

# Co-evolución

Capítulo 18 Evolution (Futuyma 2013)

**“La coevolución es el proceso de cambio evolutivo recíproco entre especies que interactúan”**

El proceso coevolutivo puede generar **coadaptación** (ajuste microevolutivo recíprocos de unos organismos a otros) y **coespeciación** (cladogénesis recíproca como fruto de la interacción). Es decir, la coevolución puede tener consecuencias micro y macroevolutivos.

Resultado de interacciones interespecíficas, dadas por:

Mutualismos (+/+)

Comensalismos (+/0)

Antagonismos (+/-)

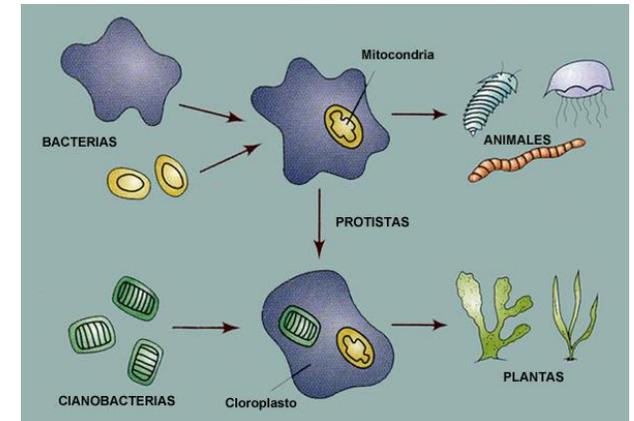
Competencia (-/-)

# Importancia de la coevolución

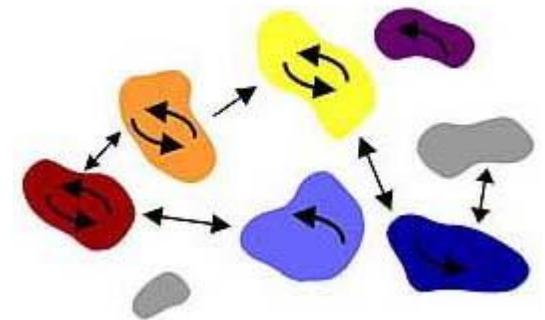
La coevolución está considerada como uno de los principales procesos responsables de la enorme **biodiversidad** existente (Thompson 1994).



Algunos de los acontecimientos más importantes en la historia de vida han sido el resultado de procesos coevolutivos (origen de las células eucariotas, origen de las plantas, el desarrollo del sistema digestivo, etc.).



Existen diferencias importantes entre zonas en las adaptaciones desarrolladas por las especies que allí interactúan, por lo que la estructura geográfica es un aspecto importante que frecuentemente dirige el proceso coevolutivo.



## Un poco de historia...

Darwin (1862) Biología de la polinización de orquídeas



*Angraecum sesquipedale*    *Xanthopan morgani praedicta* (Hakw 1903)

Wasserthal (1997)

Ehrlich y Raven (1964) Flores e insectos polinizadores (lepidóteros)

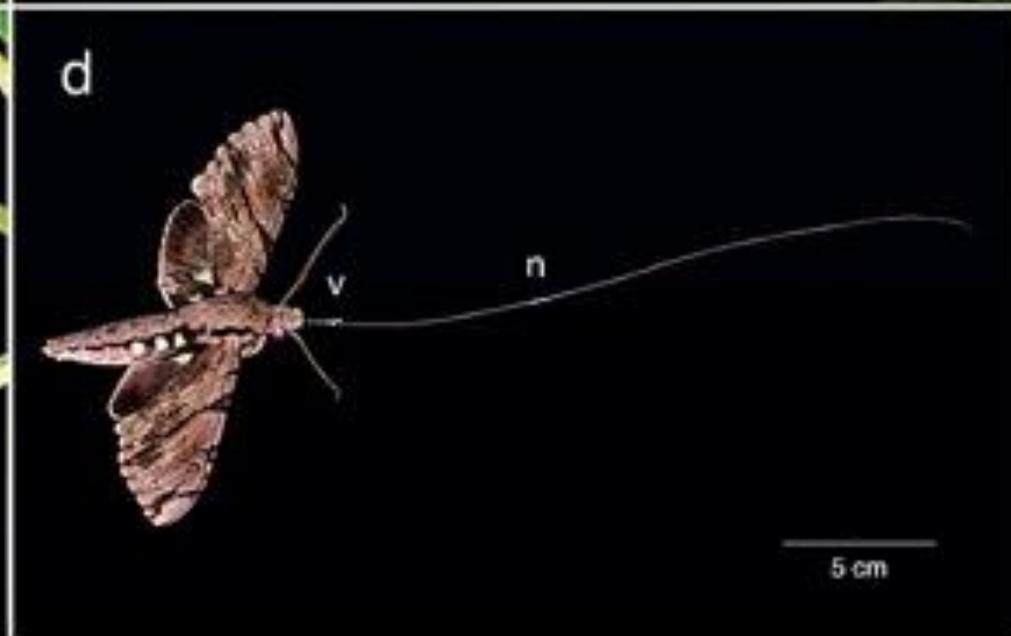
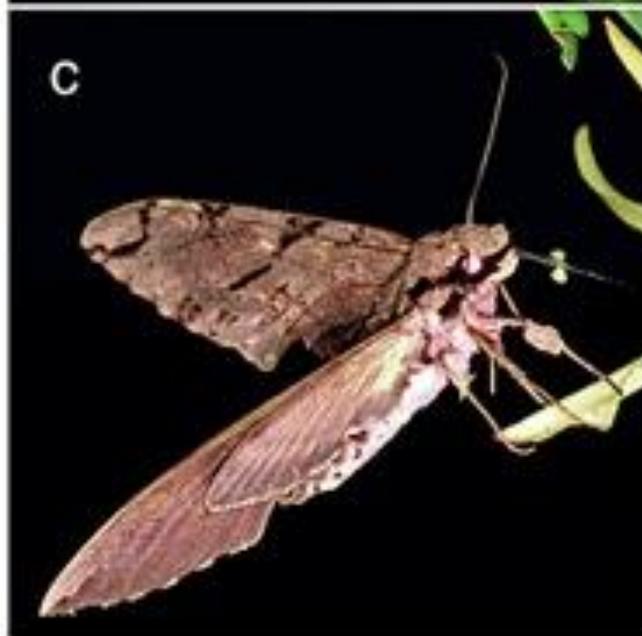
Janzen (1966) Interacciones mutualistas entre acacias y hormigas.

