

Capítulo 12: COEVOLUCIÓN

Manuel Soler

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL Y ECOLOGÍA, FACULTAD DE CIENCIAS. UNIVERSIDAD DE GRANADA.
18071-Granada. E-mail: msoler@goliat.ugr.es

La existencia de coevolución implica cambio evolutivo recíproco en las especies que interaccionan. Hay que ser muy cauto a la hora de describir una interrelación entre especies como el resultado de un proceso coevolutivo, ya que coadaptación no implica coevolución y, a veces, aunque la asociación entre dos especies sea aparentemente perfecta, puede no haber existido un proceso coevolutivo. La coevolución está considerada como uno de los principales procesos responsables de la enorme biodiversidad existente en nuestro planeta, además, algunos de los acontecimientos más importantes en la historia de la vida han sido el resultado directo de procesos coevolutivos (el origen de las células eucariotas, el origen de las plantas, el desarrollo del sistema digestivo, etc.). Durante la última década se ha puesto de manifiesto que existen diferencias importantes entre zonas en las adaptaciones desarrolladas por las especies que están interaccionando, por lo que la estructura geográfica es un aspecto muy importante que frecuentemente es el que dirige el proceso coevolutivo. Lo que ocurre a nivel local es sólo el material bruto para los patrones que se desarrollan y los procesos que tienen lugar a escalas geográficas más amplias. A lo largo de este capítulo, después de describir brevemente los tres tipos principales de interacción (competición, explotación y mutualismo) en los que se puede producir coevolución, se comentan los modelos coevolutivos más importantes incluidos los que se dan en las interacciones antagónicas, los que producen convergencia o divergencia evolutiva y los responsables de procesos de especiación.

Introducción

Darwin, en su famoso libro sobre el origen de las especies, describió la coadaptación que existe entre las flores y las abejas que las polinizan (Darwin 1859), y éste fue el primer estudio sobre un proceso coevolutivo. Posteriormente, en el siguiente libro que publicó, dedicado a analizar los mecanismos de polinización de las orquídeas por parte de los insectos (Darwin 1862), conociendo la existencia de una especie de orquídea de Madagascar, *Angraecum sesquipedale*, cuyo néctar se encuentra en el fondo de una profunda corola, predijo que tendrían que existir mariposas (los polinizadores habituales de las orquídeas en la isla son los lepidópteros) con una espiritrompa de ese tamaño, lo que suponía una longitud de aproximadamente el doble del tamaño del cuerpo. Esta sugerencia fue ridiculizada por los entomólogos de la época, sin embargo, Darwin, como tantas veces, estaba en lo cierto. Las especies del género *Angraecum*, todas ellas con un nectario extraordinariamente profundo, son polinizadas por mariposas del género *Panogena* que poseen una enorme espiritrompa (Nilsson et al. 1987, Fig. 1). No obstante Darwin no utilizó el término coevolución, los primeros en hacerlo fueron Ehrlich y Raven (1964) en su famoso e influyente trabajo sobre las relaciones existentes entre las plantas y las larvas de lepidópteros que se alimentan de ellas. Este estudio sirvió de estímulo e inspiración para la mayor parte de la investigación realizada posteriormente sobre las relaciones coevolutivas existentes entre plantas y herbívoros.

Durante bastantes años el tema estrella de los estudios coevolutivos fue la relación existente entre flores y sus insectos polinizadores. Es de destacar los estudios realizados por el alemán Hermann Müller, que entre 1873 y 1877 publicó 17 artículos en la revista Nature, bajo el título general “On the fertilisation of flowers by insects and on the reciprocal adaptations of both” (ver referencias completas y una información más detallada en Thompson 1994). Estos estudios de Müller supusieron el primer intento de comprender cómo evolucionan las interacciones entre especies utilizando aproximaciones filogenéticas y ecológicas.

Posteriormente se fue abordando el estudio de otros sistemas coevolutivos (ver una información más detallada en Thompson 1994). Por ejemplo, (1) la resistencia a parásitos y patógenos por parte de los organismos, tanto desde el punto de vista estrictamente genético (Flor 1955), como considerando conjuntamente la genética y la dinámica de poblaciones (Pimentel et al. 1965). (2) La coevolución que existe entre las plantas y las especies de lepidópteros cuyas larvas se alimentan de ellas (Ehrlich y Raven 1964); este trabajo despertó un enorme interés y contribuyó a que se produjera una verdadera explosión de otros estudios sobre (3) diferentes relaciones antagónicas entre especies, por ejemplo las que se dan entre depredadores y presas (Van Valen 1973). Estos estudios sobre relaciones antagónicas mostraron que las relaciones entre especies competidoras pueden dar lugar a un cambio evolutivo bastante rápido, y que pequeños cam-

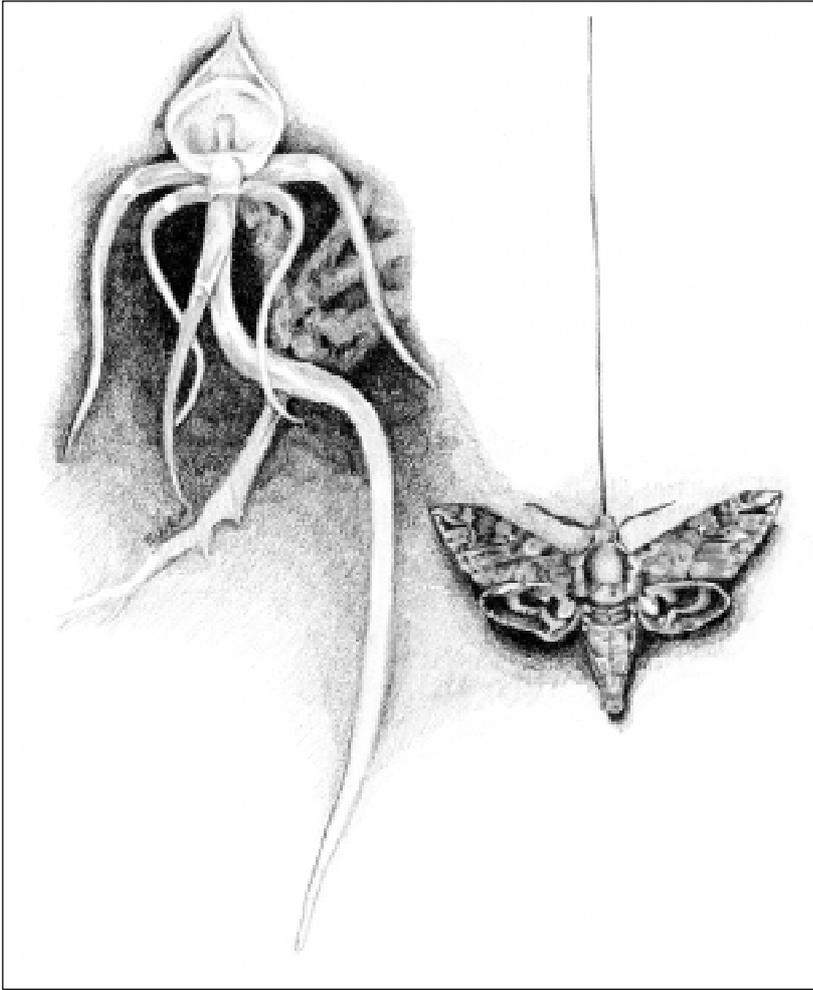


Figura 1. La orquídea *Angraecum arachnites* y su mariposa polinizadora *Panogena lingens*. La mariposa presenta una larguísima espiritrompa que le permite acceder al néctar de la flor situado en el fondo del largo tubo debajo de la corola. Dibujo realizado por Pablo Ruiz Pedraza basado en fotografías de Anders Nilsson publicadas en Thompson 1994 y Futuyama 1998.

bios producidos al principio de la relación pueden dar lugar a distintos resultados evolutivos, entre otros, que las estrategias de depredadores y presas pueden ser cíclicas a lo largo del tiempo evolutivo (Brown y Vincent 1992). Los estudios de Janzen (1966) sobre (4) las interacciones mutualistas que existen entre las acacias y las hormigas también propiciaron la aparición de un enorme interés por el estudio de las relaciones mutualistas que existen entre animales y plantas.

Durante los años sesenta y setenta se realizaron una gran cantidad de estudios puntuales intentando localizar y analizar cualquier tipo de evolución recíproca. A lo largo de estas dos décadas se fue produciendo un deterioro progresivo en la utilización del término coevolución, ya que se utilizaba como sinónimo de mutualismo, simbiosis, relaciones entre animales y plantas o cualquier cosa que tuviera que ver con las interacciones entre las especies. Esta situación provocó la publicación de un breve artículo titulado "When is it coevolution?" (Janzen 1980) en el que se devolvió el énfasis al hecho de que coevolución implica cambio evolutivo recíproco.

Mención especial merece el artículo publicado en 1973 por Van Valen en el que dió a conocer su famosa e influyente "hipótesis de la Reina Roja" en la que sugiere que incluso en un medio ambiente constante, sin cambios físicos, conforme las distintas especies van evolucionando producen un deterioro de ese del medio ambiente para las otras. Este deterioro podría provocar incluso la extinción de las especies que no respondieran evolutivamente contrarrestando los cambios producidos por dicho deterioro. Van Valen (1973) denominó de esta forma a su hipótesis porque en el conocido libro "Alicia en el País de las Maravillas" la Reina Roja le dice a Alicia que allí es necesario correr tan rápido como se pueda para conseguir mantenerse en el mismo sitio.

