

Rol de la coevolución planta–insecto en la evolución de las flores cíclicas en las angiospermas

Insect–plant coevolution role in evolution of angiosperms' cyclic flowers

Francisco Fontúrbel R. (fonturbel@mbotanica.zzn.com)

Resumen

La coevolución es la selección recíproca entre dos o más poblaciones. Entre plantas e insectos la coevolución es un proceso estrecho y de alta importancia ecológica, ya que, gracias a una serie de adaptaciones coordinadas se han desarrollado varios mecanismos de interacción favorables. Uno de los papeles de este fenómeno en la evolución de las angiospermas ha sido la aparición y desarrollo de las flores cíclicas o verdaderas, resultantes de las presiones de herbivoría y necesidades reproductivas.

En este artículo se resumen los aspectos genéticos y ecológicos implicados en el desarrollo de las flores cíclicas de las angiospermas.

Palabras clave: Coevolución, flores cíclicas, polinización, herbivoría, selección natural, interacción ecológica.

Abstract

Coevolution is a reciprocal selection between two or more populations. Between plants and insects exist a close process with a high ecological importance, because coordinated adaptations developed are favorable to both groups. One role of this process is evolution of cyclic (or true) flowers of angiosperms, which was produced by the herbivory pressure and the reproductive necessity.

On this paper we review genetic and ecological aspects implicated on development o cyclic flowers of angiosperms.

Key words: Coevolution, cyclic flowers, pollination, herbivory, natural selection, ecological interaction.

1. Introducción

La coevolución es un proceso de evolución paralela, armónica y coordinada entre dos o más poblaciones de organismos (Fontúrbel & Molina, en prensa). Las posibilidades de coevolución están abiertas en la naturaleza y se dan entre distintos grupos de organismos.

Este proceso es importante en la naturaleza porque permite la evolución armónica entre dos o más poblaciones, y de esta manera aumentar el grado de interrelación existente entre ellas, con lo que se consigue beneficiar a una o más de las poblaciones participantes.

Quizá, el caso más estudiado de coevolución sea el de plantas e insectos (Fontúrbel & Mondaca, 2000), por la importancia ecológica que tiene en procesos de suma importancia como la polinización y la dispersión de semillas (Scagel et al., 1977).

La idea de una evolución paralela y relacionada entre plantas y animales la dio por primera vez Erasmus Darwin (citado por Charles Darwin, 1859), quien vio que las flores de las orquídeas y los abejorros tenían una relación estrecha para la polinización mediante estructuras morfológicas bien adaptadas. A pesar de la observación hecha por Darwin, el término de coevolución fue planteado como tal recién en 1965, por Ehrlich & Raven, en un trabajo referido a planteamientos de coevolución entre plantas y mariposas.

A partir de que Ehrlich & Raven (1965) planteasen esta idea, son muchos los trabajos que se han hecho con respecto a la coevolución, tanto desde el punto de vista ecológico (Jolivet, 1992) como desde la perspectiva genética (Slatkin, 1983; Thompson, 1994).

Los extensos análisis que se han hecho sobre la relación que existe entre plantas e insectos ha llevado a los científicos a observar más procesos involucrados, además de la polinización –el caso más conocido–, y han visto

que procesos como la dispersión de semillas también están considerados (Fontúrbel & Mondaca, 2000). Adicionalmente, se observó que la herbivoría y la depredación de semillas son otros factores que influyen ecológicamente sobre las plantas, y provocan una respuesta química de defensa hacia los insectos (Paré & Tumlinson, 1999), desencadenando coevolución bioquímica (Feeny, 1975).

Estas investigaciones, entre otras, y las posteriores interpretaciones de las mismas condujeron a los científicos al origen del proceso coevolutivo entre plantas e insectos, y dicha observación mostró que la interacción es anterior a la aparición de las flores cíclicas (o flores verdaderas) tal como se conocen hoy (Jolivet, 1992).

Las evidencias actuales muestran que las flores cíclicas se formaron como una respuesta al ataque de los insectos fitófagos, y que posteriormente se desarrollaron estrategias de polinización entomófila, por medio del perfeccionamiento del proceso coevolutivo entre ambos grupos, hasta llegar a una cúspide evolutiva dinámica de carácter estable y armónico (Fontúrbel & Molina, en prensa).