H Müller (1973) "On the fertilization of flowers by insects and on the reciprocal adaptation of both"

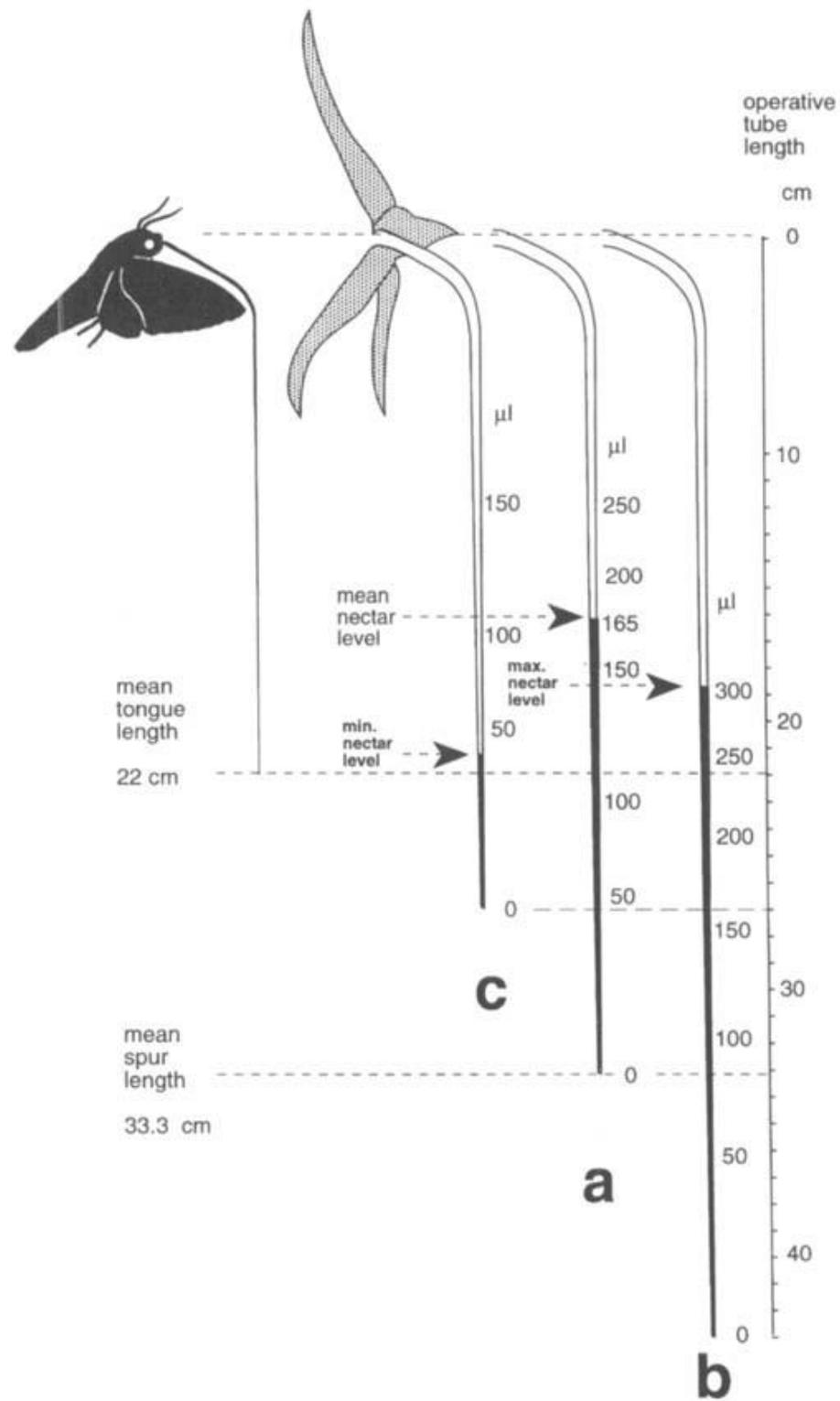
Van Valen (1973) Estudios sobre relaciones antagónicas (predador-presa). Hipótesis de la Reina Roja

