simultaneidad (los atributos en ambos participantes del sistema evolucionan al mismo tiempo). Acerca de las definiciones de los términos 'adaptación' y 'exaptación', también utilizados de manera confusa, véase el apartado anterior (se recomienda a los interesados leer detenidamente los trabajos de LEWONTIN, 1978, GOULD & VRBA, 1982 y JANZEN, 1985).

Agradecimiento

Pedro Jordano leyó críticamente el manuscrito y discutió conmigo diferentes aspectos sobre evolución y coevolución mientras estuve vinculado al grupo de Ecología Evolutiva de la Estación Biológica de Doñana

(lo que ha enriquecido este trabajo de manera notable), y lo ha seguido haciendo después. Durante la preparación de este trabajo estuve subvencionado por un contrato del Ministerio de Educación y Ciencia (asociado al proyecto de la DGICYT PB 91-0114).

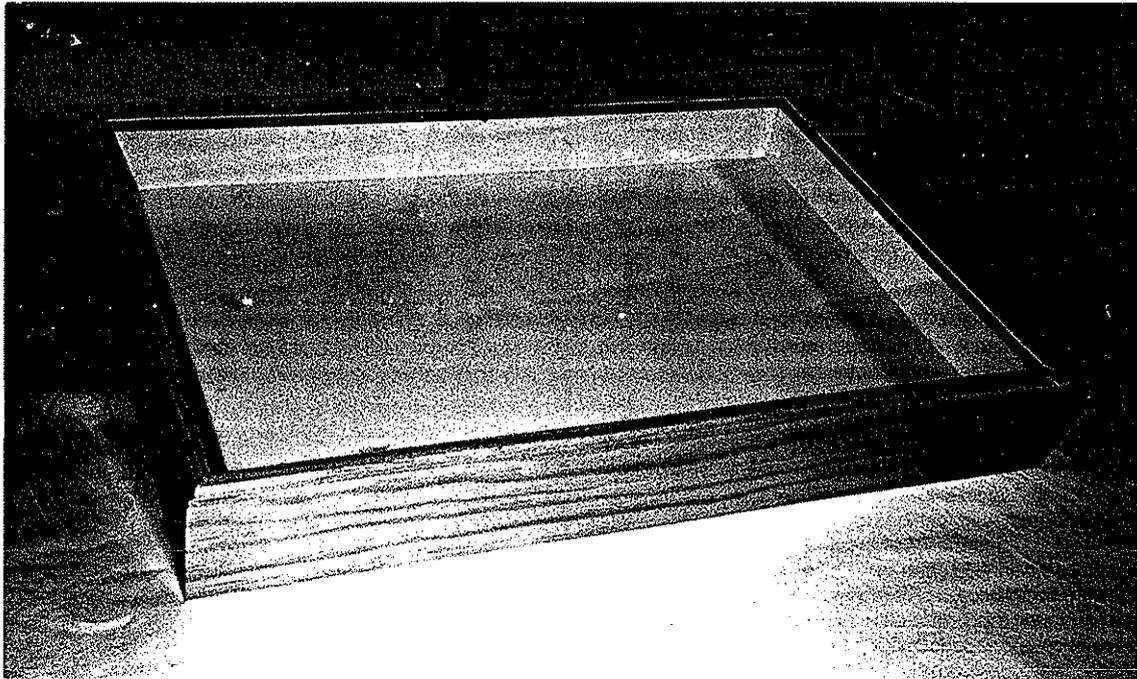
Bibliografía

- BRUES, C. T., 1920.- The selection of food plants by insects, with special reference to lepidopterous larvae. *American Naturalist*, **54**: 313-332.
- DETHIER, V. G., 1954.- Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, **8**: 33-54.
- EHRlich, P. R. & RAVEN, P. H., 1964.- Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, **18**: 586-608.
- FARRELL, B. & MITTER, C., 1990.- Phylogenesis of insect/plant interactions: have *Phyllobrotica* leaf beetles (Chrysomelidae) and the Lamiales diversified in parallel? *Evolution*, **44**: 1389-1403.
- FRAENKEL, G. S., 1959.- The raison d'être of secondary plant substances. *Science*, **129**: 1466-1470.
- FUTUYMA, D. J., 1986.- *Evolutionary biology* (2ª edición). Sinauer, Sunderland.
- FUTUYMA, D. J., KEESE, M. C. & FUNK, D. J., 1995.- Genetic constraints on macroevolution: the evolution of host affiliation in the leaf beetle genus *Ophraella*. *Evolution*, **49**: 797-809.
- FUTUYMA, D. J. & MITTER, C., 1996.- Insect-plant interactions: the evolution of component communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **351** (1345): 1361-1366.
- GOULD, S. J. & VRBA, E. S., 1982.- Exaptation - a missing term in the science of form. *Paleobiology*, **8**: 4-15.
- HERRERA, C. M., 1992.- Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *American Naturalist*, **140**: 421-446.
- HERRERA, C. M., 1995.- Plant-vertebrate seed dispersal systems in the Mediterranean: ecological, evolutionary, and historical determinants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 705-727.