Definición de Coevolución e importancia de los procesos coevolutivos

La coevolución implica cambio recíproco en las especies que interaccionan (Thompson 1989, 1994, Vermeij 1994). Janzen (1980), en su famoso artículo en el que acotaba el concepto de coevolución, destacó el hecho de que con frecuencia el término se utilizaba erróneamente. Por esto propuso una definición de coevolución bastante restrictiva que es la más aceptada actualmente: es un cambio evolutivo en una característica de los individuos de una población en respuesta a otra característica de los individuos de una segunda población, seguido de una respuesta evolutiva en la segunda población

al cambio producido en la primera. Esta definición es muy exigente pero también es muy útil, primero, porque eso es exactamente lo que hay que comprobar para demostrar la existencia de coevolución; y segundo, porque hay que ser muy cuidadoso a la hora de describir una interrelación entre especies como el resultado de un proceso coevolutivo, ya que, por ejemplo, coadaptación no implica coevolución (Ridley 1993), e incluso, aunque la asociación entre dos especies sea perfecta puede no haber existido un proceso coevolutivo. Por ejemplo, cuando una especie invade una nueva zona geográfica comenzará a relacionarse (alimentarse, pongamos por caso) con otras especies a las cuales estaba preadaptada y podría parecer que esta asociación es el resultado de un proceso coevolutivo. Un ejemplo muy claro es el caso de las bananas, que en Costa Rica parecen perfectamente adaptadas a ser polinizadas por los colibríes locales, sin embargo se trata de una asociación reciente que comenzó cuando el hombre introdujo las bananas en este país centroamericano (Thompson 1994).

La coevolución está ampliamente aceptada como uno de los principales procesos responsables de la enorme biodiversidad existente en nuestro planeta, habiéndose sugerido que la especiación (ver Capítulo 18) producida en las interacciones coevolutivas entre especies es la causa básica de que en la Tierra existan millones de especies en lugar de miles (Thompson 1994). Por otro lado, cada vez queda más patente que algunos de los acontecimientos más importantes en la historia de la vida han sido el resultado directo de procesos coevolutivos (Thompson 1999). Por ejemplo, el origen de las células eucariotas (a través de coevolución con organismos simbiotes que dieron lugar a las mitocondrias), el origen de las plantas (mediante la simbiosis que produjo los cloroplastos), el desarrollo del sistema digestivo (a través de simbiosis con diferentes tipos de microorganismos), etc. Además, una mejor comprensión de los procesos coevolutivos está ayudando a profundizar en temas de interés para el hombre como la conservación de la biodiversidad, dinámica de las epidemias, patología vegetal, mantenimiento de la reproducción sexual, dinámica de algunos polimorfismos genéticos y a mejorar la eficacia de los programas de control biológico y los esfuerzos conservacionistas.

Existen varias posibilidades de proceso coevolutivo (Thompson 1994, Futuyma 1998) que pueden dar lugar a distintos conceptos de coevolución. Los dos tipos más importantes son la coevolución específica y la coevolución difusa. La forma más sencilla se produce cuando dos especies evolucionan recíprocamente una en respuesta a la otra. Se conoce con el nombre de coevolución específica, y puede dar lugar a una carrera de armamentos evolutiva (Dawkins y Krebs 1979) que puede provocar divergencia de rasgos en especies competidoras, o también se puede producir convergencia de rasgos en especies mutualistas. Estos sistemas coevolutivos en los que sólo interactúan dos (o unas pocas) especies son, al menos en teoría, los más adecuados para demostrar la existencia de coevolución, ya que si las presiones selectivas son lo suficientemente fuertes, es de esperar que aparezcan adaptaciones y contra-adaptaciones detectables en ambas especies.

La coevolución difusa es la que se produce cuando en las interacciones participan un número elevado de especies. Es mucho más frecuente en la naturaleza que la coevolución específica, y sin embargo se han realizado muchos más estudios empíricos sobre ésta que sobre la difusa, seguramente como consecuencia de que la definición de coevolución difusa es poco precisa y dificulta el diseño de estudios experimentales. Por esto se han producido intentos de ofrecer una definición más precisa (Iwao y Rausher 1997) y/o una base teórica adecuada (como la hipótesis del mosaico geográfico (ver más abajo), Thompson 1994) que permitan avanzar en el conocimiento científico de este tema que, por los motivos especificados, ha estado bastante estancado durante demasiado tiempo.

La hipótesis del mosaico geográfico coevolutivo fue propuesta por Thompson (1994) considerando las posibilidades dinámicas de la coevolución que puede estar ocurriendo en distintas poblaciones. En cada una se produci-

rán adaptaciones locales que actuarán como fuerzas de diversificación entre ellas, pero la emigración de individuos de esas especies entre poblaciones provocará un flujo de genes que tenderá a homogeneizar los fenotipos existentes en cada una de ellas. Esta relación entre adaptaciones locales y migración es la responsable de que se produzca el mosaico geográfico coevolutivo provocando que en distintas poblaciones se puedan encontrar diferentes estados coevolutivos en las especies que interactúan.

La mayor parte de los estudios sobre coevolución han consistido en buscar selección recíproca entre parejas o pequeños grupos de especies en una zona. Estos estudios locales, normalmente llevados a cabo durante un periodo breve de tiempo, han aportado escasa evidencia de la existencia de cambio coevolutivo dando la impresión de que la coevolución es bastante rara, o incluso, aportando en ocasiones resultados contradictorios. Por otro lado, los estudios sobre sistemas más complejos en los que interactúan numerosas especies (coevolución difusa) han sido bastante más frustrantes. La gran ventaja de la hipótesis del mosaico geográfico coevolutivo es que explica la obtención de datos contradictorios en diferentes poblaciones y, además, ha conseguido desarrollar hipótesis específicas sobre los procesos coevolutivos y sus efectos ecológicos que puedan ser testadas en comunidades naturales evitando la frustración que provocaba el enfocar los cambios evolutivos recíprocos bien como coevolución específica o bien como coevolución difusa. Durante los últimos años se han publicado numerosos estudios que han puesto de manifiesto que las distintas poblaciones difieren entre sí genéticamente y que los resultados de las interacciones específicas son diferentes entre poblaciones dependiendo del rango geográfico.

La hipótesis del mosaico geográfico describe el proceso coevolutivo basándose en tres premisas (Thompson 1999): (1) existe una selección en mosaico que actúa entre las distintas poblaciones favoreciendo diferentes trayectorias evolutivas en cada una de ellas, por tanto, el resultado de las interacciones frecuentemente difiere entre las poblaciones de las especies que están interactuando. (2) Existen puntos calientes coevolutivos donde la frecuencia de fenotipos adaptativos es elevada, y nutren, vía migraciones (flujo de genes) a las comunidades en las cuales la selección recíproca es menos patente o no tiene lugar. Y (3), existe una mezcla geográfica de las características o rasgos que están coevolucionando, que es el resultado de varios factores como la selección en mosaico, los puntos calientes coevolutivos, el flujo de genes, la deriva genética y la extinción local de algunas poblaciones.

La hipótesis del mosaico geográfico coevolutivo ha supuesto un avance importante, no sólo por lo ya especificado, sino porque además, sugiere predicciones diferentes a las aportadas por la coevolución considerada a nivel local. Actualmente se acepta la idea de que el mosaico geográfico de las interacciones entre especies es el que dirige el proceso coevolutivo (Thompson 1994). Por tanto, si se quiere comprender realmente la dinámica evolutiva de las relaciones entre especies que están interactuando

nando, hay que intentar abordar el estudio abarcando un número lo más elevado posible de poblaciones de las especies que participan en la interacción.

Tipos de interrelaciones entre especies

Antes de estudiar los principales modelos coevolutivos que se pueden distinguir, conviene describir brevemente los diferentes tipos de interrelaciones que se pueden dar entre especies. Las especies pueden interactuar entre sí de muy diferentes maneras, estas interacciones afectan a su abundancia y distribución, y tienen importantes consecuencias evolutivas. Siguiendo a Maynard Smith (1998), aunque no existen límites precisos entre ellas, se pueden distinguir tres tipos principales de interacción: competición, explotación y mutualismo y, en todos ellos, se puede producir coevolución.

Competición

Es una interacción entre dos o más organismos que afecta negativamente a la tasa de crecimiento o la tasa de reproducción. Cuando se produce entre organismos de la misma especie se habla de “competición intraespecífica”, y cuando se trata de especies diferentes se denomina “competición interespecífica”. Si dos especies compiten por los mismos recursos, la teoría predice que no pueden coexistir indefinidamente (“Principio de exclusión competitiva”); si están compitiendo por exactamente los mismos recursos, una de ellas se extinguirá, pero si la competencia es por una serie más o menos variada de recursos se puede producir un reparto y ambas podrían sobrevivir. Hay dos tipos de competición intraespecífica en los cuales se ha destacado el papel de la coevolución: la competencia entre machos y hembras por conseguir que el otro sexo invierta más en cuidados parentales, y la competencia entre hermanos durante el desarrollo por los recursos existentes (aportados por los padres o no) para su alimentación (ver Capítulos 9 y 10).

Explotación

Se produce explotación cuando la presencia de una especie A estimula el desarrollo de B y la presencia de la especie B inhibe el desarrollo de A (Maynard Smith 1998). Son ejemplos de explotación las interacciones antagónicas que se producen en los sistemas depredadores-presas, plantas-herbívoros y parásitos-hospedadores.

Las interacciones entre depredadores y presas implican que los individuos de la especie depredadora capturan, matan y devoran a los individuos de las especies presa. Aunque existen casos de depredadores muy especializados que actúan sobre sólo una o unas pocas especies presa, lo general es que una especie depredadora actúe sobre un rango más o menos amplio de especies. El sistema depredador-presa está considerado como uno de los ejemplos más claros donde se produce una carrera de armamentos coevolutiva que, en este caso, es asimétrica ya que las presiones selectivas son mucho más fuertes para las presas (el depredador las mata y no dejan más descen-

dencia) que para los depredadores (si fallan en su intento de captura sólo sufren un costo en términos de tiempo y energía), por lo que es de esperar que las adaptaciones en las presas para evitar a los depredadores aparezcan más rápidamente que las adaptaciones en los depredadores para mejorar su eficacia capturando esa presa (Dawkins y Krebs 1979).