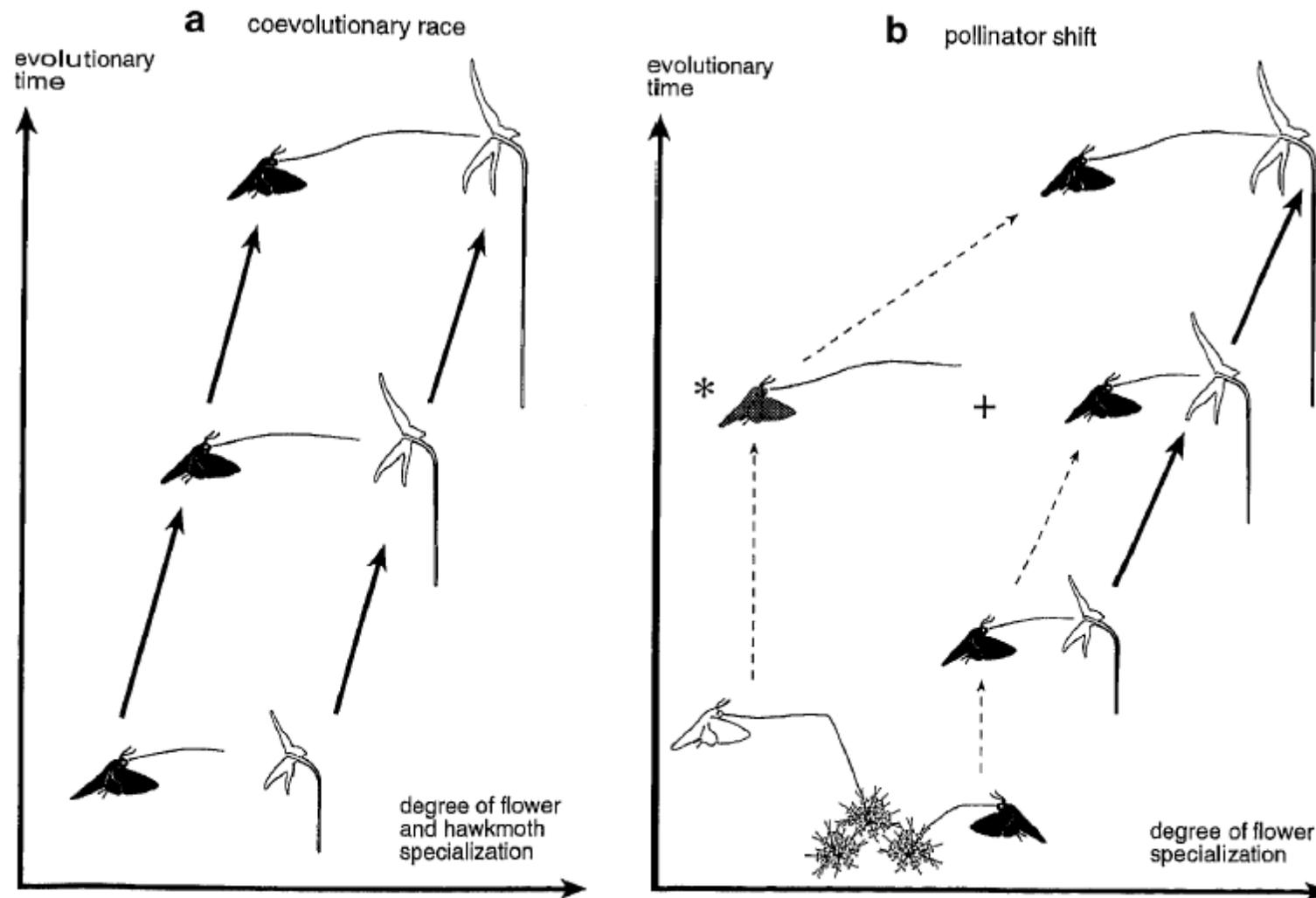
Janzen (1980) When is it coevolution? → Coevolución ≠ mutualismo/simbiosis/interacción

