

# 50 AÑOS DE BIOLOGÍA EN ESPAÑA

CONFERENCIA ESPAÑOLA DE DECANOS DE BIOLOGÍA



Editores

RAFAEL HERNÁNDEZ TRISTÁN

*Universidad Complutense de Madrid*

LUIS CORRAL MORA

*Universidad de Córdoba*

FÉLIX INFANTE GARCÍA-PANTALEÓN

*Universidad de Córdoba*



PUBLICACIONES OBRA SOCIAL Y CULTURAL CAJASUR

Córdoba, 2002

# CINCUENTA AÑOS DE ECOLOGÍA EVOLUTIVA. CRÓNICA Y LOGROS DE UNA RECONCILIACIÓN INTELECTUAL

CARLOS M. HERRERA MALIANI

*Estación Biológica de Doñana.  
Consejo Superior de Investigaciones Científicas*

Si colocamos al azar un período de cincuenta años sobre la escala continua del tiempo, su comienzo puede caer en cualquier sitio y carecer de significado. En el caso que nos ocupa, el comienzo de ese medio siglo coincide casualmente con dos hechos que, aunque de interés muy diferente, le otorgan un especial atractivo desde mi perspectiva personal. Por un lado, está la casualidad anecdótica de que viene a coincidir con mi llegada a este planeta como individuo biológico. Por otro lado, y desde luego mucho más relevante, se da también la casualidad de que en ese punto puede situarse con bastante precisión el comienzo de la disciplina biológica a cuyo estudio me dedico, la Ecología Evolutiva (o «Ecología Evolucionista», como quizás sería mejor denominar en nuestro idioma). La conjunción de estas dos casualidades hace que mi conocimiento de la primera mitad de la historia y logros de la ecología evolutiva tenga que ser forzosamente indirecto, obtenido de lecturas y referencias ajenas. En estos casos, citaré algunas de las fuentes que he consultado para escribir este artículo,

lo cual servirá a la vez para otorgar debido reconocimiento a las ideas ajenas y facilitar al lector interesado el acceso a esas fuentes. Para los hallazgos y avances acaecidos durante la segunda mitad del medio siglo considerado aquí, podré ya basarme en mi propia memoria y experiencia personal directa. Limitaciones de espacio me impiden referir en detalle todos los hitos importantes ocurridos en estos últimos cincuenta años. Y mi implicación personal directa en algún campo de estudio, como el de la evolución de las interacciones planta-animal, seguramente limitarán bastante mi objetividad por más que yo me empeñe en impedirlo. Sirva esto para justificar que en lo que sigue no aspiro a ser ni exhaustivo ni completamente objetivo.

Antes de proseguir y para situar al lector, conviene definir qué se entiende modernamente por ecología evolutiva. El ornitólogo inglés David Lack, uno de los arquitectos de la disciplina como veremos más abajo, dió quizás la primera definición en 1965. Según él, la ecología evolutiva trata de aquellos problemas que tienen que ver con el tamaño de las poblaciones,

su distribución, o cualquier otro aspecto de la ecología de los organismos, cuya explicación ha de buscarse en la historia evolutiva de las especies implicadas<sup>1</sup>. Para el ecólogo vegetal John Harper, otro de los indiscutibles fundadores, la ecología evolutiva moderna consiste esencialmente en el análisis del origen evolutivo de los fenómenos ecológicos, incorporando el reconocimiento explícito de la distinción entre selección a varios niveles (gen, organismo, población, especie)<sup>2</sup>. Y por citar algo más reciente, añado aquí una definición de Douglas Futuyma que me parece especialmente atractiva. Según él, la ecología evolutiva representa la fusión de lo que necesitamos conocer de la ecología para explicar la evolución con lo que necesitamos saber de evolución para comprender la ecología<sup>3</sup>. Podríamos pues decir, a modo de metafórico resumen, que por la naturaleza de los problemas biológicos que aborda y por su enfoque de los mismos, la ecología evolutiva ocupa una zona intermareal del conocimiento caracterizada por un contacto dinámico y una tensión permanente entre ecología y biología evolucionista. Como en el intermareal de mi metáfora, la confluencia de estas dos disciplinas da lugar a un producto que difiere genuinamente de cada una de las dos consideradas por separado.

### CONTRA EL OLVIDO LOS HOMBROS DE LOS GIGANTES

Se atribuye a Nietzsche el dictamen, referido a la literatura de su tiempo, de que «reina en todas partes una originalidad basada en el olvido»<sup>4</sup>. Cosas semejantes suceden también a menudo en ciencia.

No quisiera incurrir aquí en ese tipo de desagradecida «originalidad» y lanzarme directamente a hacer apología de los logros recientes de la ecología evolutiva sin antes resumir, aunque sea muy brevemente, el papel decisivo que en la génesis de esta disciplina jugaron algunas destacadas figuras de la ciencia de finales del siglo XIX y principios del XX. Nadie debería albergar la errónea impresión de que la ecología evolutiva es algo que empezó en los años 60 con los modelos teóricos de Robert MacArthur y Richard Levins<sup>5</sup>.

La asociación entre ecología y evolución tiene una historia tan larga y variada como la de cada una de las dos disciplinas considerada por separado. Durante la mayor parte de la historia inicial de la biología evolutiva y de la ecología, la distinción entre ambos campos fue borrosa o inexistente. Las pioneras indagaciones ecológicas de Darwin formaron parte esencial de su teoría evolutiva, y los estudios biogeográficos de Alfred Wallace en el sureste de Asia y de Henry Bates en América tropical fueron tan importantes para el desarrollo de la ecología como para el de la evolución. Por su parte, los primeros ecólogos entendieron muy claramente que su campo de estudio había de ubicarse en el seno de la teoría darwiniana de adaptación por selección natural. Como prueba de ello, traigo aquí unas palabras de Henry Cowles publicadas en 1904: «Si la ecología ha de tener algún lugar en la biología moderna, éste ciertamente ha de ser el de desentrañar los misterios de la adaptación»<sup>6</sup>. Si la ecología evolutiva ha sido capaz de ver más lejos en estos últimos cincuenta años ha sido porque supo subirse a los hombros de algunos de esos gigantes pioneros del siglo XIX, por usar la famosa cita de Newton.