En la presente revisión se pretende dar un enfoque sintético del proceso de coevolución entre plantas e insectos, como base para explicar el origen y desarrollo de las flores cíclicas en las angiospermas.

2. Generalidades de coevolución

Odum (1995) define coevolución como la selección natural recíproca entre dos o más grupos de organismo, estrechamente relacionados ecológicamente pero sin que exista intercambio de material genético. En los procesos coevolutivos, una población actúa como el factor de selección de la otra en poblaciones no consanguíneas (Thompson, 1994), siendo el proceso característicamente bidireccional (Feisinger, 1983) en el cual las partes intervinientes muchas veces, aportan por igual al proceso evolutivo (en casos de parasitismo, comensalismo o protocooperación se ha visto que el aporte es desigual).

La selección natural del proceso coevolutivo se da a nivel de grupo, de individuos, de especies o de ecosistemas (que funcionan como un supraindividuo), pero no a nivel individual (Fontúrbel & Molina, en prensa).

Los autores que han estudiado la coevolución desde el punto de vista ecológico plantean una superioridad relativa de los insectos sobre las plantas en el proceso coevolutivo (Jolivet 1992), pero los estudios realizados a nivel genético demuestran que ambas partes intervienen en igual magnitud y que en coevolución no se puede hablar de un componente dominante y de otro dominado (Feisinger, 1983; Fontúrbel & Molina, en prensa).

Los procesos coevolutivos se caracterizan por conducir a una estrategia evolutiva estable (Roughgarden, 1983) para ambas poblaciones, las cuales, a través de una serie de mutaciones que originan un amplio abanico de posibilidades de interacción y, de este gradiente de fenotipos (Slatkin, 1983) se seleccionan favorablemente las formas mejor adaptadas para obtener un beneficio mutuo de la interacción, puesto que estas adaptaciones representan un estrechamiento del nicho ecológico (especialización), o bien un cambio de nicho a uno nuevo, para ambos grupos (Barral & von der Becke, 2000).

El tipo de selección natural que actúa en el proceso coevolutivo es dependiente de la frecuencia (Fontúrbel & Molina, en prensa), es decir, la magnitud de acción de las fuerzas selectivas depende de la frecuencia de los alelos involucrados en una determinada población (Fig. 1). Slatkin (1983) afirma que la selección en los procesos coevolutivos se da a nivel del fenotipo, los cuales se traducen de manera general en variaciones morfológicas y bioquímicas (Percy, 2000).

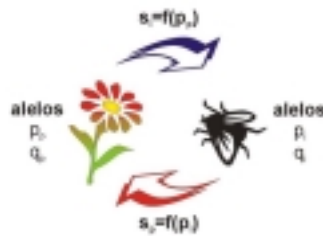


Fig. 1: Representación esquemática del proceso de selección recíproca dependiente de la frecuencia.
 Leyenda: s = coeficiente de selección, p y q = alelos, x_i = insecto, x_p = planta.

Feeny (1975) plantea la teoría bioquímica de la coevolución, como una alternativa a los modelos “gen por gen” que poco o nada explicaban el proceso. La teoría bioquímica de la evolución plantea que si bien no existe un intercambio de material genético en el proceso (de acuerdo con la definición de Odum, 1995), la interacción entre plantas e insectos (y de manera general entre las poblaciones que intervienen en procesos de coevolución) se da por medio de sustancias químicas (orgánicas e inorgánicas) que actúan como mensajeros y mediadores en el proceso. Esta teoría fue reforzada posteriormente por Paré & Tumlinson (1999) quienes denominaron a estas sustancias semioquímicos, y plantearon el modelo de las islas químicamente defendidas, aludiendo al arsenal de sustancias químicas –producto del metabolismo– que emplean las plantas para defenderse de los herbívoros y atraer a los polinizadores.