Otro tipo de explotación es la que tiene lugar entre parásitos y hospedadores. Como consecuencia de la gran diversidad de organismos parásitos que existen, con ciclos de vida que pueden ser muy simples o enormemente complejos, dependiendo, entre otras cosas, del tipo de dispersión entre hospedadores, estas interacciones son enormemente variadas. Además de los conocidos como parásitos externos e internos, existen otros organismos con modos de vida muy diferentes que también son considerados parásitos; por ejemplo, los llamados parasitoides que son himenópteros que ponen sus huevos sobre presas vivas (las larvas que eclosionan de esos huevos se desarrollan en el interior del cuerpo y al emerger al exterior matan al hospedador); o los parásitos de cría, especies que ponen sus huevos en los nidos de otros individuos que son los que crían la descendencia parásita. En los sistemas parásito-hospedador también se produce una carrera de armamentos en la que puede variar la virulencia de los parásitos y la resistencia ofrecida por los hospedadores. Una de las claves del proceso coevolutivo es el tipo de transmisión del parásito (Maynard Smith 1998) ya que si pasa directamente sólo a la descendencia del hospedador (transmisión vertical) se puede predecir que evolucionará hacia el mutualismo ya que el éxito reproductor del parásito depende del éxito reproductor del hospedador. Por el contrario, si la transmisión es horizontal, es decir a otros individuos de la población de hospedadores, se puede predecir que puede ser adaptativo incrementar la virulencia siempre que un mayor nivel de virulencia este relacionado con el aumento de las posibilidades de transmisión, sobre todo cuando un mismo hospedador puede ser parasitado por distintos individuos que compitan entre sí por los recursos aportados por el hospedador. La evolución de la virulencia en diferentes sistemas parásito-hospedador puede dar lugar a distintos resultados evolutivos (Toft y Karter 1990): (a) puede alcanzar y mantenerse en niveles intermedios, (b) puede aumentar, (c) puede disminuir hasta cero (comensalismo), o (d), puede alcanzar valores negativos (mutualismo). Por otro lado, la aparición de defensas eficaces en el hospedador puede dar lugar a tres resultados evolutivos diferentes: (a) extinción local del parásito, (b) desarrollo de contra-defensas por parte del parásito, o (c) cambio a un nuevo hospedador con defensas menos desarrolladas (Thompson 1994). Hay una serie de factores de gran importancia, por ejemplo, densidad de hospedadores, colonialidad, periodo de vida relativo parásito-hospedador, evolución de la virulencia facultativa, etc., sobre los que se puede conseguir una información más detallada en el Capítulo 31.

Las interacciones entre plantas y herbívoros también son enormemente variadas como consecuencia de la gran diversidad de sistemas plantas-herbívoros que existen,

Tabla 1

*Tipos de interacción y modelos coevolutivos que se pueden describir en cada uno de ellos.
Actualizado a partir de Thompson 1994 y Thompson 1999*

TIPOS DE INTERACCIÓN	MODELOS COEVOLUTIVOS
Coevolución detectada por análisis filogenéticos.	(1) Coespeciación y Cladogénesis paralela.
Interacciones antagónicas.	(2) Coevolución gen a gen. (3) Carrera de armamentos coevolutiva. (4) Alternancia coevolutiva.
Competición y divergencia coevolutiva.	(5) Desplazamiento del carácter competitivo. (6) Invasión, competición y vuelta a empezar.
Mutualismo y convergencia coevolutiva.	(7) Mimetismo Batesiano y de Müller. (8) Expansión de las relaciones mutualistas creando nuevas especies.
Coevolución y especiación.	(9) Coevolución diversificadora: (9a) Especiación en los sistemas polinizadores-plantas. (9b) Especiación inducida por organismos simbioses. (9c) Asexualidad, coevolución y especiación. (10) Coevolución de escape y radiación.

donde la fuerza de las presiones selectivas involucradas es muy variable. Los herbívoros más importantes son los mamíferos y los insectos, y las plantas han desarrollado mecanismos de defensa frente a estos animales que se alimentan de ellas que incluyen espinas, pelos urticantes y otros sistemas protectores como acumulación de sílice; pero sobre todo, defensas químicas, habiendo desarrollado sustancias químicas como terpenos, fenoles, alcaloides, etc, que son tóxicos o actúan como repelentes o venenos para los herbívoros. Los herbívoros a su vez han desarrollado contra-adaptaciones para contrarrestar las defensas de las plantas. Teniendo en cuenta que distintas especies de plantas disponen de diferentes sistemas defensivos y que la variedad es enorme, se explica el hecho de que cada especie de herbívoro se alimenta de sólo algunas especies de plantas. Aunque algunos mamíferos son bastante generalistas y pueden incluir en su dieta un número relativamente elevado de especies de plantas, los insectos suelen estar mucho más especializados y cada especie se alimenta de sólo una o unas pocas especies de plantas (también hay insectos fitófagos generalistas como muchas especies de saltamontes). Distintos individuos de la misma especie de insecto fitófago pueden seleccionar distintas especies de plantas, y distintos individuos de la misma especie de planta pueden estar siendo atacados por distintas especies de fitófagos. Esto varía considerablemente entre distintas poblaciones y, como Singer y Parmesan (1993) demostraron, la dieta de un insecto fitófago no es una característica del herbívoro ni de la planta, sino de la relación existente entre ambos.

Mutualismo

Las interacciones entre dos especies son mutualistas cuando ambas se benefician de esa interacción. Las relaciones mutualistas varían considerablemente en su especificidad, por ejemplo, muchas especies de insectos

polinizadores interactúan con un elevado número de especies de plantas, pero hay casos donde la interacción es mucho más especializada. Los casos extremos de especificidad se dan en organismos simbioses, especialmente en los casos de microorganismos que viven dentro de un animal o planta hospedadora, en algunos casos las dos especies están tan íntimamente integradas que actúan como un solo organismo (caso de los líquenes que están formados por la asociación de un alga y un hongo).

En la mayoría de los casos de mutualismo una especie interactúa con otra para obtener algún beneficio: las plantas ofrecen néctar para conseguir que los insectos las polinicen; es decir, los insectos no visitan las plantas para favorecer que se reproduzcan sino para alimentarse. Esto conlleva potencialmente la evolución del engaño y, de hecho, se ha desarrollado en bastantes casos. Así por ejemplo, algunas plantas engañan a los polinizadores desarrollando flores que se parecen a hembras de la especie polinizadora, bien visualmente, reproduciendo colores y formas, o bien olfativamente, produciendo un olor similar al de la feromona producida por la hembra. Cuando el macho intenta copular con este “cebo” provoca la fecundación de la planta y ésta se evita tener que ofrecer un recurso al insecto polinizador. Por otro lado, también se han desarrollado casos en los que los polinizadores (tanto aves como himenópteros) roban el néctar rompiendo el recipiente sin realizar la polinización, es decir, sin ofrecer a la planta ninguna ventaja. Por todo esto se ha sugerido que el mutualismo también podría ser considerado como una explotación recíproca (Futuyma 1998).

Tipos de modelos coevolutivos y evidencia de la existencia de coevolución

En la Tabla 1 se especifican los principales modelos coevolutivos que han sido diferenciados según diversos

tipos de interacciones. A continuación voy a comentar brevemente (con la excepción de la carrera de armamentos coevolutiva) cada uno de los tipos de modelos.

Co-especiación y cladogénesis paralela

Co-especiación es la especiación correlacionada de dos linajes asociados (Futuyma 1998). Esta co-especiación daría lugar a la existencia de cladogénesis paralela (cuando existe una clara relación entre los clados de dos árboles filogenéticos correspondientes a grupos de especies de un sistema potencialmente coevolutivo, por ejemplo, depredador-presa, plantas-herbívoros, etc.) que se ha demostrado en numerosas ocasiones; sin embargo, cladogénesis paralela y co-especiación pueden ocurrir sin que se produzca evolución recíproca, y en este caso no sería coevolución, para que lo sea es necesario que la especiación en un linaje provoque la especiación en el otro.

Coevolución gen a gen

Este mecanismo coevolutivo ha sido sugerido en apenas treinta sistemas de plantas cultivadas-patógenos, pero se ha demostrado en apenas una docena de ellos, principalmente entre plantas y hongos, pero también con bacterias, virus, nematodos y un insecto (*Mayetiola destructor*) que ataca al trigo (Futuyma 1998). Este concepto de coevolución está basado en la asunción de que las plantas y los hospedadores tienen *loci* complementarios para virulencia y resistencia. Es decir, que para cada gen que causa resistencia en el hospedador existe su correspondiente gen en el parásito que provoca distintos efectos negativos. La mayor parte de los sistemas en los que se ha demostrado este mecanismo coevolutivo son asociaciones en las cuales el patógeno está especializado en alimentarse de sólo una especie hospedadora, es decir se trata de casos extremos de coevolución específica.

La coevolución gen a gen da lugar a la existencia de unos polimorfismos genéticos según la resistencia del hospedador y la virulencia del parásito. Estos polimorfismos serían estables a nivel local y mantenidos por selección dependiente de la frecuencia (ver Capítulo 16) que actuaría contra el genotipo más frecuente en la población de la especie hospedadora. Sin embargo, aunque algunos de los modelos genéticos de la coevolución gen a gen predicen polimorfismos cíclicos de resistencia a los genotipos virulentos en poblaciones concretas, la mayoría predicen fluctuaciones caóticas y pérdida de los polimorfismos; sobre todo, cuando en estos modelos matemáticos se incorporan aspectos ecológicos además de las características genéticas, se obtiene que los polimorfismos a nivel local son inestables y que se mantienen sobre todo a través de una combinación de selección local, flujo de genes y una dinámica de colonización y extinción entre poblaciones (Thompson 1994). Es decir, que la evolución gen a gen puede depender, en gran medida, de la estructura geográfica y del marco ecológico de las poblaciones que están interaccionando incluyendo las relaciones genéticas existentes entre ellas (hipótesis del mosaico geográfico coevolutivo).

La existencia de la coevolución gen a gen se ha puesto de manifiesto muy claramente en los estudios de Burdon y Jarosz (Burdon y Jarosz 1991, Jarosz y Burdon 1991) en el sistema formado por una especie silvestre australiana de lino (*Linum marginale*) y el hongo del lino (*Melampsora lini*), sobre el cual disponen de una detallada información espacial de la estructura genética, tanto de la resistencia del hospedador como de la virulencia del patógeno. Esta especie de lino se encuentra en una gran diversidad de hábitats que van desde vegetación costera hasta pantanos e incluso vegetación subalpina, pero siempre aparece como poblaciones pequeñas localizadas, casi siempre con sólo unos pocos cientos de individuos. El hongo del lino forma unas pústulas de color naranja sobre las hojas que disminuyen significativamente la longevidad de la planta hospedadora. La resistencia del hospedador y la virulencia del patógeno varían considerablemente, tanto dentro de las poblaciones como entre poblaciones de una misma región o de diferentes regiones. Jarosz y Burdon (1991) encontraron que algunas poblaciones eran susceptibles de ser atacadas eficazmente por todas las razas de patógenos existentes, otras eran resistentes a algunas razas de patógenos pero no a otras y, por último, también había poblaciones que eran resistentes a razas del hongo que no existían en la zona. Sin embargo, encontraron escasa correspondencia entre los genes de resistencia de los hospedadores y los genes de virulencia de los patógenos de cada población, lo que sugería que las relaciones entre estas especies dentro de cada población, no estaban dirigidas por polimorfismos mantenidos por selección dependiente de la frecuencia (ver Capítulo 16), concluyendo que las interacciones evolucionan a una escala espacial mayor, a nivel de meta-población mediante una combinación de selección natural, deriva genética y flujo de genes entre poblaciones.