Coevolución = cambio evolutivo recíproco









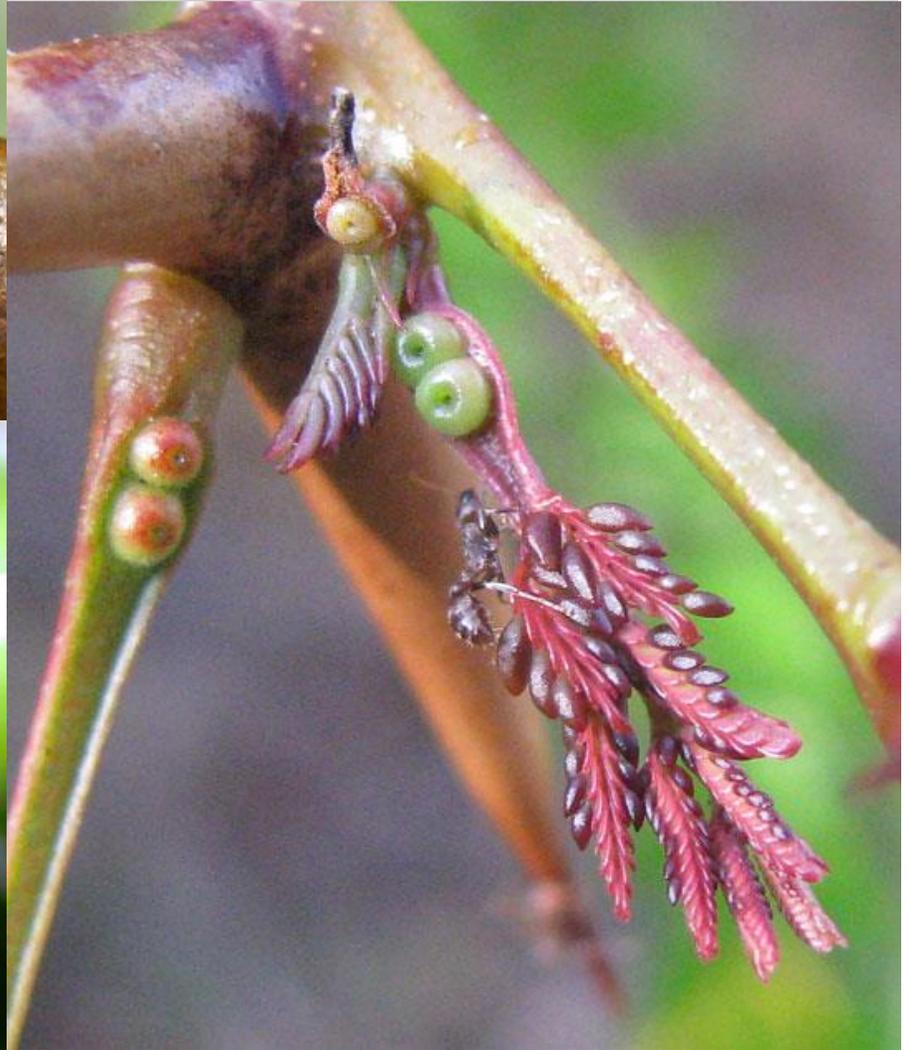
**Fig. 12** Comparison of the "coevolution" model of Darwin 1862 (**a**) and the "pollinator shift" model (**b**) in orchid spur evolution. **a**) Evolutionary race between increasing spur length and increasing tongue length. **b**) Recruitment of generalist feeders with preadapted tongues of different lengths as pollinators by long-spurred angraecoid orchids and their gradual substitution. When spur enlargement driven by the primary visitor exceeds a certain diameter, the flower can be exploited by a longer-tongued illegitimate visitor (asterisk): Such a situation has recently been represented by the interaction of *X. morgani* and *C. solani* with *A. compactum*. The occurrence of the long-tongued species exerts an increase of