1. D. Lack. 1965. Evolutionary ecology. *Journal of Ecology* 53: 237-245.
2. J. L. Harper. 1967. A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology* 55: 247-270.
3. D. E. Gill. 1998. Sewall Wright Award 1997: Douglas Joel Futuyma. *American Naturalist* 152: i-vi.
4. A. Muñoz Molina. 1996. Destierro y destiempo de Max Aub. Discurso de ingreso en la Real Academia Española, leído el 16 de junio de 1996.
5. D. J. Futuyma. 1986. Reflections on reflections: ecology and evolutionary biology. *Journal of the History of Biology* 19: 303-312.
6. H. C. Cowles. 1904. The work of the year 1903 in ecology. *Science* 19: 879-895.

## ECOLOGÍA Y EVOLUCIÓN: DISOCIACIÓN Y RECONCILIACIÓN

Después de la estrecha conexión inicial entre ecología y evolución, los vínculos se rompieron y las dos disciplinas se desarrollaron por separado durante la mayor parte de la primera mitad del siglo XX. Diversas razones se han sugerido para explicar esta disociación intelectual, que no voy a considerar en detalle. Sí que conviene recordar que conceptos tan esenciales en la teoría darwiniana como el de la selección natural sufrieron un fuerte descrédito durante el primer tercio del siglo XX, en parte por culpa de una embarazosa escasez de evidencias empíricas que demostrasen su existencia como mecanismo principal de la evolución<sup>7-8</sup>. No ha de extrañarnos por tanto que, durante ese período, los primeros ecólogos trataran de conseguir para la ecología un estatus de ciencia autónoma y respetable, que se diferenciara bien de áreas más directamente ligadas a la evolución y relativamente prestigeadas entonces como podrían ser la sistemática, la historia natural o la biogeografía<sup>5</sup>. No nos costaría mucho trabajo encontrar algunas reminiscencias de esta actitud en ciertos enfoques adoptados todavía hoy en día por parte de la ecología «no evolutiva».

Ese estatus científico «dudoso» y relativamente desprestigiado de la teoría darwiniana se fue viendo refutado poco a poco, y finalmente liquidado de manera brillante y definitiva, por el fenómeno intelectualmente decisivo en la biología del siglo XX que representó la llamada «Nueva Síntesis», o «Síntesis Moderna»<sup>9-10</sup>. Esta síntesis se fue fraguando durante la década de los años 30 y 40, gracias a la confluencia de las

investigaciones de genéticos teóricos como Ronald Fisher y Sewall Wright, y naturalistas como Theodosius Dobzhansky, Ernst Mayr, G. Ledyard Stebbins, y George Simpson. Esa síntesis puede resumirse en la aceptación general de las dos conclusiones siguientes. En primer lugar, se puede explicar la evolución gradual en términos de pequeños cambios genéticos (mutaciones) y recombinación, seguidos de una ordenación de esta variación genética por la selección natural. Y en segundo lugar, los fenómenos evolutivos observados, particularmente los procesos macroevolutivos y la aparición de nuevas especies, pueden explicarse de una forma que es consistente con los mecanismos genéticos conocidos<sup>11</sup>. Con independencia de los altercados más o menos academicistas que desde entonces han salpicado la literatura evolucionista, referidos al valor y significado de la Nueva Síntesis<sup>12-13</sup>, no creo que ningún científico en sus cabales ponga hoy en duda que ese bien trabado consenso histórico entre genética, sistemática y paleontología sirvió para demostrar que la selección natural no solo es un fenómeno real, sino también muy poderoso, capaz de moldear las características de las especies biológicas y, bajo ciertas circunstancias, gobernar también su formación.

No hubo ningún ecólogo entre los artífices de la Nueva Síntesis. Este hecho, que resulta cuando menos curioso dada la importancia de la ecología en el trabajo de Darwin, debe atribuirse seguramente a la desconexión intelectual mencionada arriba entre la ecología y disciplinas algo «sospechosas» de un evolucionismo por entonces caído en desgracia. Algo paradójicamente, fue precisamente de alguna de estas disciplinas, como la sistemática re-

7. J. B. S. Haldane. 1932. *The causes of evolution*. Longmans, London.
8. T. Dobzhansky. 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
9. J. Huxley. 1942. *Evolution. The modern synthesis*. George Allen and Unwin, London.
10. E. Mayr y W. B. Provine, editores. 1980. *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
11. E. Mayr. 1980. *Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis*. Páginas 1-48 en referencia 10.
12. J. Antonovics. 1987. *The evolutionary dys-synthesis: Which bottles for which wine? American Naturalist* 129: 321-331.
13. D. J. Futuyma. 1988. *Sturm und drang and the evolutionary synthesis*. *Evolution* 42: 217-226.