Carrera de armamentos coevolutiva

Este mecanismo coevolutivo está ampliamente extendido entre sistemas de especies antagónicas, por ejemplo, depredadores-presas, parásitos-hospedadores, herbívoros-plantas, etc. Se caracteriza porque se suceden la aparición de adaptaciones y contra-adaptaciones en las especies que interaccionan. La claridad del proceso coevolutivo dependerá del número de especies involucradas en la interrelación ya que éste es el principal factor que influye sobre la fuerza de las presiones selectivas que están actuando en ambos sentidos. Los ejemplos son muy numerosos ya que son muchos los sistemas parásito-hospedador que se han estudiado, y también se dispone de bastante información sobre sistemas depredador-presa. Concretamente, el mejor ejemplo de coevolución aportado por el registro fósil es el de los mamíferos herbívoros y los carnívoros que cazan a sus presas corriendo. En varias líneas evolutivas independientes se aprecia que los herbívoros han desarrollado de una forma bastante rápida el mismo mecanismo para aumentar su velocidad de huida (modificación de la morfología de sus extremidades), mientras que los carnívoros han desarrollado otros mecanismos a una ve-

Tabla 2

Adaptaciones y contra-adaptaciones del críalo, un parásito de cría especialista y la urraca, su principal especie hospedadora en los dos periodos iniciales del ciclo reproductivo: antes y durante la puesta.

Antes de la puesta:	
<i>Parásito:</i>	Selección de la pareja hospedadora.
<i>Hospedador:</i>	Defensa del nido por los hospedadores.
Durante la puesta	
<i>Parásito:</i>	Los críalos destruyen los huevos de urraca al poner el suyo.
<i>Hospedador:</i>	Aumentar número de huevos por nido.
<i>Parásito:</i>	Consiguen poner el huevo.
<i>Hospedador:</i>	Reconocimiento y expulsión del huevo parásito.
<i>Parásito:</i>	Comportamiento mafioso (depredación del nido).
<i>Hospedador:</i>	Expulsar o no expulsar según las condiciones de abundancia de críalos en la zona.

locidad evolutiva considerablemente más lenta (Bakker, en Maynard Smith 1998). Bakker interpretaba esta diferencia en el cambio evolutivo con la idea clásica de que los carnívoros van un paso por detrás de los herbívoros en la carrera evolutiva.

Voy a describir con más detalle un ejemplo concreto, el de las relaciones coevolutivas entre un parásito de cría especialista, el críalo (*Clamator glandarius*) y su principal especie hospedadora, la urraca (*Pica pica*). En este sistema se han detectado evidencias de la existencia de coevolución en varias fases del ciclo reproductor de ambas especies (Tabla 2; Soler y Soler 2000). Así, por ejemplo, antes de la puesta del huevo parásito, los críalos seleccionan a las parejas de urraca que más invierten en cuidados parentales (se demostró experimentalmente que las parejas de urraca parasitadas eran capaces de criar un mayor número de pollos que las que no habían sido parasitadas; J.J. Soler et al. 1995), y esto lo consiguen interpretando las señales utilizadas en selección sexual por su especie hospedadora, concretamente seleccionando nidos de mayor tamaño. Como una respuesta adaptativa a esta presión selectiva del parásito las urracas reducen el tamaño del nido, ya que éste es un 33% menor en las zonas donde las urracas coexisten con los críalos (J.J. Soler et al. 1999a). Como una respuesta más general frente al parasitismo de los críalos, las urracas han desarrollado un comportamiento específico de defensa activa del nido frente a los parásitos, y los críalos han respondido con una contra-defensa consistente en un comportamiento muy especializado a la hora de poner el huevo parásito en el que ambos, macho y hembra, colaboran para disminuir la eficacia del mecanismo de defensa de las urracas (ver revisión en Soler y Soler 2000).

Durante la puesta del huevo parásito, la hembra de críalo destruye algunos de los huevos de la urraca, lo que es una adaptación, ya que este comportamiento aumenta las posibilidades de que su huevo eclosiona y disminuye la futura competencia que el pollo parásito tendrá que soportar en el nido (Soler et al. 1997; para una información detallada ver Capítulo 30). Las urracas, como una contra-defensa frente a la destrucción de sus huevos por parte del parásito han desarrollado el mecanismo de au-

mentar el número de huevos por nido. Soler et al. (2001a) demostraron que en un área con un elevado porcentaje de parasitismo, el tamaño de puesta era la variable que explicaba el éxito reproductor de las parejas parasitadas. También demostraron, estudiando 15 poblaciones distintas de urraca distribuidas por toda Europa, que el tamaño de puesta en las poblaciones parasitadas era significativamente superior al de las poblaciones no parasitadas, incluso después de controlar tanto la distancia geográfica como la distancia genética entre poblaciones.

El mecanismo de defensa más importante desarrollado por las especies hospedadoras de los parásitos de cría es el reconocimiento y la expulsión del huevo parásito, y constituye uno de los ejemplos de coevolución más claros que existen (Rothstein 1990). En el caso del sistema críalo-urraca se ha demostrado que la expulsión de huevos por parte de las urracas es el resultado de un proceso coevolutivo: primero, porque el porcentaje más elevado de expulsión de huevos se produce en zonas con una tasa elevada de parasitismo, mientras que los porcentajes de expulsión más bajos se registran en zonas donde no existen los críalos, dándose valores intermedios en las zonas con una baja tasa de parasitismo (Soler y Møller 1990, Soler et al. 1999b); segundo, porque en un área que ha sido parasitada por los críalos recientemente (hace sólo unos 40 años), la expulsión de modelos de huevos miméticos y no miméticos ha aumentado significativamente desde 1984 hasta la actualidad (Soler et al. 1998a, 1998b).

Considerando la enorme importancia que se le da actualmente a la aproximación meta-poblacional (ver lo comentado anteriormente para la hipótesis del mosaico coevolutivo), J.J. Soler et al. (1999b) investigaron la influencia del flujo de genes en la capacidad de reconocer y expulsar huevos de las urracas en 15 poblaciones europeas distintas. Las diferencias genéticas entre poblaciones se estimaron utilizando microsatélites como marcadores. Los resultados mostraron que el porcentaje de expulsión de huevos miméticos y no miméticos dependía del nivel de parasitismo de la zona, siendo mayor en las zonas de más parasitismo (Fig. 2). Además, ese porcentaje de expulsión dependía de las diferencias genéticas entre poblaciones, mientras que el porcentaje de expulsión

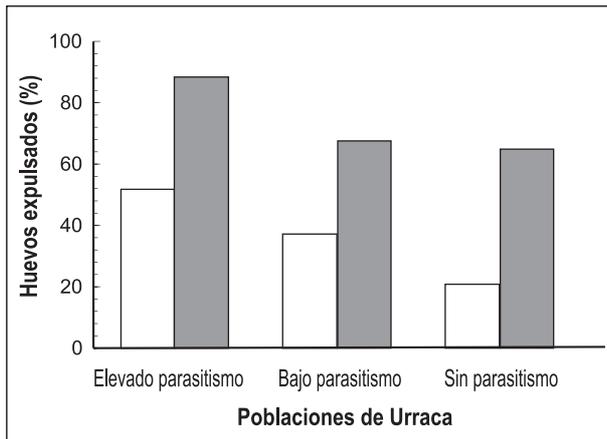


Figura 2. Porcentaje de expulsión de huevos miméticos (columnas blancas) y no miméticos (columnas rayadas) dependiendo del nivel de parasitismo de las poblaciones de urraca. Datos de Soler et al. 1999b.

de huevos miméticos estaba determinado por las distancias geográficas, lo que ponía de manifiesto que el flujo de genes tiene una gran importancia en la expansión de la capacidad de reconocer huevos extraños entre poblaciones. Sin embargo, una proporción de la varianza en el porcentaje de expulsión no podía ser explicada por el flujo de genes, y una explicación para esta varianza residual podría ser que, actualmente, se está produciendo un proceso coevolutivo a nivel de la meta-población de urracas. Para comprobar esta hipótesis se controló el efecto del flujo de genes (controlando tanto las distancias geográficas como genéticas entre las poblaciones de urracas) y se obtuvo una clara relación entre el porcentaje de expulsión de huevos no miméticos (el que tenía un fuerte componente genético) y el porcentaje de nidos parasitados por los críalos en las 15 zonas (Soler et al. 2001b), lo que apoya la hipótesis de que actualmente se está produciendo un proceso coevolutivo entre críalos y urracas a nivel de meta-población.

El mecanismo típico de defensa de los parásitos contra la expulsión de sus huevos por parte de los hospedadores es conseguir que se parezcan cada vez más a los del hospedador (mejorar el mimetismo), haciendo que sea más difícil distinguirlos (Brooke y Davies 1988). Sin embargo, aparentemente, los críalos no han desarrollado este mecanismo de defensa contra la expulsión de sus huevos ya que la morfología del huevo de críalo es muy similar en toda su área de distribución independientemente de la especie hospedadora (Soler y Soler 2000).