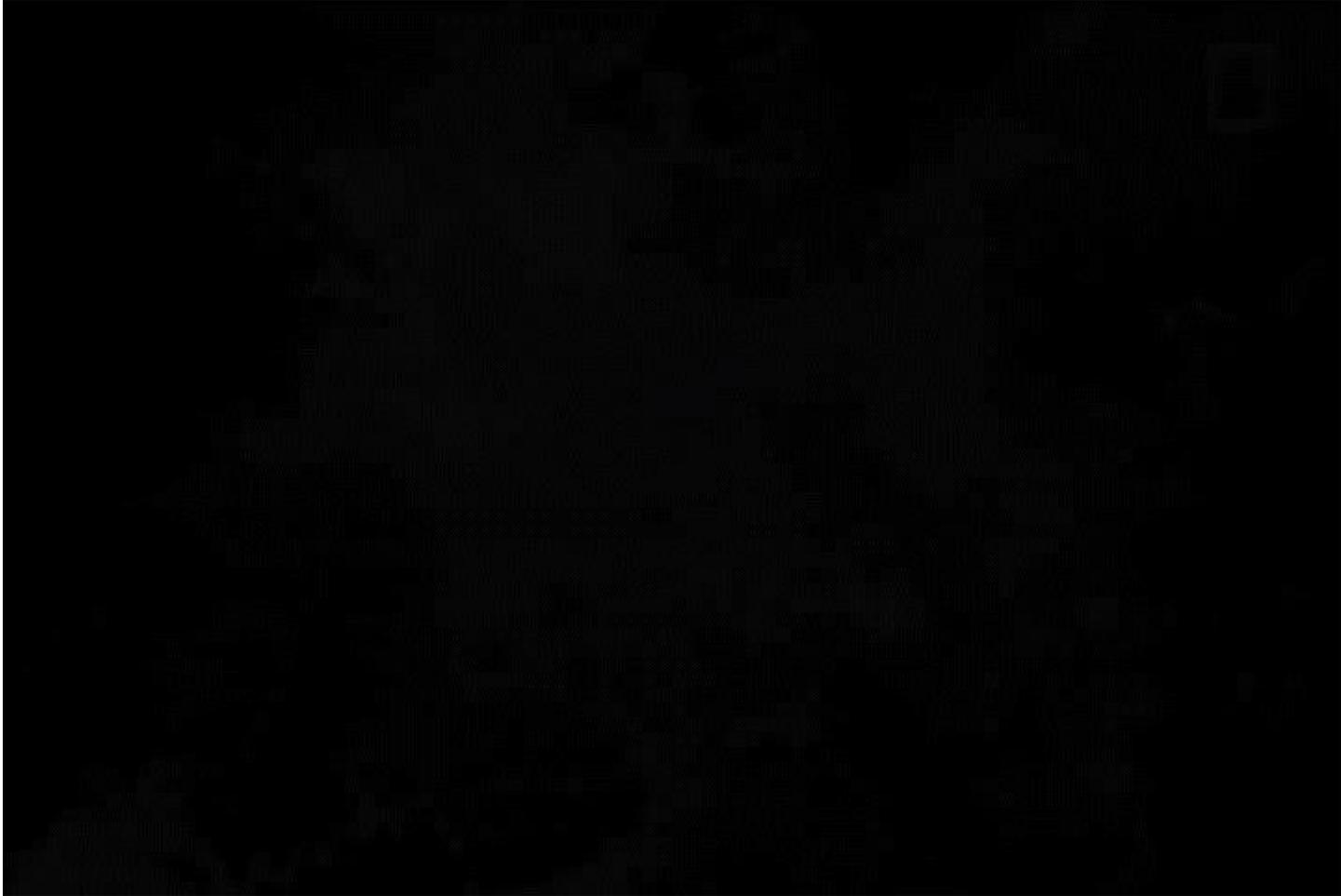
selective pressure towards spur elongation on the orchid. When the spur size of the flower has reached a dimension so that the nectar column is out of reach for the primary pollinator, the flower may still be pollinated by this species but now acts as a deceptive flower. If an increase of overall dimension leads to pollinaria wastage by the shorter-tongued visitor, the selection favours further changes in the proportions of the flower's sexual organs so that pollinaria cannot be extracted by the shorter-tongued visitor. This is the case in *A. sesquipedale* and *A. sororium*. Black signature: orchid pollinator; grey: non-pollinating orchid visitor; white: moth incapable of exploiting orchid.

“La evidencia a favor de la hipótesis del escape de los predadores no es inequívoca. En particular, no existen reportes de datos cuantitativos demostrando que existe depredación sistemática sobre las polillas al visitar las flores. [...] Por lo tanto, parece más probable que la proboscis larga de *praedicta* se haya originado por una carrera coevolutiva” (Nilsson, 1998, TREE 13: 259-260).

“El efecto recíproco en el modelo de la carrera coevolutiva que postula que las proboscis largas evolucionaron como una adaptación para explotar nectarios largos [...] nunca ha sido confirmado” (Wasserthal, 1998, TREE 13: 459-460).

“El argumento de Nilsson [...] es una especulación que necesitaría estudios de campo detallados [...]. La hipótesis de Wasserthal [...] también necesita más evidencia. Por lo tanto, actualmente no hay ninguna explicación convincente del significado adaptativo del largo de la lengua de *X. m. praedicta*, si es que hay alguno” (Jermy, 1999, TREE 14: 34).





# Coevolución (Janzen 1980)

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.

## Requisitos

- Especificidad:** la evolución de cada rasgo en una especie es debida a presiones selectivas de otros rasgos de las otras especies del sistema.
- Reciprocidad:** los rasgos en ambos participantes del sistema evolucionan conjuntamente.
- Simultaneidad:** los rasgos en ambos participantes del sistema evolucionan al mismo tiempo.