## PRIMERA ETAPA: TENSIÓN Y AUTODEFINICIÓN

---

presentada por Ernst Mayr, de donde surgieron algunas de las contribuciones más importantes y decisivas para la Nueva Síntesis. La ecología conectó con la Síntesis en sus etapas finales, justo en los últimos años de la década de los cuarenta y principios de los cincuenta. Para mí, hay dos hitos claramente definidos que marcan el reencuentro y reconciliación de la ciencia ecológica y la ciencia evolutiva. Uno de ellos es la aparición en 1950 del libro de G. Ledyard Stebbins *Variation and Evolution in Plants*, la última de las grandes obras que habían de conformar la Nueva Síntesis<sup>14</sup>. El otro, la publicación muy poco tiempo después (1954) de *The Natural Regulation of Animal Numbers*, la obra más destacada e influyente de David Lack y seguramente la primera contribución a la ecología evolutiva moderna tal como se entiende hoy en día<sup>15</sup>. Aun siendo dos obras que reflejan actitudes y enfoques bastante diferentes, tienen en común la importante característica de que en ambos libros se vuelve a producir la imbricación –yo diría que natural– de los procesos y condicionantes ecológicos y evolutivos, casi un siglo después de Darwin. Pero eso sí, esta vez contando con el sólido trasfondo teórico y empírico proporcionado por la Nueva Síntesis. Es en este punto histórico donde muchos situamos el principio de la ecología evolutiva moderna, entendida como disciplina bien definida y suficientemente diferenciada, que incluye ciertos puntos de contacto entre ecología y evolución y excluye otros<sup>5,15</sup>. Y como señalaba al comienzo de este artículo, proporciona además una afortunada coincidencia con el principio del medio siglo a cuya conmemoración quieren contribuir estas líneas.

Seguramente lo más destacable de la primera década de existencia de la ecología evolutiva moderna fue la intensa y duradera controversia entre dos visiones aparentemente antagónicas de los mecanismos de regulación de las poblaciones animales. Bajo condiciones favorables, las poblaciones llegan a alcanzar ocasionalmente su tasa máxima de crecimiento exponencial. Si estas tasas persistieran durante mucho tiempo, las poblaciones aumentarían de tamaño hasta cubrir la tierra, algo que evidentemente no llega a suceder. Deben existir por tanto algunos factores que controlen su crecimiento. Andrewartha y Birch<sup>16</sup> consideraban que la regulación de las poblaciones animales se lleva a cabo predominantemente mediante mecanismos que actúan con independencia de su densidad. Desde su perspectiva, estos mecanismos eran sobre todo de naturaleza abiótica, tales como fluctuaciones de temperatura o precipitación, o la acción errática de los desastres naturales. Lack<sup>17</sup> y sus partidarios, por el contrario, sostenían que los mecanismos reguladores del tamaño de las poblaciones eran fundamentalmente de naturaleza biótica, como la disponibilidad de alimento y la competencia intraespecífica, y actuaban de una manera dependiente de la densidad de población. Aunque este debate ocupó mucho espacio en las páginas de libros y revistas científicas durante cerca de 15 años, hoy en día su existencia apenas si queda recogida en los libros de texto de ecología general. En este caso, como en tantos otros, el progreso intelectual no se produjo porque venciese ninguna de las dos posiciones en-

14. V. B. Smocovitis. 1997. G. Ledyard Stebbins, Jr. and the evolutionary synthesis (1924-1950). *American Journal of Botany* 84: 1625-1637.
15. G. H. Orians. 1962. Natural selection and ecological theory. *American Naturalist* 96: 257-263.
16. H. G. Andrewartha y L. C. Birch. 1954. *The distribution and abundance of animals*. Univ. Chicago Press, Chicago.
17. D. Lack. 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford Univ. Press, Oxford.

frentadas, sino porque llegó un momento en que se abandonaron tanto las preguntas planteadas como las supuestas alternativas. La evidencia empírica vino a demostrar que la controversia, además de tener mucho de semántica, giraba alrededor de una dicotomía ficticia, y que la regulación de las poblaciones animales se lleva a cabo por la acción conjunta de factores tanto bióticos como abióticos. La importancia relativa de cada uno de estos dos grupos de factores varía entre ecosistemas y, también, de unos organismos a otros en función de características de su «historia vital» (*life history*) como longevidad, edad de la primera reproducción, cuidado parental y número de descendientes.

En 1962, Gordon Orians<sup>15</sup> argumentó de manera bastante convincente que las posturas encontradas de Lack y Andrewartha-Birch sobre regulación de poblaciones en realidad reflejaban una discrepancia radical, una tensión de fondo entre dos formas muy diferentes de entender el estudio de la ecología. Según Orians, la posición de Andrewartha-Birch negaba cabida a los conceptos evolutivos en la teoría ecológica, e implicaba que se podía construir una teoría ecológica suficientemente general y satisfactoria sin tener que recurrir al pensamiento evolutivo y sus conceptos asociados. Por el contrario, la aproximación de Lack a la ecología estaba caracterizada por su énfasis en la necesidad de distinguir entre factores próximos (procesos y mecanismos ecológicos) y últimos (sus causas evolutivas), y por la convicción de que los factores últimos son los que proporcionan las claves para comprender las características ecológicas actuales de las poblaciones, especies y comunidades. De este modo, Lack no solo

abría una puerta al enriquecimiento intelectual de la línea más tradicional de ecología funcional representada por Andrewartha-Birch, sino que al mismo tiempo establecía los elementos definitorios más importantes de la ecología evolutiva moderna.