Otro posible mecanismo de defensa sería aumentar los costos de la expulsión del huevo parásito. Zahavi (1979) fue el primero en sugerir que los parásitos podrían depredar los nidos de la especie hospedadora donde sus huevos fueran expulsados (hipótesis de la mafia; Fig. 3) asumiendo que de esta forma se frenaría la expulsión de huevos ya que los individuos expulsadores obtendrían un éxito reproductor menor que los individuos aceptadores. Soler et al. (1995) testaron esta hipótesis retirando experimentalmente el huevo de críalo de algunos nidos mien-

tras que en un grupo control no se retiraba. Los nidos en los que los huevos de críalo fueron retirados sufrieron significativamente más depredación que los nidos en que los huevos permanecieron, y se comprobó que los depredadores habían sido los críalos. Este comportamiento mafioso era adaptativo ya que los críalos conseguían “enseñar” a las urracas que era mejor no expulsar el huevo parásito y, cuando realizaban la puesta de reposición, ya no expulsaban el huevo de críalo (Soler et al. 1995). Las urracas también disponen de respuestas adaptativas frente al comportamiento mafioso de los críalos. Comprobamos experimentalmente que las urracas muestran una elevada plasticidad fenotípica en la decisión de expulsar o no el huevo parásito (ver revisión en Soler y Soler (2000)). Cuando expulsaban el huevo parásito y su puesta era depredada, en la puesta de reposición podían cambiar o no su respuesta al huevo de críalo, y esto dependía del porcentaje de parasitismo existente en la zona. Cuando el porcentaje de nidos parasitados era elevado (lo que implica una mayor presencia de críalos en la zona y, por tanto, mayores posibilidades de que el nido vuelva a ser visitado y depredado) tendían a aceptar en la puesta de reposición, mientras que si el porcentaje de parasitismo era bajo tendían a mantener la respuesta y expulsar el huevo parásito.

Alternancia coevolutiva

Cuando parásitos, depredadores o herbívoros están actuando sobre un abanico más o menos amplio de hospedadores, presas o plantas, respectivamente, los resultados de las interacciones coevolutivas pueden ser más variados. Por ejemplo, si un parásito comienza a atacar a una especie de hospedador y esta especie desarrolla algún mecanismo de defensa, el parásito puede (a) extinguirse, (b) desarrollar contra-defensas (carrera de armamentos) o (c), cambiar a otro hospedador con defensas menos desarrolladas (alternancia) (Thompson 1994). Davies y Brooke (1989a, 1989b) fueron los primeros en sugerir el mecanismo de la alternancia coevolutiva. En Gran Bretaña, el cuco común (*Cuculus canorus*) utiliza como hospedadoras principalmente cuatro especies de passeriformes, aunque de forma más esporádica puede utilizar otra docena de especies, y de forma accidental más de un centenar. Davies y Brooke (1989a, 1989b) lanzaron la hipótesis de que los cucos pueden utilizar preferentemente a una especie hospedadora que variará con el tiempo evolutivo debido a que la especie parasitada, con frecuencia, mejorará la eficacia de sus defensas, mientras que las especies no utilizadas perderán eficacia como consecuencia de que mantener esos mecanismos de defensa en ausencia del parasitismo puede resultar bastante costoso. Partiendo de la hipótesis de Davies y Brooke (1989a, 1989b) se puede generalizar que la alternancia coevolutiva puede ser una hipótesis potencialmente importante para comprender cómo los parásitos, depredadores y herbívoros coevolucionan con un número más o menos elevado de especies a lo largo de prolongados periodos evolutivos y, también, a nivel de escalas geográficas más amplias

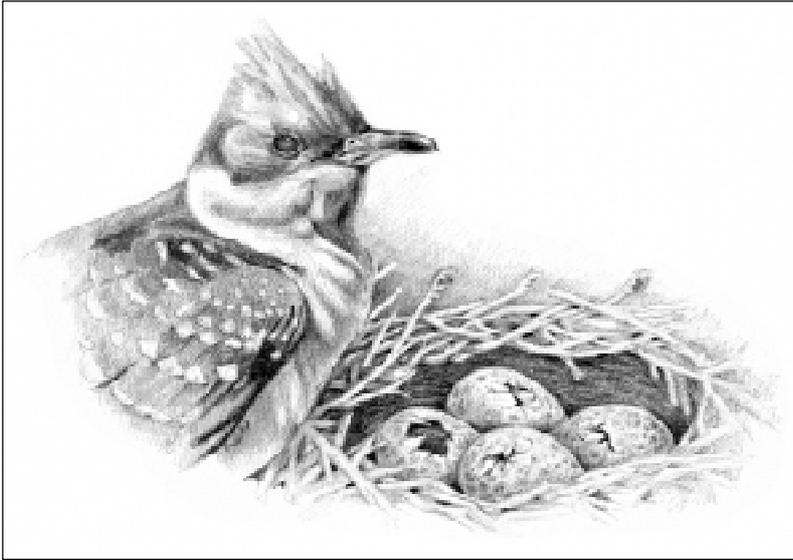


Figura 3. Los críalos depredan los nidos de las urracas donde su huevo ha sido expulsado por los propietarios del nido. Este comportamiento “mafioso” obliga a las urracas a construir un nuevo nido y realizar una puesta para reponer la que ha sido destruida, y además, les “enseña” que es mejor no expulsar el huevo parásito. Dibujo realizado por Pablo Ruiz Pedraza.

(Thompson 1994). Esta hipótesis, considerando simultáneamente la hipótesis del mosaico geográfico coevolutivo, explicaría el hecho de que la especie hospedadora utilizada preferentemente por los cucos varía en distintas zonas de Europa. Debido a que conforme un hospedador mejora sus mecanismos de defensa, principalmente la capacidad de reconocer y expulsar huevos del parásito, los cucos cambiarían a otra especie hospedadora que disponga de unos mecanismos de defensa menos perfeccionados.

Desplazamiento del carácter competitivo

El hecho observado por Brown y Wilson (1956) de que especies próximas podían ser fácilmente reconocibles cuando coincidían en la misma zona (poblaciones simpátricas), y sin embargo, en poblaciones aisladas de cada una de ellas (alopátricas) pueden llegar a ser indistinguibles, sugirió la hipótesis de que las especies que compiten entre sí evolucionan reduciendo esa competencia. Esto es lo que llevaría a una diferenciación morfológica más clara en poblaciones simpátricas que es lo que se conoce con el nombre de desplazamiento del carácter competitivo. Por el contrario, en poblaciones alopátricas donde una especie no tiene que competir con la otra, la selección natural favorecerá la existencia de un rango más amplio en la morfología de la característica sujeta a selección natural ya que permitirá ampliar un poco el nicho ecológico evitando, o al menos disminuyendo, la competencia intraespecífica.

Uno de los ejemplos propuestos originalmente por Brown y Wilson (1956) fue el de los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos. Una especie de tamaño medio, *Geospiza fortis*, en las islas donde coincide con *G. fuliginosa* que es una especie de tamaño más reducido, presenta un tamaño mayor que en la isla Daphne donde coexis-

ten ambas especies. Según Grant (1994), hace menos de dos décadas tuvo lugar un nuevo episodio de esta historia. *G. magnirostris*, una especie de mayor tamaño y de pico más grande que *G. fortis*, comenzó a criar en Daphne en 1983, y a partir de 1984, coincidiendo con una gran sequía, los individuos de la especie *G. fortis* con picos de mayor tamaño sobrevivían peor que los de picos de menor tamaño. Esto estaba relacionado con el hecho de que se produjo una disminución de la disponibilidad de las semillas de mayor tamaño mientras que aumentó la proporción de semillas más pequeñas. El tamaño del pico es heredable y el efecto de la selección natural se hizo notar en las siguientes generaciones. Aunque el cambio en la disponibilidad de semillas de diferente tamaño es suficiente para explicar el cambio evolutivo detectado, también existe la posibilidad de que se tratara de un desplazamiento del carácter competitivo. Es decir, *G. magnirostris*, un especialista comedor de semillas grandes pudo

ser el responsable de esa disminución en la disponibilidad de semillas grandes desfavoreciendo a los individuos de mayor tamaño de *G. fortis* (Grant 1994).

El ejemplo de los pinzones de Darwin es sólo uno más de los muchos que se pueden citar con posibilidades de que se trate de un caso de desplazamiento del carácter competitivo, sin embargo, en muy pocas ocasiones se ha podido demostrar experimentalmente. Schluter (1994) llevó a cabo uno de estos experimentos trabajando con especies del grupo *Gasterosteus aculeatus*. Hay dos especies que pueden coincidir o no en diversos lagos de Canadá: una es bentónica y de mayor tamaño, y la otra es limnética, se alimenta de plancton, tiene un menor tamaño y una boca más estrecha (Fig. 4). Cuando una de estas especies habita sola en un lago, sin la otra, sus características, tanto morfológicas como ecológicas, son intermedias a las de las dos especies. Los experimentos fueron realizados manteniendo tanto aislados como juntos a individuos de ambas especies. Cuando individuos de una especie se mantenían aislados no se producía una selección direccional, sin embargo, cuando se añadía la otra especie, se favorecía a los individuos de la primera especie que presentaban un fenotipo más distinto del de la especie añadida (Schluter 1994).