**La co-adaptación no implica co-evolución** (Ridley 1993). Aunque la asociación entre dos especies sea aparentemente “perfecta”, puede no haber existido un proceso coevolutivo. Ejemplo: Bananas en Costa Rica. Especie introducida que interactúa con especies nativas de colibríes. “Pre-adaptaciones no coevolutivas”.

# Procesos coevolutivos

## Coevolución específica

Dos especies evolucionan recíprocamente una en respuesta a la otra. Puede dar lugar a una carrera armamentística que puede provocar divergencia de rasgos entre especies competidoras, o convergencia de rasgos en especies mutualistas.

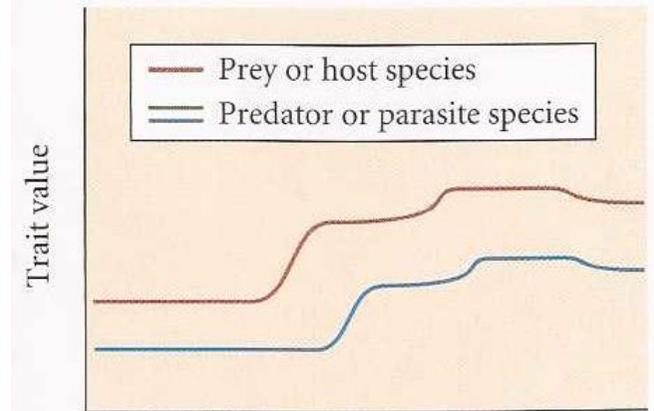
## Coevolución difusa

Participan un número elevado de especies. Su definición es poco precisa y dificulta el diseño de estudios para comprobarla.

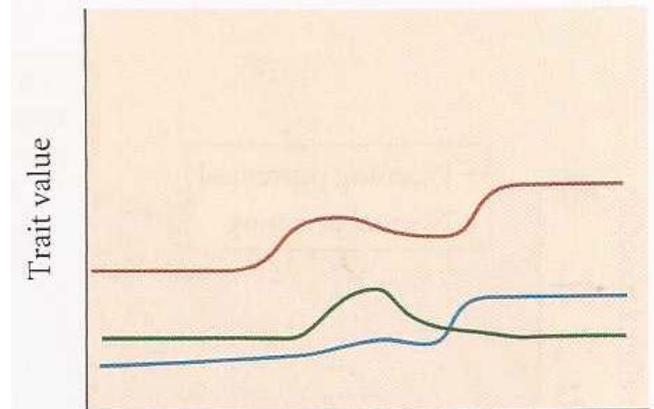
## Teoría del Mosaico Geográfico Coevolutivo (Thompson 1994)

Existen diferencias importantes entre zonas en las adaptaciones desarrolladas por las especies que allí interactúan, por lo que la estructura geográfica es un aspecto importante que frecuentemente dirige el proceso coevolutivo. Explica resultados contradictorios en diferentes poblaciones y genera predicciones precisas a nivel comunitario (metapoblaciones).