La importancia de distinguir factores próximos y últimos quedó patente en las investigaciones realizadas por Lack sobre las tasas reproductivas de distintas especies de aves. En sus estudios con herrerillos, carboneros y vencejos, Lack demostró que el tamaño óptimo de puesta, el que deja un mayor número de descendientes, es significativamente menor que el máximo fisiológicamente posible para la hembra, y que ese número ha sido moldeado por la acción de la selección natural. Este y otros prometedores resultados pioneros sobre la evolución de los parámetros reproductivos en aves sirvieron de acicate para que numerosos investigadores trataran de explicar, en términos de selección natural, algunas paradojas naturales algo desconcertantes. En un mundo regido por estrictas normas darwinianas donde lo que prima es dejar cuantos más descendientes mejor, la selección natural debería haber hecho que todas las especies acabaran convergiendo en estrategias vitales basadas en reproducirse en todas las ocasiones posibles, producir cada vez el máximo número de descendientes, y dotar a cada uno de ellos del máximo de cuidados y protección para aumentar así sus posibilidades de llegar a la edad adulta. La constatación de que semejantes «diablos darwinianos» no existen en la naturaleza suscitó todo un rosario de preguntas. ¿Por qué ciertos organismos no se reproducen todos los años, dejando pasar oportunidades de

aportar descendientes a la siguiente generación? ¿Por qué algunas especies de plantas producen solo un pequeño número de voluminosas semillas a lo largo de sus vidas mientras que otras producen una infinidad de minúsculas semillas año tras año? ¿Por qué las especies animales difieren tanto unas de otras en el cuidado que los progenitores proporcionan a sus crías hasta que éstas adquieren la independencia? Estas y otras preguntas relacionadas fueron abordadas cada vez con más frecuencia en los años 60 y 70, dando lugar a un naciente cuerpo teórico que trataba de explicar la tremenda diversificación de estrategias de vida que muestran plantas y animales. El reconocimiento del gradiente de selección  $r$  (primar el número de crías producidas a expensas de su valor individual) y  $K$  (primar la calidad individual de las crías a expensas de su número)<sup>18</sup>, la identificación de un elevado número de equilibrios compensatorios («*trade-offs*») entre distintos parámetros vitales (por ejemplo, entre número y tamaño de semillas, o entre esfuerzo reproductivo y longevidad), y el desarrollo del concepto de valor reproductivo residual, fueron algunos de los hallazgos más señalados de las investigaciones sobre estrategias vitales de los organismos. Esta línea de investigación, aún vigente y muy activa en nuestros días, ha permitido dibujar con trazo firme las líneas maestras de la evolución y diversificación de las historias vitales de plantas y animales<sup>19</sup>. Además, ha producido un cuerpo teórico lo suficientemente amplio y general como para que tengan cabida en él tanto plantas como animales. Teniendo en cuenta la ancestral separación de los estudios sobre estos dos grupos de organismos, el desarrollo de una teoría unificada de la evolución de his-

torias vitales me parece uno de los logros más destacados de la ecología evolutiva reciente.

Hacia mediados de la década de los 70, la ecología evolutiva había llegado a constituirse en disciplina bien diferenciada y claramente «identificable» dentro del conjunto de la ecología. El mejor indicio de ello es que en un intervalo de tan solo cinco años, entre 1974 y 1979, aparecieron al menos tres libros que contenían en su título la expresión «ecología evolutiva»<sup>20-21-22</sup>. Dos de ellos, los de Pianka y Roughgarden, eran libros de texto que, aunque de naturaleza y contenido bien distintos, introducían por primera vez a esta disciplina en el terreno de la educación universitaria como un cuerpo de conocimientos coherente, delimitado y bien definido. El contenido de esos libros nos revela que, hace 25 años, los ecólogos evolutivos concentraban sus esfuerzos en dos tipos principales de problemas. Por un lado, la evolución de estrategias reproductivas e historias vitales, tal como he mencionado más arriba. Y por otro, la ecología de comunidades. Buena parte de los esfuerzos investigadores en ecología evolutiva durante los primeros años 70 guardaban una relación muy estrecha con el desarrollo de la ecología de comunidades nacida inicialmente de la inspiración de G. Evelyn Hutchinson y de las formulaciones de su alumno Robert MacArthur. Adquirieron entonces gran desarrollo los estudios sobre los factores bióticos y abióticos que condicionan la coexistencia de las especies e influyen sobre la diversidad, y muy especialmente sobre el papel de la competencia interespecífica en la articulación de las comunidades de vertebrados. Hay que añadir a esto la formulación de la teoría de biogeogra-

18. E. R. Pianka. 1970. On  $r$ - and  $K$ -selection. *American Naturalist* 104: 592-597.

19. S. C. Stearns. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press, Oxford.

20. E. R. Pianka. 1974. *Evolutionary ecology*. Harper and Row, New York.

21. B. Stonehouse y G. M. Perrins, editores. 1977. *Evolutionary ecology*. Macmillan, London.

22. J. Roughgarden. 1979. *Theory of population genetics and evolutionary ecology*. Macmillan, New York.

grafía de islas por MacArthur y Wilson<sup>23</sup>, sin duda uno de los logros más significativos de la ecología durante ese período. Aunque muchos de sus elementos fueron refinados posteriormente, la teoría de biogeografía de islas estableció por primera vez un marco que permitía predecir la riqueza específica de las comunidades insulares en base a un pequeño número de parámetros fácilmente medibles. La similitud ecológica existente entre las islas oceánicas y las «islas en tierra firme» en que quedan convertidos los retazos de hábitats bien conservados rodeados de un «mar» de territorios inhóspitos, sirvió no mucho tiempo después para aplicar los conceptos de la teoría de biogeografía de islas a la conservación de la diversidad biológica en áreas protegidas.

La mayor parte de las teorías de MacArthur que proporcionaron impulso para estas investigaciones eran abstracciones basadas en los modelos clásicos de dinámica de poblaciones de Lotka y Volterra. Sin embargo, las preguntas acerca de los patrones de uso y reparto de recursos, y sobre los mecanismos que posibilitan la coexistencia de las especies, rápida e inevitablemente adquirieron una dimensión evolutiva<sup>5</sup>. Esta incorporación de los conceptos evolutivos a los problemas de las interacciones competitivas interespecíficas seguramente sirvió para sentar las bases de los importantes avances posteriores de la ecología evolutiva en el terreno de las interacciones entre especies.