Invasión, coevolución y vuelta a empezar

Como en el caso anterior, se trata de un mecanismo coevolutivo que mediante la competencia provoca la creación de nuevas especies por divergencia. La competencia entre grupos de especies que habitan archipiélagos con islas más o menos próximas entre sí, provoca sucesivamente ciclos de invasiones que van seguidos de un periodo de coevolución en la isla que finaliza con la exclusión competitiva de la especie residente. A continuación, la

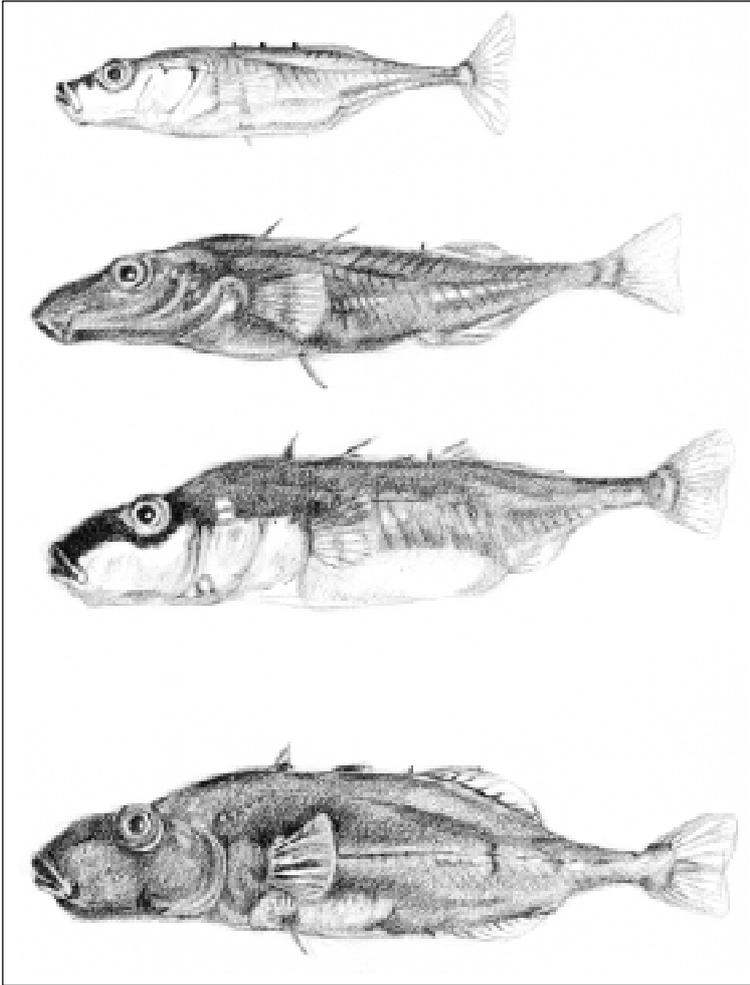


Figura 4. Morfologías limnética y bentónica de espinoso de tres espinas (*Gasterosteus aculeatus*). De arriba abajo: macho limnético, hembra limnética, hembra bentónica y macho bentónico. Dibujo realizado por Pablo Ruiz Pedraza a partir de las fotografías publicadas en Grant (1994).

especie invasora evoluciona en ausencia de competidores hasta que se produce otra invasión por alguna de las especies competidoras y se repite el proceso (Roughgarden y Pacala 1989). Estos ciclos se dan entre parejas o pequeños grupos de especies en cada isla, pero todas las especies de reptiles del género *Anolis* están involucradas en diferentes combinaciones. Este es el único mecanismo coevolutivo descrito que utiliza la extinción de poblaciones como parte del proceso de cambio evolutivo recíproco.

Este mecanismo coevolutivo explica exitosamente la distribución de las especies de *Anolis* en el archipiélago de las Antillas (Roughgarden y Pacala 1989). Cada una de las islas presenta sólo una o dos especies de *Anolis*. Cuando sólo existe una especie en una isla, evoluciona alcanzando un tamaño intermedio que es el que puede utilizar un rango más amplio de recursos produciéndose una elevada densidad de población. Sin embargo, esta población puede ser invadida por otra especie de mayor tamaño, la cuál competirá con ventaja con la especie residente. Durante la invasión ambas especies evolucionan hacia un menor tamaño, la grande para tener acceso a una mayor cantidad de recursos, y la pequeña para disminuir

la competencia con la especie de mayor tamaño; sin embargo, al final, la especie de menor tamaño termina extinguiéndose. Cuando la especie invasora se queda sin competencia evoluciona hacia un tamaño intermedio, con lo que al producirse otra invasión por una especie de mayor tamaño el ciclo se vuelve a repetir.

Mimetismo Batesiano y mimetismo de Müller

El mimetismo fue otro tema clave al comienzo de los estudios evolutivos de las relaciones entre especies que influyó de forma decisiva en el desarrollo de las ideas sobre coevolución y especiación. Fue Henry W. Bates (1862; citado en Thompson 1994) el primero en contestar a la pregunta de por qué coexistían especies en una misma zona presentando una coloración muy similar. Sugirió que era la consecuencia de la convergencia de especies comestibles que mimetizan la coloración de otras que son evitadas por los depredadores porque no son comestibles (venenosas o de mal sabor). De esta forma, la coloración de la especie imitadora se iría haciendo cada vez más parecida a la especie modelo que está imitando. Sin embargo, Bates no llegó a proponer que se tratara de coevolución, fue Fritz Müller el que aportó la idea de la existencia de cambio evolutivo recíproco entre los modelos y sus imitadores. Müller describió un nuevo tipo de mimetismo en mariposas en el cual dos o más especies son todas ellas de mal sabor y su coloración, por medio de selección natural dirigida por los depredadores, puede converger hasta llegar a ser casi idéntica (Müller 1879; citado en Thompson 1994). En este caso se trata de un ejemplo de mutualismo

ya que ambos grupos de especies salen beneficiados de que exista ese mimetismo, puesto que cuantos más encuentros desagradables tenga un depredador inexperto con individuos de estas especies de mal sabor y coloración similar, mejor aprenderá que no debe atacar a ese tipo de presas.

La coevolución de estos dos tipos de mimetismo se caracteriza porque no existe interacción directa entre las especies que mimetizan y las especies modelo, sino que se trata de un proceso dirigido por otro grupo de especies que son los depredadores.

Expansión de las relaciones mutualistas creando nuevas especies

En las relaciones mutualistas existe una tendencia a la formación de nuevas especies a lo largo del periodo evolutivo, lo que conlleva que en esas relaciones están participando, tanto especies que han coevolucionado como consecuencia de esas relaciones mutualistas, como especies que no han coevolucionado con ellas (Thompson 1994).

Uno de los ejemplos mejor conocidos de este tipo de proceso coevolutivo es el de las interacciones entre córvidos comedores de piñones y pinos en el norte de Eurasia y Norte América. En esta interacción mutualista, los córvidos consiguen un alimento fácil de recolectar y energéticamente muy rico que, además, puede ser fácilmente almacenado para ser consumido durante las épocas de escasez. Por su parte, los pinos, obtienen una eficaz dispersión de sus semillas ya que los córvidos, a través de su hábito de esconderlas, lo que están haciendo es sembrarlas puesto que un elevado porcentaje de ellas no llegan a ser consumidas. Las aves presentan una serie de adaptaciones a explotar este tipo de alimento que incluyen, por ejemplo, aspectos de su comportamiento (recolección y almacenamiento de los piñones), y de su ciclo de vida (comienzan a reproducirse muy temprano, cuando todavía hace bastante frío, con lo que se consigue que los pollos abandonen el nido a tiempo de almacenar sus propios piñones para el siguiente invierno) y algunas características morfológicas, como un pico largo y puntiagudo, especializado en la extracción de piñones y una cavidad sublingual que les sirve para transportarlos. Sin embargo, estas adaptaciones no están igual de desarrolladas en las distintas especies de córvidos (Marzluff y Balda 1992). Los pinos por su parte, también disponen de otras adaptaciones a la dispersión de sus semillas por parte de las aves. Principalmente se puede destacar que los piñones son largos y sin expansiones para ser transportados por el aire, y además, permanecen durante un largo periodo retenidos en las piñas (Marzluff y Balda 1992). Las adaptaciones de las semillas de los pinos son más claras que las de los córvidos, lo cual no es de extrañar teniendo en cuenta que las presiones selectivas son más fuertes para las plantas, ya que estas aves son los únicos agentes que actúan como dispersadores de sus semillas, mientras que los córvidos se alimentan de un abanico más amplio de recursos.

Hay varias especies de coníferas involucradas en estas interrelaciones mutualistas todas ellas incluidas en el género *Pinus*, aunque pertenecientes a tres subsecciones distintas, cuatro especies en Eurasia y tres en Norte América (Tomback 1983). En Eurasia sólo existe una especie de córvido especializado en consumir piñones que es el cascanueces (*Nucifraga caryocatactes*), mientras que en Norte América existen cuatro especies: el arrendajo de los piñones (*Gymnorhinus cyanocephalus*), el cascanueces de Clark (*Nucifraga colombiana*), el arrendajo de la espesura (*Apheloma coerulescens*), y el arrendajo de Steller (*Cyanocitta stelleri*). Estos dos últimos, al contrario que los tres primeros no disponen de picos especializados que le permitan sacar los piñones de las piñas cuando están cerradas (Fig. 5). Recolectan piñones pero sólo los que pueden conseguir de piñas parcialmente abiertas (Tomback 1983, Marzluff y Balda 1992). Según Tomback (1983), el género *Nucifraga* probablemente se originó en Eurasia cruzando posteriormente el estrecho de Bering y extendiéndose por Norte América. Teniendo en cuenta las adaptaciones existentes en cada una de las especies de córvidos y la historia evolutiva de cada una de las interre-

laciones entre córvidos y pinos se ha sugerido que ha existido coevolución entre *N. Caryocatactes* y las especies de pinos con las que coexisten (Tomback 1983). Marzluff y Balda (1992), con respecto a las interacciones que se producen en Norte América, han sugerido que seguramente la interacción comenzó entre *G. cyanocephalus*, o sus antecesores, y dos especies de pinos (*P. monophylla* y *P. edulis*) o sus antecesores. Partiendo de la base de que las especies más adaptadas a estas interacciones son las que están coevolucionando desde más antiguo, Marzluff y Balda (1992) también sugirieron que *N. Colombiana* se habría incorporado posteriormente a esta interrelación mutualista, y por último, también lo harían las otras dos especies de córvidos americanos (*A. coerulescens* y *C. stelleri*).

Coevolución diversificadora

Hay varios modelos coevolutivos en los cuales algunas poblaciones de una especie evolucionan especializándose a nivel local como resultado de las adaptaciones recíprocas con otras especies. Si el flujo de genes entre poblaciones es lo suficientemente escaso, y el proceso se ve acompañado por el hecho de que los híbridos entre individuos de distintas poblaciones no sean viables, o se vean considerablemente desfavorecidos, se provoca el aislamiento reproductivo, lo que produce la creación de nuevas especies sin necesidad de que tenga lugar ningún proceso coevolutivo. Sin embargo, hay casos muy claros en los que el aislamiento reproductivo puede ser una consecuencia directa de la interacción entre dos especies. Esto se produce cuando una especie ejerce un control directo sobre el movimiento de los gametos de la otra especie o sobre el éxito de emparejamiento de distintas sub-poblaciones de la otra especie. Estos dos tipos de control del apareamiento de otra especie puede dar lugar a coevolución diversificadora produciendo especiación en una o las dos especies que están interaccionando (Thompson 1989). Hay dos tipos de interacciones que cumplen perfectamente estas condiciones para que se produzca coevolución diversificadora, son las que se producen entre plantas y polinizadores provocando especialización recíproca extrema, y las que ocurren entre hospedadores y organismos simbioses intracelulares que se transmiten vía materna.