Paré & Tumlinson (1999) sostienen que la mutación y la recombinación genética son las fuerzas preponderantes en la generación de islas químicamente defendidas, que pueden actuar directa e indirectamente sobre los insectos. La interacción directa se define como el efecto o conjunto de efectos que tienen los semioquímicos sobre el insecto blanco, y las interacciones indirectas como los efectos causados por los semioquímicos sobre otras poblaciones que posteriormente afectan a los insectos blanco, como por ejemplo enemigos naturales (Fontúrbel & Molina, en prensa).

Jolivet (1992) plantea que la coevolución entre plantas e insectos, ha llevado a estos últimos a presentar monofagia u oligofagia, por lo tanto, el proceso coevolutivo provoca una especialización de los grupos y un estrechamiento de los nichos (se da un proceso de estenoiquía), dicho fenómeno a sido denominado *La Paradoja de la Variación* por Slatkin (1983), ya que estos procesos normalmente aumentan la variación en las poblaciones (especialización), en lugar de reducirla. Esta especialización y la consiguiente reducción de la variación, se explican en función al desarrollo de la estrategia evolutiva estable de los organismos, que sobreviven por medio de asociaciones ecológicas como el mutualismo (que es el caso de la polinización entomófila), y se refuerza en procesos como el territorialismo y la competencia (Dodson, 1975).

3. Genética del proceso coevolutivo

Para que existan los procesos coevolutivos de selección recíproca y dependiente de la frecuencia en los grupos intervinientes en el proceso coevolutivo, es esencial contar con condiciones biogeográficas y de estabilidad climática y climática adecuadas (Percy, 2000) que permitan un aislamiento reproductivo de tipo simpátrico (barreras biológicas) entre los individuos de cada una de las poblaciones (que responde a la teoría del mosaico geográfico de Thompson, 1994), y de esta manera generar un conjunto de fenómenos estocásticos parecidos a la deriva génica (Fontúrbel & Molina, en prensa)

Estos procesos, deben permitir eliminar o fijar ciertos alelos, con la finalidad de reducir los grupos a un número ideal de individuos que permita que los procesos selectivos y adaptativos se den de manera coordinada, en función a la estrategia evolutiva estable (Roughgarden, 1983), la cual se puede explicar de diferentes formas, como ser las relaciones cladísticas entre grupos (Futuyma, 1983; Wiley et al., 1991; Percy, 2000; Weiblen, 2000) en función a las apomorfías interactuantes. Si bien este modelo cladista basado en apomorfías interactuantes ha sido utilizado por varios autores para explicar procesos de coevolución, no es el más adecuado porque la presencia de apomorfías no es un requisito para la interacción coevolutiva entre poblaciones.

En términos de selección a nivel de fenotipo, los medios de producir selección en el grupo contrario son los semioquímicos y los sobrevivientes (los más aptos), son aquellos capaces de tolerar y responder eficientemente a sus ataques. Por ejemplo, las plantas de la familia Passifloraceae producen sustancias derivadas del cianuro que son tóxicas para la mayoría de los insectos, pero las larvas de las mariposas que las polinizan son tolerantes a estos químicos y los almacenan, protegiéndose además contra sus depredadores, y de esta manera la planta asegura la polinización y la mariposa asegura el alimento y evita los ataques (González & Raisman, 2000), generando una isla químicamente defendida.

El surgimiento de las nuevas formas y variaciones en los grupos, así como la generación de islas químicamente defendidas se debe a los procesos de mutación y recombinación (Feeny, 1975), puesto que la autoorganización y la mutación dentro de los organismos también coevolucionan, mediante procesos controlados por los genes homeóticos (Barral & von der Becke, 2000).

La asociación coevolutiva entre dos o más poblaciones no es un proceso direccional ni obligatorio, es mas bien un proceso azaroso que puede o no darse entre grupos de especies, dependiendo de las condiciones biogeográficas del ambiente (Thompson, 1994; Percy, 2000), la diversidad de especies (Roughgarden, 1983) y los fenómenos estocásticos aleatorios que permitan la asociación entre los grupos, y mantener dicha asociación durante un tiempo lo suficientemente largo como para que la coevolución sea factible (Fontúrbel & Molina, en prensa).