## INTERACCIONES ENTRE ESPECIES Y COEVOLUCIÓN

Es un hecho evidente que los animales herbívoros no alcanzan a agotar la produc-

tividad primaria. Esta observación llevó en los años 60 a proponer la hipótesis de que el tamaño de las poblaciones de consumidores primarios no está regulado por la disponibilidad de alimento<sup>24</sup>. El descubrimiento, más tarde, de que la superabundancia de alimento para los consumidores primarios es tan solo una engañosa apariencia sirvió para falsar la hipótesis anterior y representó un punto de partida decisivo para significativos avances en la comprensión de las relaciones planta-herbívoro y para el establecimiento de los fundamentos de la teoría de coevolución entre plantas y animales, uno de los paradigmas actuales en ecología evolutiva.

Investigaciones detalladas sobre la composición química de las partes vegetativas y reproductivas de las plantas revelaron, usando las expresivas palabras de Daniel Janzen, que «El mundo no es verde. Tiene color de lectina, tanino, cianuro, cafeína, aflatoxina y canavanina»<sup>25</sup>. Desde el punto de vista de los herbívoros, las plantas no son solo alimento. Generalmente poseen concentraciones significativas de compuestos secundarios que representan un formidable arsenal de defensas químicas que limitan su consumo, bien sea por su naturaleza abiertamente tóxica (como por ejemplo los alcaloides), bien sea por su acción como inhibidores de la digestión y asimilación de los nutrientes (como lignina o taninos)<sup>26</sup>. Lo que más llama la atención de los compuestos secundarios defensivos es su enorme diversidad. Hasta la fecha, los ecólogos y los químicos dedicados al estudio de los productos naturales han aislado alrededor de un millón de compuestos secundarios diferentes. ¿Cómo ha llegado a evolucionar un arsenal químico defensivo de semejante diversi-

23. R. H. MacArthur y E. O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
24. L. B. Slobodkin, F. E. Smith y N. G. Hairston. 1967. Regulation in terrestrial ecosystems, and the implied balance of nature. *American Naturalist* 101: 109-124.
25. D. H. Janzen. 1977. Promising directions of study in tropical animal-plant interactions. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64: 703-736.
26. G. A. Rosenthal y D. H. Janzen. 1979. Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites. Academic Press, New York.



dad? ¿Por qué no usan todas las plantas los mismos compuestos secundarios para defenderse de los herbívoros? La teoría coevolutiva de Ehrlich y Raven<sup>27</sup> proporcionó las claves para responder a esta pregunta y sugirió una hipótesis de trabajo para explicar la observación, bastante intrigante, de que a menudo existe una estrecha congruencia entre las historias evolutivas (filogenias) de los herbívoros especialistas y de las plantas que consumen. Enfrentados con la tremenda diversidad estructural y funcional de los compuestos secundarios, la mayoría de los animales herbívoros (léase aquí insectos) han desarrollado mecanismos fisiológicos de tolerancia o detoxificación, pero que en cada caso solo son válidos para manejar la pequeña gama de compuestos secundarios de una o unas pocas especies de planta. Si aparece entre estas últimas una estirpe que posea una variante nueva de compuesto defensivo, ello le permitiría escapar a sus herbívoros, multiplicarse, colonizar nuevos hábitats y diversificarse... hasta el momento en que el herbívoro o algún linaje emparentado desarrollase una nueva adaptación fisiológica que le permitiese consumir las plantas defendidas con la nueva variante química. Romper esta barrera daría una ventaja al herbívoro, que podría ampliar su espectro ecológico y diversificarse. Este proceso, repetido innumerables veces a lo largo del tiempo evolutivo, constituiría la secuencia básica del modelo coevolutivo de «escape-radiación» de Ehrlich-Raven (Figura 1). En la última década esta hipótesis ha sido verificada rigurosamente gracias a la aplicación de técnicas moleculares, que han permitido la reconstrucción de árboles filogenéticos de grupos de especies emparentadas de plantas y sus herbívoros