Especiación en los sistemas polinizadores-plantas

Esta especiación se produce a través de procesos de selección sexual (ver Capítulo 13) y control del movimiento de los gametos. En este tipo de interacción los polinizadores controlan directamente el movimiento de los gametos de la planta ya que son ellos los que los transportan de una planta a otra seleccionando las flores en base a determinadas características. Con frecuencia, las poblaciones de polinizadores y plantas están subdivididas en diferentes subpoblaciones aisladas geográficamente. Si las preferencias de los polinizadores son claras, es decir, eligen una característica determinada, independientemente de la frecuencia con que se encuentre en la po-

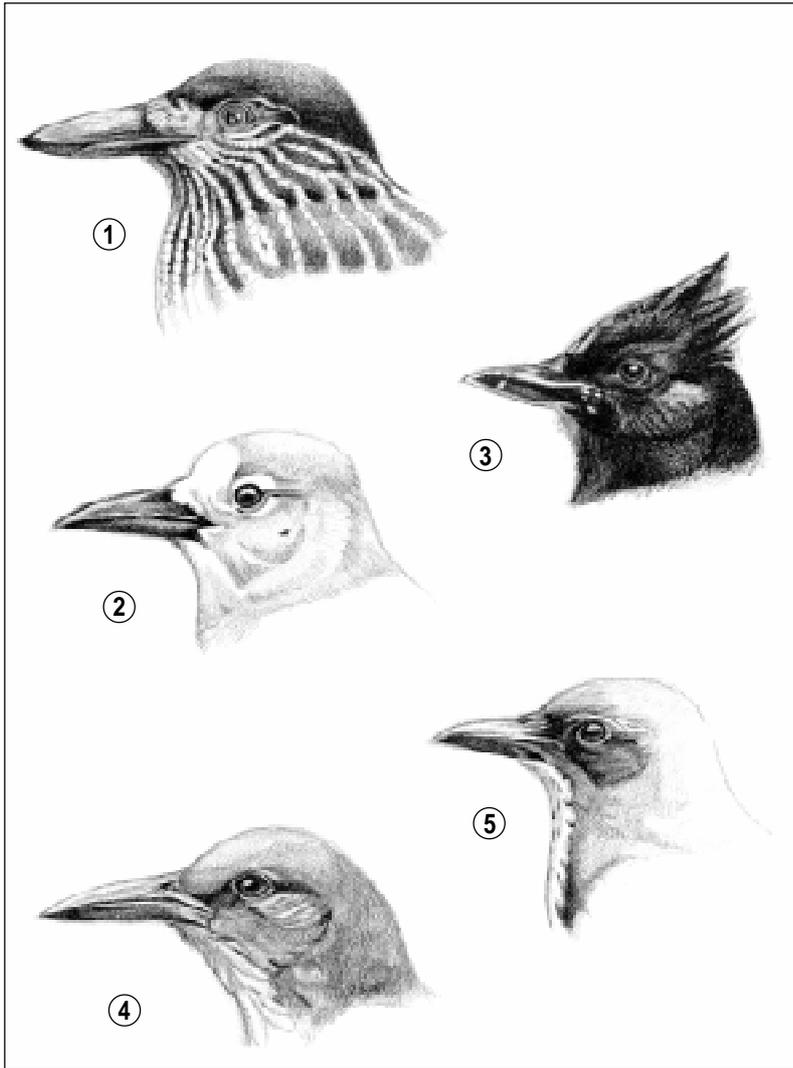


Figura 5. (1) Cascanueces (*Nucifraga caryocatactes*), (2) cascanueces de Clark (*Nucifraga colombiana*), (3) arrendajo de Steller (*Cyanocitta stelleri*) (4) arrendajo de los piñones (*Gymnorhinus cyanocephalus*) y (5) arrendajo de la espesura (*Apheloma coerulescens*). Dibujo realizado por Pablo Ruiz Pedraza.

blación, estas sub-poblaciones pueden diversificarse rápidamente. Hay casos en los que sólo uno de los sexos de la especie polinizadora visita las flores y el tipo de flor elegido está dirigido por selección sexual. Por ejemplo, los machos de las abejas Euglossine recolectan polen de algunas orquídeas y utilizan su fragancia para atraer a las hembras (Thompson 1994). Esto puede provocar una fuerte selección direccional que además puede ser distinta en diferentes poblaciones, ya que, en cada una de ellas, los machos pueden estar seleccionando la fragancia de flores distintas. Esto puede provocar que tanto las características florales de las plantas como la preferencia de los polinizadores pueden evolucionar en diferentes direcciones en cada población.

Otro mecanismo de especiación en las plantas basado en procesos de selección sexual en los polinizadores, es el que se produce en las interacciones que tienen lugar cuando las flores de la planta mimetizan las hembras de la especie polinizadora, y la polinización se produce al intentar los machos copular con esas flores (Kiestler et al.

1984). Este tipo de mimetismo floral es muy específico, y en diferentes poblaciones se podría estar mimetizando a una especie polinizadora distinta lo que podría dar lugar a diferentes especies de plantas.

Por último, existe otro tipo de interacciones donde tienen lugar procesos de especiación extremos. Son aquellas que se producen cuando la polinización la llevan a cabo insectos que actúan como parásitos de las flores, ponen sus huevos en las flores y sus larvas se alimentan de las semillas que se producen. En este caso la selección sexual no es muy importante, el factor determinante es el estilo y el ciclo de vida del parásito. Dentro de este tipo de interacciones se encuentran algunos de los ejemplos de coevolución más claros que existen como las higueras y sus avispas polinizadoras (Bronstein J.L. 1987), y las yucas y sus mariposas polinizadoras (Pellmyr y Thompson 1992).

Especiación inducida por organismos simbiotes

Los organismos simbiotes, bien parásitos o bien mutualistas, pueden producir aislamiento reproductivo entre poblaciones, sin embargo el aislamiento es asimétrico, de manera que todos los cruzamientos son fértiles excepto para apareamientos entre hembras de poblaciones que no están infectadas y machos de poblaciones infectadas (Thompson 1994). Se ha demostrado que la causa de ese aislamiento es el organismo simbiote porque tras el tratamiento con antibióticos que lo destruyen ya no existe el aislamiento reproductivo. En algunos casos el organismo simbiote lo que produce es reproducción por partenogénesis. Por ejemplo, en algunas especies de avispas del género *Trichogramma* que son completamente partenogenéticas, si son tratadas con antibióticos pasan a reproducirse sexualmente (Stouthamer et al. 1990). Aunque actualmente no se conocen ejemplos de especies o poblaciones permanentemente partenogenéticas como consecuencia de su coevolución con sus organismos simbiotes, podría darse el caso de que una población con reproducción partenogenética durante un largo periodo de tiempo permaneciera como tal, siempre que se produjeran los cambios genéticos evolutivos necesarios, con lo que este mecanismo podría dar lugar a nuevas especies (Thompson 1994).

Asexualidad, coevolución y especiación

Asexualidad, coevolución y especiación

Cuando una de las especies que interactúan es de reproducción asexual obligada, puesto que el límite entre especies en estos organismos es bastante arbitrario, lo

importante es el número de especies con las que la especie o clon asexual interactúa (Thompson 1994). Un ejemplo muy claro para ilustrar esta afirmación es el caso de las hormigas cortadoras de hojas de la tribu Attini. Actualmente se conocen unas 190 especies y todas ellas recolectan hojas de una gran variedad de plantas y las utilizan para cultivar hongos. Según los taxónomos, todas las especies de hormigas cultivan la misma especie de hongo, sin embargo, el problema taxonómico es importante ya que estos hongos no forman esporangios. Estos hongos sólo viven en los hormigueros de estas hormigas, fuera de ellos no son capaces de aguantar la competencia de otros hongos o bacterias. Dependen totalmente de sus cuidadoras para sobrevivir y para dispersarse a otros hormigueros; las jóvenes reinas antes de dispersarse recogen micelio del hongo y lo transportan en su boca durante todo el tiempo que dura el vuelo nupcial y la fecundación, cuando llegan al nuevo nido lo regurgitan en el suelo (Hölldobler y Wilson 1990). Esta interrelación entre los hongos y las hormigas cortadoras de hojas es obligada para ambas partes y el resultado de la coevolución existente entre ellas (Thompson 1994). Esta interrelación seguramente comenzó al principio de la evolución de la tribu Attini, antes de que se produjera la radiación evolutiva que dio lugar a las 190 especies conocidas en la actualidad. Realmente es difícil aceptar que en estas 190 versiones de la interrelación entre una especie de hormiga y el hongo coevolucionando separadamente se trate de la misma especie de hongo que no ha evolucionado desde el inicio de la relación, a pesar de que las hormigas han sufrido una importante radiación evolutiva. Para que esto fuera cierto habría que comprobar que los hongos cultivados por distintas especies de hormigas son capaces de sobrevivir exitosamente en los hormigueros de otras especies diferentes, prueba que hasta el momento no se ha realizado.

Coevolución de escape y radiación

Este tipo de coevolución se caracteriza porque incluye procesos de adaptación y especiación, y se diferencia de cualquier otro tipo de coevolución en que se considera como parte importante del proceso coevolutivo un periodo durante el que las especies no interactúan. Este mecanismo coevolutivo fue definido en primer lugar por Ehrlich y Raven (1964) para explicar las relaciones entre los insectos herbívoros y las plantas de las que se alimentan. Esta hipótesis parte de la base de que una planta de la

que se alimentan diversas especies de insectos, por mutación o recombinación, podría producir un producto químico de defensa nuevo que le permitiría desembarazarse de la mayor parte de sus enemigos. Al conseguir escapar del ataque de la mayor parte de sus insectos defoliadores se produciría una radiación adaptativa que permitiría a la planta diversificarse en numerosas especies que compartirían el nuevo compuesto químico defensivo. Pasado el tiempo, alguna o algunas especies de insectos herbívoros desarrollarían los mecanismos adecuados de detoxificación y resistencia que contrarrestaría la eficacia del compuesto defensivo, y entonces experimentarían una radiación evolutiva apareciendo especies de insectos cuyas larvas quedarían adaptadas a las nuevas especies de plantas que se habían diferenciado.