Para este efecto, se han distinguido dos formas de asociación coevolutiva: la asociación por descendencia y la asociación por colonización. La asociación por descendencia implica una relación espacio-temporal entre las poblaciones, mientras que la por colonización no, mas bien se refiere a procesos casuales de asociación sin un historial previo de interacción (Fontúrbel & Molina, en prensa).

Los procesos de coevolución conducen a las especies de las poblaciones participantes hacia un punto de equilibrio dinámico y estable, en el cual ambas partes alcanzan una eficacia biológica máxima, sin embargo la coevolución no es capaz de modificar las especies indefinidamente (Slatkin, 1983) ni de crear una regla general para todas las especies, y esto lo demuestran los insectos fitófagos actuales, que a pesar de la presión de los semioquímicos de defensa y la disponibilidad de néctar floral, siguen comiendo las partes vegetativas y reproductivas de las plantas.

4. Surgimiento de las flores en respuesta a la herbivoría

Feisinger (1983) fue uno de los primeros en distinguir las complejas relaciones que existen entre angiospermas y artrópodos, en base a estudios realizados por investigadores como Dodson (1975) quien observó que el 50% de las especies conocidas de orquídeas tienen relaciones ecológicas complejas con los insectos que las polinizan.

Los análisis de plantas e insectos fósiles mostraron que inicialmente las plantas eran polinizadas por el viento, al igual que la dispersión de esporas (Scagel et al., 1977). Los hallazgos de insectos fitófagos conservados en ámbar, combinados con los análisis fósiles, evidenciaron que la fitofagia en insectos comenzó incluso mucho antes de la aparición de las primeras flores (Jolivet, 1992).

La selección alimenticia en los insectos llevó a ciertos grupos hematófagos a convertirse en fitófagos para evitar la competencia, que considerando la gran diversidad de insectos fitófagos conocidos, era de magnitudes considerables (Fontúrbel & Mondaca, 2000). Este proceso comenzó antes del Triásico, donde tanto insectos como plantas eran muy abundantes en toda la Tierra. Ciertos grupos de insectos se adaptaron a una nueva dieta basada en las partes vegetativas de las plantas, y posteriormente en las partes reproductivas, en especial polen y semillas, puesto que este proceso coincidió en parte con la transición de las pteridofitas con esporas a los helechos con semilla y las primeras gimnospermas y angiospermas (Jolivet, 1992; Fontúrbel & Mondaca, 2000).

El cambio de dieta de ciertos grupos de insectos tuvo un impacto muy fuerte sobre las plantas, ya que la presión que ejercía la herbivoría en contra de ellas era muy fuerte. Grandes cantidades de insectos devoraban las hojas de las plantas reduciendo la tasa de captación de energía por fotosíntesis y el intercambio gaseoso, otros comían partes de los tallos, destruyendo algunas veces las yemas, otras los haces conductores, y las heridas que dejaban aumentaban la probabilidad de infecciones micóticas y virales, incrementando significativamente la presión de selección en contra de las plantas.

Como respuesta a esta presión, las plantas desarrollaron estrategias de defensa basadas en los compuestos secundarios (González & Raisman, 2000). Los productos secundarios son moléculas orgánicas no esenciales derivadas de los procesos metabólicos, que actúan a diferentes niveles sobre los atacantes, ya sea a nivel de antinutrientes (inhiben la absorción de nutrientes) o de toxinas.

El mecanismo de defensa alelopática de las plantas hacia los insectos herbívoros fue explicado de varias formas por muchos investigadores, y uno de los modelos mejor elaborados es el propuesto por Paré & Tumlinson (1999). Estos autores plantean que la presión de selección sobre la planta hace que ésta modifique algunas de sus vías metabólicas para generar compuestos secundarios que afecten directa o indirectamente a los insectos y de esta manera reducir el proceso de herbivoría, respaldando la teoría de la coevolución bioquímica de Feeny (1975).

Si bien la producción de semioquímicos reduce considerablemente el ataque de los insectos herbívoros, también repercutiría negativamente sobre la planta, ya que la inversión energética necesaria para la producción de estos productos representa una reducción fenológica –floración y fructificación– (Paré & Tumlinson, 1999) que influye directamente en la eficacia biológica de la planta porque se reduce la capacidad de dejar descendencia, aunque una planta que no produce semioquímicos y está sujeta al ataque de herbívoros puede verse seriamente dañada y tener una reducción fenológica mucho más drástica, porque la inversión metabólica que representa compensar los daños ocasionados por los herbívoros es infinitamente mayor a la necesaria para producir defensas. De acuerdo a los casos particulares, se debe considerar la relación de costo–beneficio.