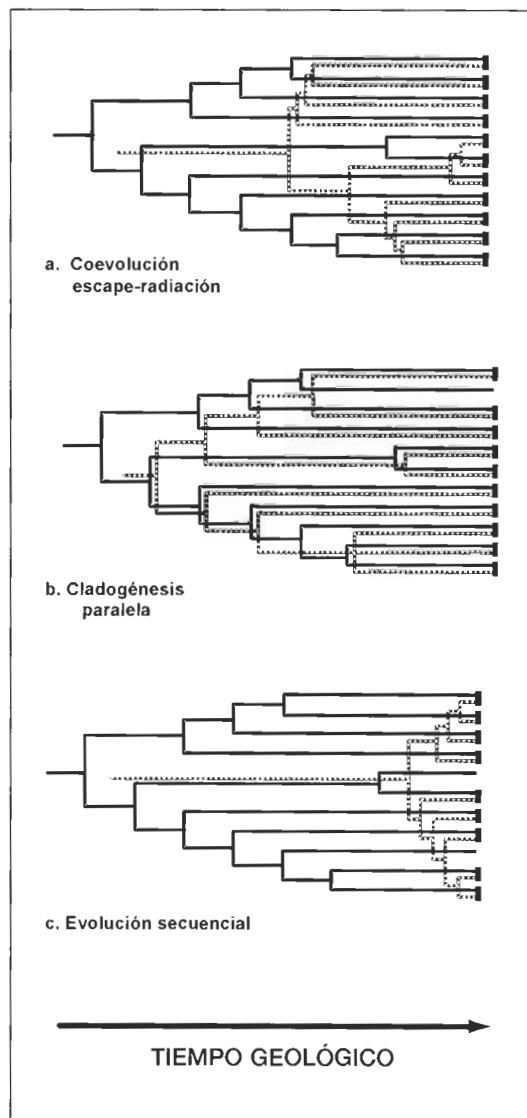


Figura 1. Tres de las principales hipótesis modernas que explican la evolución y diversificación de las asociaciones entre plantas e insectos herbívoros. Los linajes de plantas se muestran como líneas negras, los de insectos herbívoros como líneas rayadas. Los rectángulos negros terminales indican asociaciones actuales entre pares de especies planta-herbívoro. a, Coevolución escape-radiación, como en el caso de los escarabajos norteamericanos *Tetraopes* y sus plantas nutricias del género *Asclepias*. b, Cladogénesis paralela, o «rastreo filogenético», como en el caso de los homópteros hawaianos del género *Nesosydne* y las plantas de la familia Compositae de las que se alimentan. c, Evolución secuencial, ejemplificada por los escarabajos americanos del género *Ophraella* y sus plantas hospedadoras. Modificado de Labandeira<sup>19</sup>.

27. P. R. Ehrlich y P. H. Raven. 1964. Butterflies and plants: a study of coevolution. *Evolution* 18: 586-608.

especialistas<sup>28</sup>. La estrecha congruencia entre árboles filogenéticos de plantas y consumidores ha demostrado que el modelo coevolutivo de Ehrlich-Raven explica satisfactoriamente tanto la diversificación química de las plantas como la especiación de sus herbívoros. Al modelo de «escape-radiación» se han ido agregando otros, como los de «cladogénesis paralela» y «evolución secuencial», también dirigidos a explicar la diversificación concurrente de plantas y herbívoros<sup>29</sup> (Figuras 1b y 1c). No voy a entrar en detalles acerca de sus diferencias, tan solo resaltar que todos estos modelos coevolutivos comparten la propiedad de sugerir mecanismos verificables que expliquen la diversidad actual de insectos herbívoros y de las plantas que consumen. Los insectos representan el grupo más numeroso y diverso de animales en los ecosistemas terrestres. La gran mayoría de ellos son herbívoros. Las teorías coevolutivas planta-herbívoro han proporcionado el marco conceptual necesario para avanzar en la comprensión de ese sector tan espectacularmente dominante en las comunidades naturales.

Durante la década de los 80 se produjo la «exportación» de los modelos coevolutivos a otros sistemas de interacción planta-animal diferentes al de planta-herbívoro para el que habían sido originalmente diseñados. Se trataba de sistemas que representan eslabones muy importantes en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres y en los que además, por su misma naturaleza, podrían esperarse en principio presiones selectivas recíprocas entre los participantes. Los sistemas planta-polinizador, planta-defensor, planta-dispersante de semillas y planta-depredador de semilla adquirieron por entonces un

destacado protagonismo entre los objetivos de estudio de la ecología evolutiva. El notable desarrollo que adquirieron en esa época las investigaciones en hábitats tropicales, donde se encuentran ejemplos espectaculares y complejos de todas esas relaciones, contribuyó en buena medida a que su estudio adquiriera ese protagonismo. La exploración de las premisas coevolutivas en esos sistemas planta-animal originó una verdadera explosión de interés, motivada por la sugerente posibilidad de que los procesos coevolutivos y de adaptación recíproca fuesen una constante casi universal de la interacción entre plantas y animales. Reflejo inequívoco de esta efervescencia intelectual es el hecho de que en tan solo dos años, 1982 y 1983, aparecieran tres libros importantes con la palabra «coevolución» en su título y dedicados específicamente a ese tema<sup>30-31-32</sup>.

Dos décadas de intensas investigaciones sobre la ecología evolutiva de las relaciones planta-animal guiadas por el paradigma coevolutivo han revelado que las expectativas de adaptación mutua se cumplen en grado muy variable, dependiendo mucho del sistema concreto de que se trate. En uno de los extremos de un gradiente hipotético de ajuste a las expectativas coevolutivas se encuentra el sistema interactivo constituido por las plantas y los insectos especializados en la depredación de semillas. En estos sistemas se han encontrado suficientes ejemplos de especialización extrema, tanto por parte de los depredadores como de las plantas, como para sugerir la existencia de una «carrera de armamentos» coevolutiva entre ambos participantes. En el extremo opuesto, de mínimo ajuste recíproco, se situaría el sistema interactivo representado por las plan-

- 
28. B. D. Farrell y C. Mitter, 1998, The timing of insect/plant diversification: might *Tetraopes* (Coleoptera: Cerambycidae) and *Asclepias* (Asclepiadaceae) have co-evolved? *Biological Journal of the Linnean Society* 63: 553-577.
29. C. C. Labandeira, 2002, The history of association between plants and animals. Páginas 26-74 en C. M. Herrera y O. Pellmyr, editores. *Plant-animal interactions. An evolutionary approach*, Blackwell Science, Oxford.
30. J. N. Thompson, 1982, *Interaction and coevolution*. Wiley, New York.
31. M. H. Nitecki, editor, 1983, *Coevolution*, Univ. Chicago Press, Chicago.
32. D. J. Futuyma y M. Slatkin, editores, 1983, *Coevolution*, Sinauer, Sunderland, Massachusetts.

tas y los animales que dispersan sus semillas, entre los cuales parece haber existido escasa interacción evolutiva recíproca. Los sistemas planta-polinizador ocuparían una posición intermedia. Si hubiera que resumirlo de una manera muy sintética y simplificadora, cabría decir que el paradigma coevolutivo parece cumplirse razonablemente bien en los casos de relaciones antagónicas entre plantas y animales (herbívoros y depredadores de semillas), pero no en el caso de relaciones de mutualismo (polinización y dispersión de semillas). No obstante, será necesario esperar todavía al desarrollo y verificación de modelos coevolutivos alternativos más recientes, como la «hipótesis de los mosaicos geográficos» de Thompson<sup>33</sup>, antes de que podamos estar seguros de la validez de generalizaciones tan amplias como ésta.