Conclusiones y futuro de los estudios sobre coevolución

Durante la última década se ha puesto de manifiesto que existen diferencias importantes entre zonas en las adaptaciones desarrolladas por las especies que están interactuando, por lo que la estructura geográfica es un aspecto muy importante que frecuentemente es el que dirige el proceso coevolutivo. Lo que ocurre a nivel local es sólo el material bruto para los patrones que se desarrollan y los procesos que tienen lugar a escalas geográficas más amplias. Está claro que el enfoque meta-poblacional producirá importantes avances en el conocimiento de la evolución de las interacciones entre organismos. Este enfoque geográfico se está imponiendo también en materias más amplias como ecología, biología evolutiva y biología de la conservación.

Por otro lado, puesto que muchos aspectos del enfoque geográfico del estudio de la coevolución tienen importantes implicaciones en temas como epidemias humanas, control biológico, agricultura y conservación, es bastante probable que, como consecuencia de estos estudios, la ecología evolutiva se convierta en una de las disciplinas más importantes de las ciencias biológicas aplicadas (Thompson 1999).

Agradecimientos

María Dolores García, Gregorio Moreno, Juan J. Soler y Mari Carmen Soler leyeron el manuscrito y aportaron sugerencias que contribuyeron a mejorar considerablemente este capítulo.

Bibliografía

BROOKE, M. DE L. y DAVIES, N.B. 1988. Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335: 630-632.

BRONSTEIN, J.L. 1987. Maintenance of species-specificity in a Neotropical fig-pollinator wasp mutualism. *Oikos* 48: 39-46.

BROWN, J.S. y VINCENT, T.L. 1992. Organization of predator-prey communities as an evolutionary game. *Evolution* 46: 1269-1283.

BROWN, W.L., Jr. y WILSON, E.O. 1956. Character displacement. *Systematic Zoology* 5: 49-64.

BURDON, J.J. y JAROSZ, A.M. 1991. Host-pathogen interactions in natural populations of *Linum marginale* and *Melampsora lini*. I. Patterns of resistance and racial variation in a large host population. *Evolution* 45: 205-217.

DARWIN, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Facsimile of the 1st ed. Harvard University Press, Cambridge.

DARWIN, C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effects of

- intercrossing. Facsimile ed. Earl M. Coleman, Standfordville, New York.
- DAVIES, N.B. y BROOKE, M. de L. 1989a. An experimental study of coevolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. I. Host egg discrimination. *J. Anim. Ecol.* 58: 207-224.
- DAVIES, N.B. y BROOKE, M. de L. 1989b. An experimental study of coevolution between the cuckoo, *Cuculus canorus*, and its hosts. II. Host egg markings, chick discrimination and general discussion. *J. Anim. Ecol.* 58: 225-236.
- DAWKINS, R. y KREBS, J.R. 1979. Arms races between and within species. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 205: 489-511.
- EHRlich, P.R. y RAVEN, P.H. 1964. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- FLOR, H.H. 1955. Host-parasite interaction in flax rust -its genetics and other implications. *Phytopathology* 45: 680-685.
- FUTUYMA, D.J. 1998. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Sunderland.
- GRANT, P.R. 1994. Ecological character displacement. *Science* 266: 746-747.
- IWAO, K. y RAUSHER, M.D. 1997. Evolution of plant resistance to multiple herbivores: quantifying diffuse coevolution. *Am. Nat.* 149: 316-335.
- JANZEN, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution* 20: 249-275.
- JANZEN, D.H. 1980. When is it coevolution? *Evolution* 34: 611-612.
- JAROSZ, A.M. y BURDON, J.J. 1991. Host-pathogen interactions in natural populations of *Linum marginale* and *Melampsora lini*. II. Local and regional variation in patterns of resistance and racia structure. *Evolution* 45: 1618-1627.
- MARZLUFF, J.M. y BALDA, R.P. 1992. The pinyon jay: Behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid. T. & A.D. Poyser, London.
- MAYNARD SMITH, J. 1998. *Evolutionary genetics*. Oxford University Press, Oxford.
- NILSSON, L.A., JONSSON, L., RALISON, L., y RANDRIANJOHANY, E. 1985. Angraecoid orchids and hawkmoths in central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. *Biotropica* 19: 310-318.
- PELLMYR, O. y THOMPSON, J.N. 1992. Múltiple occurrences of mutualism in the yuca moth lineage. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 2927-2929.
- PIMENTEL, D., FEINBERG, E.H., WOOD, P.W. y HAYES, J.T. 1965. Selection, spatial distribution and the coexistence of competing fly species. *Am. Nat.* 99: 97-109.
- RIDLEY, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, London.
- ROTHSTEIN, S.I. 1990. A model system for studying coevolution: avian brood parasitism. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 481-508.
- ROUGHGARDEN, J. y PACALA, S. 1989. Taxon cycle among *Anolis* lizard populations: Review of evidence. En D. Otte y J.A. Endler (eds.): *Speciation and its consequences*. Pp: 403-432. Sinauer Associates, Sunderland.
- SCHLUTER, D. 1994. Experimental evidence that competition promotes divergence in adaptive radiation. *Science* 266: 798-801.
- SINGER, M.C. y PARMESAN, C. 1993. Sources of variations in patterns of plant-insect association. *Nature* 361: 251-253.
- SOLER, J.J., SOLER, M., MØLLER, A.P. y MARTÍNEZ, J.G. 1995. Does the great spotted cuckoo chose magpie hosts according to their parenting ability? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 36: 201-206.
- SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G., SOLER, M. y MØLLER, A.P. 1999a. Host sexual selection and cuckoo parasitism: an analysis of nest size in sympatric and allopatric magpie *Pica pica* populations parasitized by the great spotted cuckoo *Clamator glandarius*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1765-1771.
- SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G., SOLER, M. y MØLLER, A.P. 1999b. Rejection behavior of European magpie populations in relation to genetic and geographic variation: an experimental test of rejecter-gene flow. *Evolution* 53: 947-956.
- SOLER, J.J. y SOLER, M. 2000. Brood-parasite interactions between great spotted cuckoos and magpies: a model system for studying coevolutionary relationships. *Oecologia* 125: 309-320.
- SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G., SOLER, M. y MØLLER, A.P. 2001a. Life history of magpie populations sympatric or allopatric with the brood parasitic great spotted cuckoo. *Ecology* 82: 1621-1631.
- SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G., SOLER, M. y MØLLER, A.P. 2001b. Coevolutionary interactions in a host-parasite system. *Ecology Letters* 4: 470-476.
- SOLER, M. y MØLLER, A.P. 1990. Duration of sympatry and coevolution between great spotted cuckoo and its magpie hosts. *Nature*: 343: 748-750.
- SOLER, M., SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G. y MØLLER, A.P. 1995. Magpie host manipulation by great spotted cuckoos: evidence for an avian mafia? *Evolution* 49: 770-775.
- SOLER, M., SOLER, J.J. y MARTÍNEZ, J.G. 1997. Great spotted cuckoos improve their reproductive success by damaging magpie host nests. *Anim. Behav.* 54: 1227-1233.
- SOLER, M., SOLER, J.J. y MARTÍNEZ, J.G. 1998a. Duration of sympatry and coevolution between the great spotted cuckoo (*Clamator glandarius*) and its primary host the magpie (*Pica pica*). En S.I. Rothstein y S.K. Robinson S.K. (eds.): *Parasitic birds and their hosts*. Pp: 113-128. Oxford University Press, Oxford.
- SOLER, M., SOLER, J.J., MARTÍNEZ, J.G., PÉREZ-CONTRERAS, T. y MØLLER, A.P. 1998b. Micro-evolutionary change and population dynamics of a brood parasite and its primary host: the intermittent arms race hypothesis. *Oecologia* 117: 381-390.
- STOUTHAMER, R., LUCK, R.F. y HAMILTON, W.D. 1990. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to revert to sex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 2424-2427.
- THOMPSON, J.N. 1989. Concepts of coevolution. *Trends Ecol. Evol.* 4: 179-183.
- THOMPSON, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago.
- THOMPSON, J.N. 1999. Specific hypotheses on the geographic mosaic of coevolution. *Am. Nat.* 153: S1-S14.
- TOFT, A. y KARTER, A.J. 1990. Parasite-host coevolution. *Trends Ecol. Evol.* 5: 226-229.
- TOMBACK, D.F. 1983. Nutcrackers and pines: coevolution or adaptation? En M.H. Nitecki (ed.): *Coevolution*. Pp: 179-223. University of Chicago Press, Chicago.
- VAN VALEN, L. 1973. A new evolutionary law. *Evolutionary Theory* 1: 1-30.
- VERMEIJ, G.J. 1994. The evolutionary interaction among species: selection, escalation, and coevolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 25: 219-236.
- ZAHAVI, A. 1979. Parasitism and nest predation in parasitic cuckoos. *Am. Nat.* 113: 157-159.

Lecturas recomendadas

- (1) THOMPSON, J.N. 1994. *The coevolutionary process*. The University of Chicago Press, Chicago. Es, sin lugar a dudas, el mejor libro que se ha publicado sobre coevolución. Sin embargo no se trata de una revisión exhaustiva sobre el tema, sino que principalmente está dedicado a desarrollar la hipótesis del mosaico coevolutivo.
- (2) FUTUYMA, D.J. 1998. *Evolutionary biology*. Sinauer Associates, Sunderland. Es de los pocos libros generales sobre evolución que dedica un capítulo a la coevolución, concretamente el capítulo 18 ("Evolution of interaction among species").
- (3) Suplemento al volumen 153 de *American Naturalist* (Mayo 1999). Todo este fascículo está dedicado al estudio de la coevolución. Tal y como se especifica en el primer capítulo, el volumen tiene tres objetivos principales: mostrar cómo se puede estudiar coevolución en comunidades naturales, evaluar los conocimientos actuales sobre los procesos coevolutivos y sugerir hipótesis específicas sobre el mosaico geográfico coevolutivo.