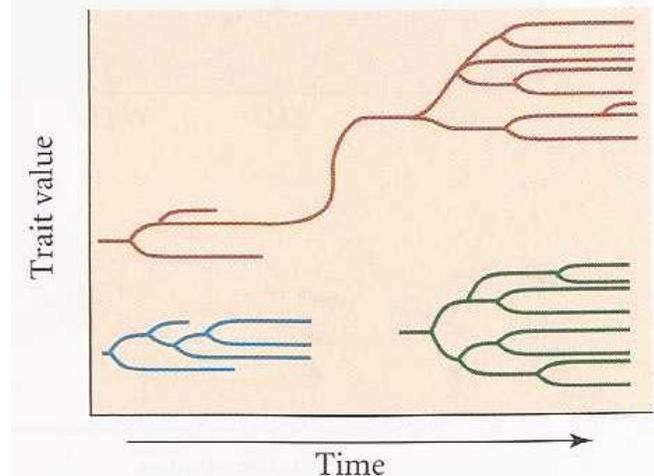
(A) Specific coevolution



(B) Guild (diffuse) coevolution



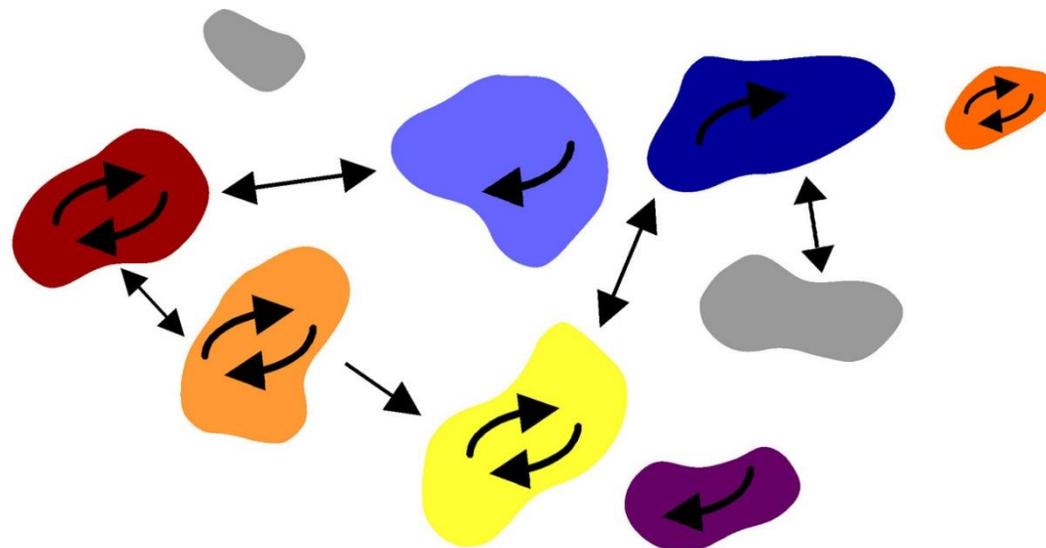
(C) Escape-and-radiate coevolution



# Teoría del Mosaico Geográfico Coevolutivo (Thompson 1994)

## Premisas

- 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.
- 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.



# Evidencias de coevolución

El proceso coevolutivo puede generar coadaptación (ajuste microevolutivo recíprocos) y coespeciación (cladogénesis recíproca). Es decir, la coevolución puede tener consecuencias micro y macroevolutivos.

## Evidencias a partir de procesos microevolutivos

Mimetismo Batesiano y Mülleriano

Mutualismo entre *Ficus* y avispa *Agaonidae*

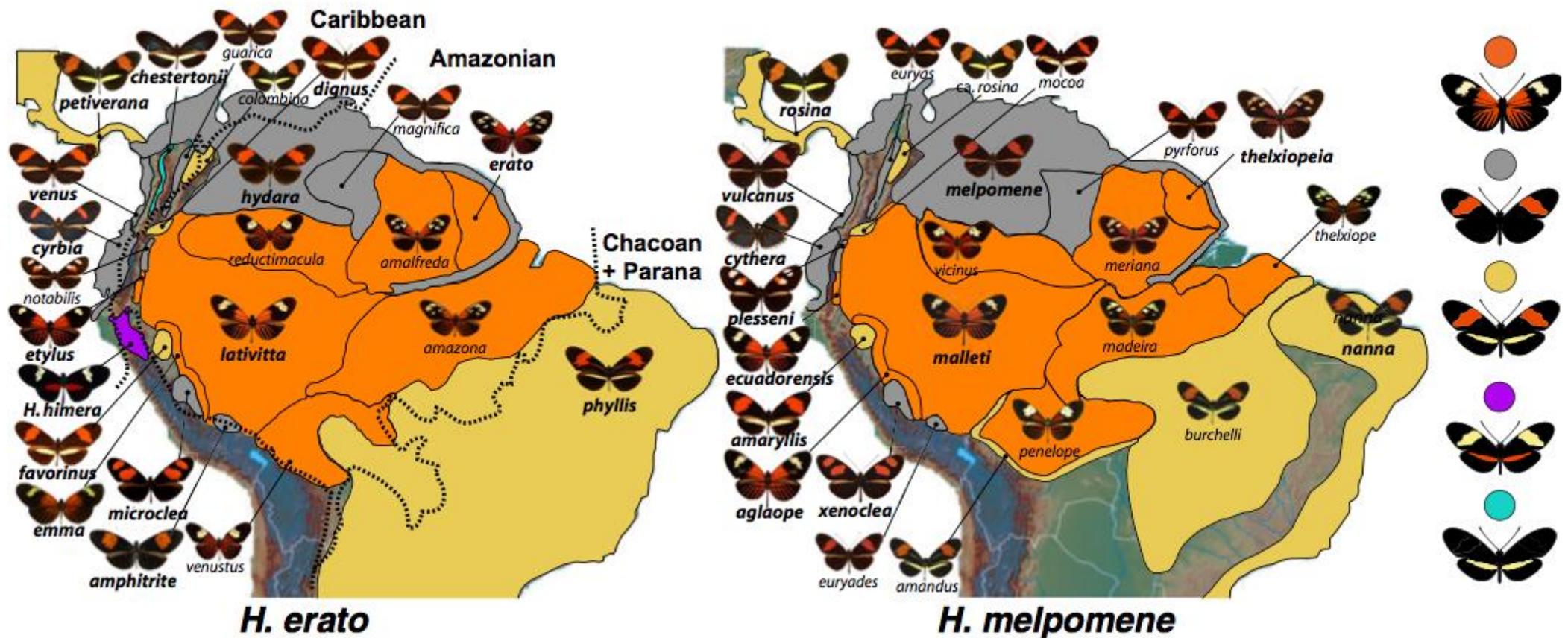
Carrera de armamentística (cucos)