### **SISTEMAS SEXUALES Y REPRODUCCIÓN VEGETAL**

---

No quisiera terminar este rápido resumen de la historia y logros recientes de la ecología evolutiva sin mencionar brevemente algunos de los avances realizados en la comprensión de los sistemas sexuales y reproductivos en plantas superiores, uno de los temas más genuinamente Darwinianos en ecología evolutiva. Los animales son monótonamente homogéneos en cuanto a su sexualidad, con predominio casi absoluto de un sistema basado en individuos unisexuales. Las plantas, por el contrario, presentan una amplia gama de sistemas sexuales, y en cualquier comunidad vegetal terrestre podemos encontrar una mezcla de especies unisexuales (pies masculinos y femeninos separados) junto con otras que ejemplifican toda una am-

plia y compleja gradación de formas cosexuales (hermafroditas, monoicas, gino-dioicas, etc). La inmovilidad de las plantas adultas crea muchas dificultades para que se unan los gametos masculinos y femeninos producidos por distintos individuos, y este hecho hace que la variación de sistemas sexuales tenga importantes correlatos en el terreno de los mecanismos reproductivos.

Se ha encontrado que la frecuencia de los distintos sistemas sexuales varía de forma bastante predecible entre regiones biogeográficas, entre comunidades vegetales de una misma región, y entre formas de crecimiento. Por ejemplo, las especies con individuos unisexuales son más frecuentes en hábitats tropicales y entre plantas leñosas de vida larga como árboles y arbustos. ¿Por qué se producen estos patrones ecológicos? ¿Por qué distintos sistemas sexuales se ven favorecidos en distintos tipos de hábitats? ¿Cuáles han sido las presiones selectivas que han favorecido tanta diversificación de sistemas sexuales y reproductivos en las plantas superiores? Aunque los estudios sobre ecología evolutiva de la reproducción y sistemas sexuales en plantas acaparan hoy en día los esfuerzos de muchos investigadores, queda aún mucho camino por recorrer antes de que podamos responder satisfactoriamente a éstas y otras preguntas parecidas. Recientemente, las reconstrucciones de las relaciones de parentesco entre linajes de plantas basadas en técnicas moleculares de secuenciación de genes, y el subsiguiente mapeo sobre esas filogenias de los sistemas sexuales y reproductivos de las distintas especies, están permitiendo en muchos casos establecer con bastante precisión la frecuencia y el orden en que se han

33. J. N. Thompson. 1994. *The coevolutionary process*. Univ. Chicago Press, Chicago.

producido los cambios evolutivos que afectan a tales sistemas. Existen también algunas respuestas parciales a algunos de los problemas más difíciles. Además de corroborar la hipótesis darwiniana de que la evitación de la endogamia ha sido una presión selectiva decisiva en la evolución de los sistemas sexuales y mecanismos reproductivos asociados, los estudios recientes han desvelado algunos aspectos realmente sutiles e inesperados de la biología reproductiva de las plantas. Se ha demostrado por ejemplo que, en su papel femenino, las plantas poseen la capacidad de seleccionar positivamente a la progenie engendrada por ciertos padres y penalizar a la engendrada por otros. Mediante este «filtrado» activo de progenies, las plantas madre favorecen aquellos genotipos que producen descendientes de mayor vigor. Este hecho, unido a la demostración de que los gametos masculinos llegan a competir fuertemente entre sí en las flores por fertilizar a los óvulos (Figura 2), ha revelado que en las plantas se producen pautas de selección sexual análogas a las que tienen lugar en muchas especies animales, cuyas hembras eligen para emparejarse a los machos genéticamente mejor constituidos.

## APLICACIONES Y APLICABILIDAD

Parece existir la idea de que las investigaciones en biología evolutiva en general, incluyendo a la ecología evolutiva, no tienen demasiada utilidad. Hace algunos años, Futuyma<sup>34</sup> escribía, refiriéndose a Estados Unidos, que quienes deciden sobre la adjudicación de recursos para la investigación científica piensan que mantener algo de biología evolutiva da un cierto to-