Otro factor que interviene en este proceso es la generación de resistencia a los semioquímicos por parte de los insectos, que por el gran tamaño poblacional y el modo de vida bajo estrategia r, generan gran variabilidad y adquieren resistencia a los ataques rápidamente.

Puesto que la respuesta química no era suficiente para contrarrestar a los herbívoros porque éstos al cabo de un tiempo generan resistencia a los semioquímicos, las plantas fueron desarrollando diversas estrategias de protección, en especial de protección de polen y semillas, que eran fuertemente depredadas por los insectos por la gran cantidad de nutrientes que contienen. La depredación de polen y semillas representaba una pérdida muy grande para las plantas, ya que de esta manera se evitaba la reproducción de la especie, reduciendo la eficacia biológica a valores cercanos a cero, y el costo biológico era inmenso. Por esta razón, las plantas desarrollaron conjuntos de hojas modificadas a manera de brácteas para proteger las estructuras reproductivas (Jolivet, 1992).

Las teorías actualmente aceptadas plantean que las flores cíclicas se formaron a partir de la diferenciación y especialización de estos conjuntos de brácteas foliares, que aprovechando la gran variabilidad de los insectos, fueron coevolucionando para pasar de la depredación (en especial de polen y semillas) a una relación de mutualismo (polinización y recompensa floral).

La primera evidencia que se encontró para respaldar esta teoría fue el registro fósil de Bennetiales, un grupo de plantas primitivas que durante el Carbonífero originaron prototipos de flores (Jolivet, 1992). Este grupo de plantas se originó contemporáneamente con las Cycadaceae y las Ginkgoaceae (Gimnospermas) y se cree que tuvieron una evolución paralela (Fontúrbel & Mondaca, 2000).

Ya para el Cretácico, las protoflores de Bennetiales habían aumentado su tamaño de 0.5 cm a 1012 cm, lo cual incrementó notablemente la amplitud de visitantes florales, entre los cuales se incluían algunos mamíferos pequeños, que en su tiempo, actuaron como polinizadores (Jolivet, 1992). En estas flores primitivas la

polinización era difusa (varios grupos de animales polinizan una misma flor), pero de acuerdo con la *Paradoja de la Variación*, la coevolución produjo mayores grados de especialización y hoy en día la mayoría de las especies de plantas son polinizadas por un solo grupo de insectos, aunque existen casos como *Nicotiana glauca* (Solanaceae) que todavía presenta polinización difusa (Loayza, 1998).

Una prueba actual de esta evolución floral a partir de la diferenciación de las hojas en brácteas son las flores de navidad (*Euphorbia pulcherrima*, Euphorbiaceae. Fig. 2) que presentan una flor cíclica muy reducida con pétalos incipientes, y alrededor de los conjuntos florales las hojas cercanas experimentan cambios bioquímicos en los pigmentos y adquieren una coloración roja intensa, que cumple las mismas funciones de protección y atracción de polinizadores que los pétalos de cualquier flor.

La presión creciente de la herbivoría ha llevado al proceso coevolutivo a nuevos rumbos, que han tenido diferentes resultados puesto que la coevolución se da a nivel de grupos de cierta manera independientes (Fontúrbel & Mondaca, 2000). Para reducir la presión de herbivoría sobre las partes importantes de las plantas, éstas fueron modificando nuevamente algunas vías metabólicas para la producción de sustancias azucaradas y ricas en proteínas (el néctar) para que sean éstas el principal atractivo alimenticio de la planta y no se afecten hojas, tallos, polen o semillas. Si bien la producción del néctar también representa una inversión energética considerable, evita los procesos de herbivoría que reducen su eficacia biológica y resulta favorable en un balance costo–beneficio, frente a los efectos causados por los herbívoros. Otra prueba que respalda la teoría del origen foliar de las flores es la presencia de glándulas de néctar extrafloral en la base de las hojas de algunas plantas (González & Raisman, 2000) y la presencia de los cuerpos de Müller en la base de las hojas del género *Cecropia* (Moraceae. Fig. 3) los cuales secretan sustancias azucaradas (Guzmán & Rebolledo, 1993) que atraen a las hormigas, que a su vez tienen una función de protección para la planta.