- HOWE, H. F. & WESTLEY, L. C., 1988.- *Ecological relationships of plants and animals*. Oxford University Press, Oxford.
- IGLESIAS, D. J., 1996.- Insectos herbívoros: un modelo de coevolución. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **13**: 29-30.
- JANZEN, D., 1980.- When is it coevolution? *Evolution*, **34**: 611-612.
- JANZEN, D. H., 1985.- On ecological fitting. *Oikos*, **45**: 308-310.
- JERMY, T., 1984.- Evolution of insect/host relationships. *American Naturalist*, **124**: 609-630.
- LEWONTIN, R. C., 1978.- Adaptation. *Scientific American*, **239**: 212-230.
- PRICE, P. W., 1983.- Hypotheses on organization and evolution in herbivorous insect communities. En *Variable plants and herbivores in natural and managed systems* (ed. R. F. Denno & M. S. McClure), pp. 559-596. Academic Press, New York.
- STAMP, N. E., 1992.- Theory of plant-insect herbivore interactions on the inevitable brink of re-synthesis. *Bulletin of the Ecological Society of America*, **73**: 28-34.
- STRONG, D. R., LAWTON, J. H. & SOUTHWOOD, T. R. E., 1984.- *Insects on plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- THOMPSON, J. N., 1989.- Concepts of coevolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**: 179-183.
- THOMPSON, J. N., 1994.- *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago.
- VIEJO MONTESINOS, J.L., 1996.-Coevolución de plantas e insectos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **13**: 13-19.
- YELA, J.L. & HERRERA, C.M., 1993.- Seasonality and life cycles of woody plant-feeding noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae) in Mediterranean habitats. *Ecological Entomology*, **18**: 259-269.

CAJAS ENTOMOLOGICAS

La caja de máxima calidad en España

* CARACTERISTICAS: Dimensiones 390 x 270 x 52 mm y 390 x 250 x 52 mm. Realizadas en madera de pino macizo. Fondo blanco. Tapa suelta que ofrece un cierre casi hermético. Terminación: barnizada en brillo con una moldura decorativa en la tapa. CONDICIONES: Sólo se sirven cantidades superiores a 10 unidades que sean múltiplos de cinco. Pago mediante giro postal o contrareembolso. PRECIO: 1950 pta/unidad (embalaje incluido). Gastos de envío por cuenta del comprador.



MUEBLES ENTOMOLOGICOS: Mueble en color pino o blanco de 75 x 58,5 x 42, con capacidad para 20 cajas. Precio: 22.500 pta. Puede realizarse cualquier tipo de mueble a medida para estudios, universidades, laboratorios, etc., en melamina o en madera barnizada. Presupuesto sin compromiso.

INFORMACION: EBANISTERIA Zárate, Pza. 10 de Agosto, nº 12; 50007 ZARAGOZA