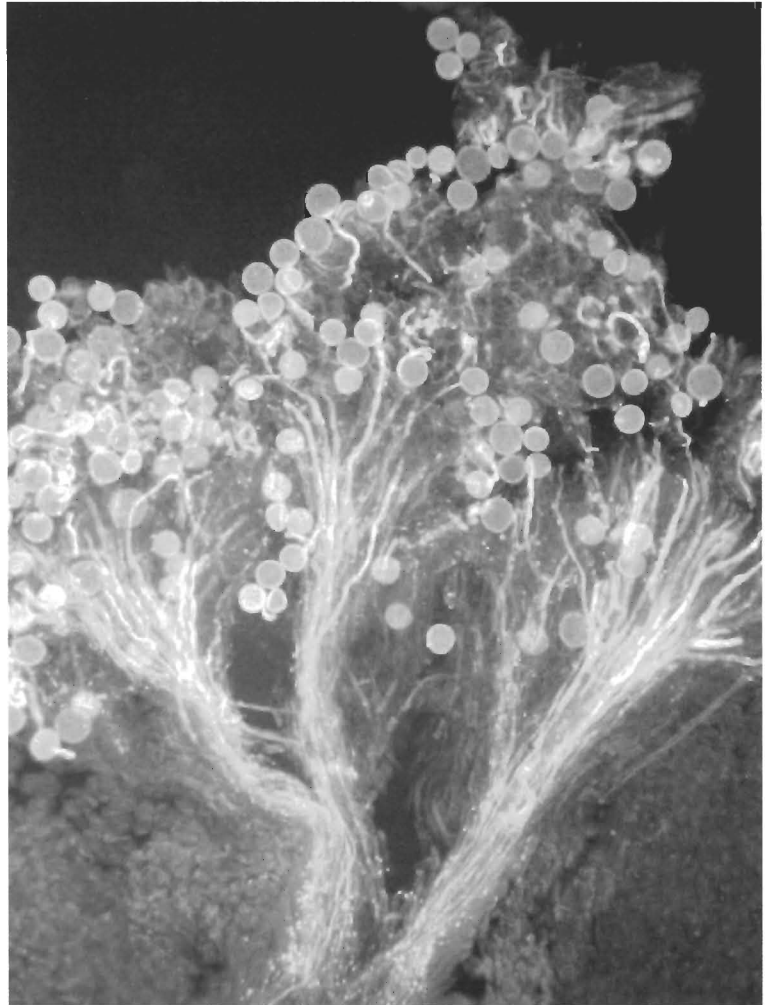


Figura 2. La competencia entre tubos polínicos por fertilizar a un número mucho menor de óvulos, junto con la capacidad de las plantas madre de discriminar posteriormente entre las progenies engendradas por distintos padres, dan lugar a fenómenos de selección sexual muy parecidos a los que se conocían desde hace tiempo para animales. Todos estos procesos parecen haber tenido considerable influencia en la evolución y diversificación de los sistemas sexuales y reproductivos de las plantas superiores. En la fotografía, granos de polen germinados y tubos polínicos en el estigma de una flor del arbusto *Daphne laureola*, observados con un microscopio de fluorescencia. Todos los gametos masculinos que aparecen en la fotografía, unos 120 en total, están compitiendo entre sí por fertilizar al único óvulo que contiene el ovario de la flor. Fotografía del autor.

que de elegancia, como tener un Monet en casa o un filósofo en el círculo de amistades, pero que en realidad es algo de lo que se puede prescindir perfectamente si los recursos escasean (mi impresión per-

34. D. J. Futuyma. 1995. The uses of evolutionary biology. *Science* 267: 41-42.

sonal de la situación española reciente es incluso menos «optimista», y me baso en la abundancia de cartas denegatorias que albergan las carpetas donde archivo mis solicitudes de financiación). Desde luego también sucede a menudo que los biólogos evolutivos mismos, intrigados por la sexualidad de las plantas, el significado adaptativo del cuidado parental en las aves, o cualquier otro problema más o menos esotérico, solemos tender a desconectarnos de las aplicaciones prácticas que nuestra disciplina pueda tener en los asuntos humanos.

Pero lo anterior es solo parte de la historia, aunque quizás sea la parte más visible. Existe una cierta trayectoria de interacción entre las ciencias aplicadas y la biología evolutiva, incluyendo a la ecología evolutiva. Un ejemplo bastante evidente nos lo proporciona la «Biología de la Conservación», una moderna disciplina de índole eminentemente aplicada cuyo objetivo principal es obtener y usar conocimiento científico para resolver los problemas crecientes de manejo y conservación de la biodiversidad. La biología de la conservación, cuya importancia para la sociedad debería estar fuera de cualquier duda, simplemente no podría existir sin un aporte de conocimientos sobre los procesos biológicos básicos que generan y mantienen la biodiversidad, y estos conocimientos son proporcionados precisamente por la biología y ecología evolutivas. Una de las aplicaciones más evidentes de la ecología evolutiva en el seno de la biología de la conservación es la identificación de los factores que sitúan a las poblaciones en riesgo de extinción. La teoría de historias vitales a la que me he referido anteriormente aporta los elementos necesarios

para predecir qué especies son intrínsecamente más vulnerables a la extinción y para establecer modelos predictivos de la supervivencia de especies amenazadas en función de sus parámetros vitales.

Pero las aplicaciones potenciales de la ecología evolutiva no terminan en la biología de la conservación, como muestra la siguiente breve selección de ejemplos. La comprensión de los contextos ecológicos y evolutivos en que se ha producido la diversificación de los compuestos secundarios en plantas, así como sus pautas de distribución entre hábitats y en la filogenia de las plantas superiores, pueden resultar una ayuda inestimable en la búsqueda de productos naturales nuevos en que están empeñadas las compañías farmacéuticas y otros sectores de la industria. El conocimiento de los patrones coevolutivos entre plantas y herbívoros en respuesta a modificaciones naturales del perfil de defensas químicas de las plantas puede servir de guía para comprender los mecanismos implicados en la evolución de estirpes de plagas resistentes a los productos fitosanitarios, un serio problema económico en muchos agroecosistemas. Los avances recientes en la comprensión de los sistemas sexuales y reproductivos en plantas, y particularmente las particularidades de la componente masculina de la reproducción en especies hermafroditas, pueden tener una aplicación directa para controlar la posible «fuga», y evitar su posterior implantación en poblaciones naturales, de genes de organismos manipulados genéticamente.

La mayoría de los ecólogos evolutivos practicamos una ciencia básica cuyos rumbos vienen marcados por las preguntas que nos dicta nuestra propia curiosidad. De esta práctica han salido no solo cono-

cimientos perfectamente aplicables a problemas actuales de nuestra sociedad, sino también unos conceptos y unas herramientas analíticas que pueden ser trasladados de manera directa a problema prácticos. Esto vale muy especialmente para los problemas relacionados con la preservación de la biodiversidad, uno de los retos más acuciantes a los que se enfrenta nuestra sociedad en el momento actual. La

mayoría de los avances realizados por la ecología evolutiva en el último medio siglo son potencialmente *aplicables* a este tipo de problemas. Que se conviertan en *aplicados* depende ya no tanto de los investigadores como de la resolución, voluntad y clarividencia de quienes tienen en sus manos la capacidad ejecutiva para dar respuestas concretas a los problemas de la sociedad.