Fig. 2: *Euphorbia pulcherrima* (Euphorbiaceae).

Durante el proceso coevolutivo se dieron además otras asociaciones más complejas entre flores e insectos como la polinización y la dispersión de semillas. La interacción de plantas e insectos permitió el desarrollo de adaptaciones reproductivas por medio del proceso coevolutivo (Smith, 1975), y son estas asociaciones las responsables de la gran diversidad floral que presentan las angiospermas actualmente.



Fig. 3: Vista lateral de la base de las hojas de *Cecropia sp.* (Moraceae).

5. Evolución de relaciones estrechas entre plantas e insectos: polinización

En los procesos coevolutivos es difícil separar la genética de la ecología porque son dos componentes íntimamente ligados en una relación de causa y efecto (Fontúrbel & Molina, en prensa). Roughgarden (1983) plantea que los modelos clásicos de interacción ecológica no son aplicables en los fenómenos de coevolución puesto que no se dan procesos discretos y puntuales, sino complejas combinaciones de ellos.

Si bien el proceso coevolutivo ha llevado al desarrollo de las flores cíclicas en las angiospermas como una respuesta a la presión de herbivoría por parte de los insectos fitófagos, también ha desarrollado estrategias reproductivas adaptadas a las nuevas estructuras. Las flores atraen a los insectos con el néctar o con otro tipo de recompensas florales (como ayuda reproductiva) y esta constante visita por parte de los insectos ha llevado a la selección a favorecer los procesos de polinización entomófila. Puesto que las plantas tienen una movilidad restringida, dependen de características externas para la traslación de los granos de polen de una planta a otra, y de esta manera garantizar la reproducción y la polinización cruzada para evitar la erosión genética por endogamia. Para este efecto, los insectos resultaron ser el vector de polinización más eficiente porque visitan varias flores durante el forrajeo (Loayza, 1998) y llevan el polen de una a otra flor.

Mediante los procesos de selección recíproca dependiente de la frecuencia se han seleccionado favorablemente las flores con características de forma, color y fragancia atractivas para los insectos, puesto que las flores que atraen una mayor cantidad de insectos obtienen una mayor dispersión de su polen y dejan una mayor descendencia, lo cual incrementa la eficacia biológica de la especie. De esta manera se han ido fijando alelos que codifican para ciertos colores, formas y fragancias que han logrado constituir fuertes asociaciones mutualistas (asociaciones en las cuales ambas partes se benefician de la interacción) con los insectos, quienes dispersan el polen a cambio de la recompensa floral.

Es esta presión de selección a favor del desarrollo de estrategias reproductivas combinadas la que ha llevado al desarrollo y expresión de tan inmensa variabilidad de flores en las angiospermas, incluso provocando la variación del plan de simetría de las flores con el cambio de organización actinomorfa a zigomorfa, puesto que las flores zigomorfas –como las orquídeas (Fig. 4) tienen mayores posibilidades de interacción con los polinizadores.



Fig. 4: Orquídea con una flor fuertemente zigomorfa.

Como mencionó Roughgarden (1983), en los procesos coevolutivos no se pueden tratar las interacciones ecológicas por separado, porque se manifiestan en un entramado de ellas. El caso descrito de la polinización no sólo implica un mutualismo, sino que también implica depredación, comensalismo y amensalismo. En la naturaleza se dan otros casos más complejos como el descrito por Weiblen (2000) en el cual las inflorescencias de una especie de *Ficus* son parasitadas por pequeñas avispas, que al eclosionar dispersan el polen.

Otro caso interesante es el descrito por Pfunder & Roy (2000) en el cual el hongo *Uromyces pisi* está relacionado con las plantas y los polinizadores de una manera también coevolutiva. Este hongo induce en las plantas la formación de pseudoflores, las cuales son visitadas por los insectos y éstos se encargan de dispersar las hifas de *Uromyces* en lugar del polen. En este caso las interacciones de mutualismo, parasitismo, amensalismo y depredación forman un complejo.

Si bien las plantas y los insectos ya han llegado a un punto evolutivo estable en la estrategia coevolutiva descrita, existen insectos que perforan las flores para robar el néctar sin polinizar las flores (Loayza, 1998), y otros inclusive siguen consumiendo el polen de las flores contribuyendo poco o nada al proceso de polinización. Todo ello indica que el proceso coevolutivo se constituye en un *continuum* de relaciones ecobiológicas entre las especies involucradas.

Los procesos coevolutivos influyen positivamente en la generación de biodiversidad, ya que la presión recíproca de selección entre las poblaciones coevolucionantes genera nuevas formas con adaptaciones que propicien el desarrollo de interacciones ecológicas más complejas. La creación de estas nuevas variantes contribuye también a la biodiversidad por el estrechamiento o cambio de los nichos ecológicos de las especies (por la *Paradoja de la Variación*), ya que los ecosistemas más diversos se caracterizan por presentar una gran cantidad de especies con nichos muy reducidos.

6. Conclusiones

La presión de selección inducida por los insectos herbívoros sobre las plantas es la causa más probable para el desarrollo de las flores cíclicas en las angiospermas. Las flores cíclicas surgen como una alternativa a la defensa química contra los insectos, que rápidamente adquieren resistencia a los semioquímicos. Inicialmente las flores aparecen como un conjunto foliar modificado que protege a las estructuras reproductivas de los predadores, y posteriormente se modifican para ofrecer recompensas florales que eviten el ataque a hojas, tallos, polen y semillas.

Posteriormente, los procesos de selección recíproca dependientes de la frecuencia favorecieron a las variaciones florales con mayor capacidad de atraer insectos, y de esta manera aumentaron la tasa de polinización entomófila, lo cual contribuyó a incrementar la eficacia y eficiencia biológica de las plantas, y de esta manera se desarrolló un conjunto de adaptaciones reproductivas para plantas e insectos.

La coevolución es un proceso natural muy complejo en el que genética y ecología intervienen juntas y en íntima relación, bajo un sistema de causa y efecto. Las principales fuerzas de variabilidad genética que actúan en los procesos coevolutivos son la selección y la mutación, y mediante estos procesos se generan complejos entramados de interacciones ecológicas, y no tanto interacciones puntuales.

7. Agradecimientos

Al Dr. Enrique Richard, por los valiosos comentarios, sugerencias y aportes al contenido de este texto. Al Dr. Abul Kalam por sus observaciones al manuscrito.

8. Glosario de términos no comunes

Antinutrientes: Sustancias capaces de inhibir la absorción de nutrientes.

Apomorfía: Presencia de caracteres evolucionados o derivados.

Cladística: Tendencia que agrupa a los organismos en clados de acuerdo a la presencia de apomorfías.

Eficacia biológica: Combinación de la capacidad de sobrevivir y dejar descendencia.

Entomófilo: Proceso mediado por insectos.

Estenoiquía: Condición de especialización y estrechamiento de nicho que lleva a las especies a desenvolverse en un rango puntual de condiciones.

Estratega r: Organismo que produce gran cantidad de descendencia y experimenta una fuerte mortalidad inicial. Suele asociarse con una gran variabilidad genética.

Mutualismo: Relación ecológica en la cual ambas partes intervinientes se benefician de la interacción.

Nicho ecológico: Hipervolumen de condiciones ambientales en el cual se desenvuelve un organismo.

Semioquímicos: Metabolitos secundarios acumulativos que tienen efectos negativos (directos o indirectos) sobre los depredadores y herbívoros.

Toxina: Sustancia que afecta negativamente a un organismo, pero no necesariamente le ocasiona la muerte.

9. Referencias bibliográficas

Barral, R. & C. von der Becke. (2000). *Entramado entre coevolución y biotermodinámica y temas afines*. Biotermodinámica del cerebro, <http://victorian.fortunecity.com/560/H/bb9.html>

Darwin, C. (1859). *El origen de las especies*. Reedición Planeta Agostini (1992), Barcelona, pp 59–79.

Dodson, C. (1975). *Coevolution of orchids and bees*. En Gilbert & Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*, University of Texas Press, EUA, pp 91–99.

Ehrlich, P. & P. Raven. (1965). *Butterflies and plants: a study of coevolution*. *Evolution*, **18**: 586–608.

Feisinger, P. (1983). *Coevolution and pollination*. En Futuyma & Slatkin (eds.), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 282–292.

- Feeny, P. (1975). *Biochemical coevolution between plant and their insect herbivores*. En Gilbert & Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*, University of Texas Press, EUA, pp 3–15.
- Fontúrbel, F. & D. Mondaca. (2000). *Coevolución insecto-planta en la polinización*. *Revista Estudiantil de Biología*, **1** (1): 18–27.
- Fontúrbel, F. & C. Molina. (En prensa). *Consideraciones genéticas de la coevolución en plantas: un breve análisis de la coevolución planta-insecto*. *Revista Estudiantil de Biología*, La Paz.
- Futuyma, D. (1983). *Evolutionary interactions among herbivorous insects and plants*. En Futuyma & Slatkin (eds.), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 207–231.
- González, A. M. & J. Raisman. (2000). *Compuestos secundarios de las plantas*. <http://fai.unne.edu.ar/biologia/planta/prosecun.htm>
- Guzmán, J.C. & P. Rebolledo. (1993). *Moraceae*. En Killeen et al. (eds.), *Guía de Árboles de Bolivia*, editorial Quipus, La Paz, pp 538–545.
- Jolivet, P. (1992). *Insects and plants: parallel evolution and adaptations*. 2º edición, Sandhill Crane Press, Florida, pp 157–163.
- Loayza, A. (1998). *Efecto de la temperatura y la humedad sobre la producción de néctar por Nicotiana glauca (Solanaceae) y su influencia sobre las horas de forrajeo de los visitantes florales*. Tesis de grado para optar el título de licenciatura en biología/ UMSA, La Paz, pp 10–13, 35–36, 54.
- Odum, E. (1995). *Ecología: peligra la vida*. Editorial Interamericana, México DF., 9 12.
- Paré, P. & J. Tumlinson. (1999). *Plant volatiles as a defense against insect herbivores*. *Plant Physiology*, October, **121**: 325–331.
- Percy, D. (2000). *Origins and host specificity of legume-feeding psyllids (Psylloidea, Hemiptera) in the Canarian islands*. University of Glasgow, <http://taxonomy.zoology.gla.ac.uk/~dpercy/psyllids.htm>
- Pfunder, M. & B. Roy. (2000). *Pollinator-mediated interactions between a pathogenic fungus Uromyces pisi (Pucciniaceae) and its host plant Euphorbia cyparissias (Euphorbiaceae)*. *American Journal of Botany*, **87** (1): 48–55.
- Roughgarden, J. (1983). *The theory of coevolution*. En Futuyma & Slatkin (eds.), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 33–64.
- Scagel R., Bandoni R., Rouse G., Schofield W., Stein J. & T. Taylor. (1977). *El Reino vegetal: los grupos de plantas y sus relaciones evolutivas*. Ediciones Omega, Barcelona, pp 570, 573-575.
- Slatkin, M. (1983). *Genetic background*. En Futuyma & Slatkin (eds.), *Coevolution*, Sinauer Associated Publishers, Massachusetts, pp 14–32.
- Smith, C. (1975). *The coevolution of plants and seed predators*. En Gilbert & Raven (eds.), *Coevolution of Animals and Plants*, University of Texas Press, EUA, pp 53–75.
- Thompson, J. (1994). *The coevolutionary process*. University of Chicago Press, Chicago, pp 203–218.
- Weiblen, G. (2000). *Phylogenetic relationships of functionally dioecious Ficus (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology*. *American Journal of Botany*, **87** (9): 1342–1357.

Wiley, E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks & V.A. Funk. (1991). *The complete cladist: a primer of phylogenetic procedures*. University of Kansas, Special publication, No. 19, pp 113–115.