## Evidencias a partir de procesos macroevolutivos

Coespeciación y cladogénesis paralela

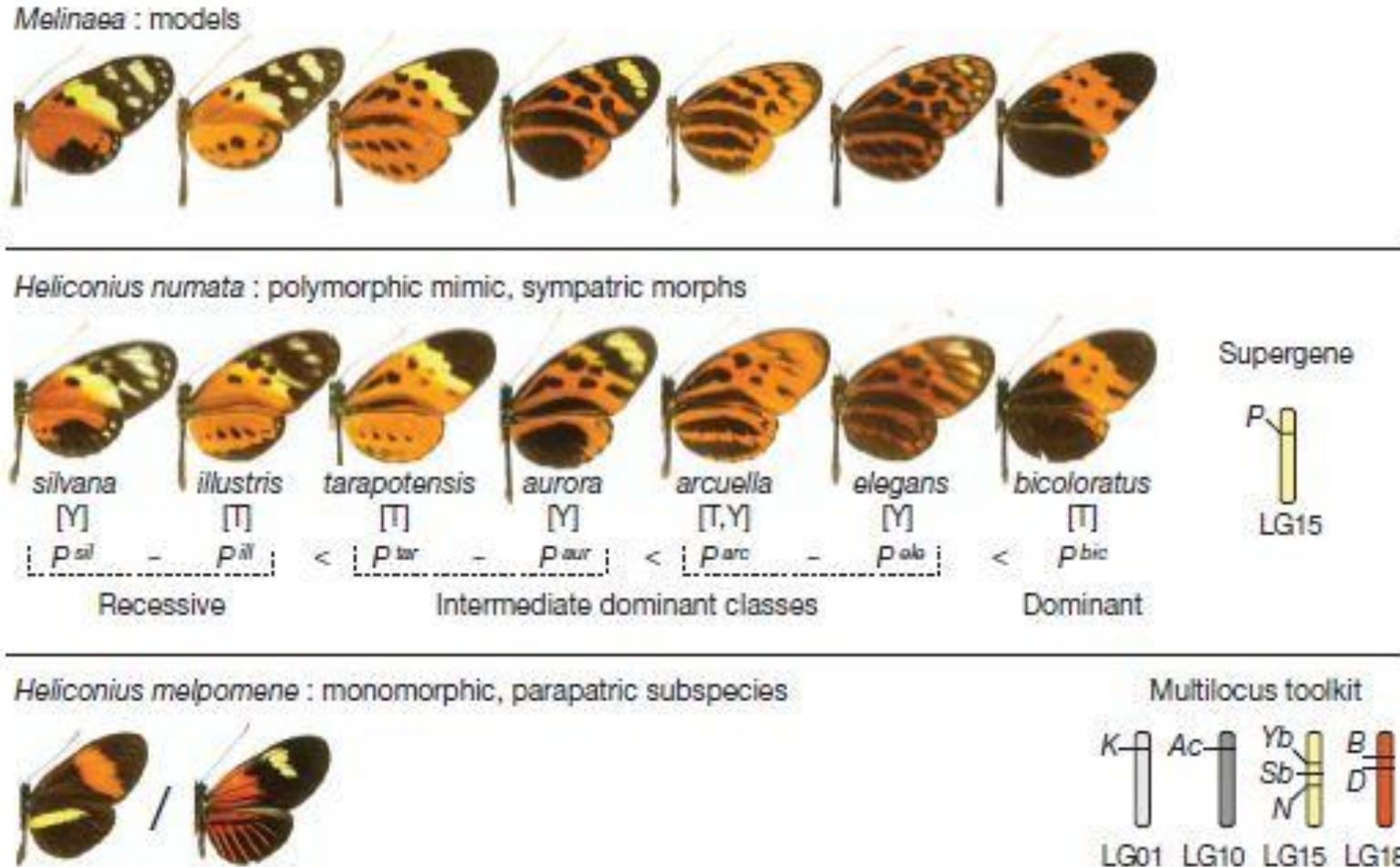
# Mimetismo Müllleriano

Varias especies neotropicales del género *Heliconius* tienen patrones de color similares, fortaleciendo así su estrategia de defensa de toxinas asociadas a coloraciones aposemáticas.



# Mimetismo Müllleriano

Varias especies neotropicales del género *Heliconius* tienen patrones de color similares, fortaleciendo así su estrategia de defensa de toxinas asociadas a coloraciones aposemáticas.



Joron et al. (2011) secuenciaron la región responsable de la coloración alar de la mariposa, denominada “supergene P”. Una región muy polimórfica que agrupa varios genes que suelen heredarse juntos. Cada combinación particular de alelos del supergen P genera un patrón determinado de coloración alar.

# Mutualismo entre *Ficus* y avispas *Agaonidae*

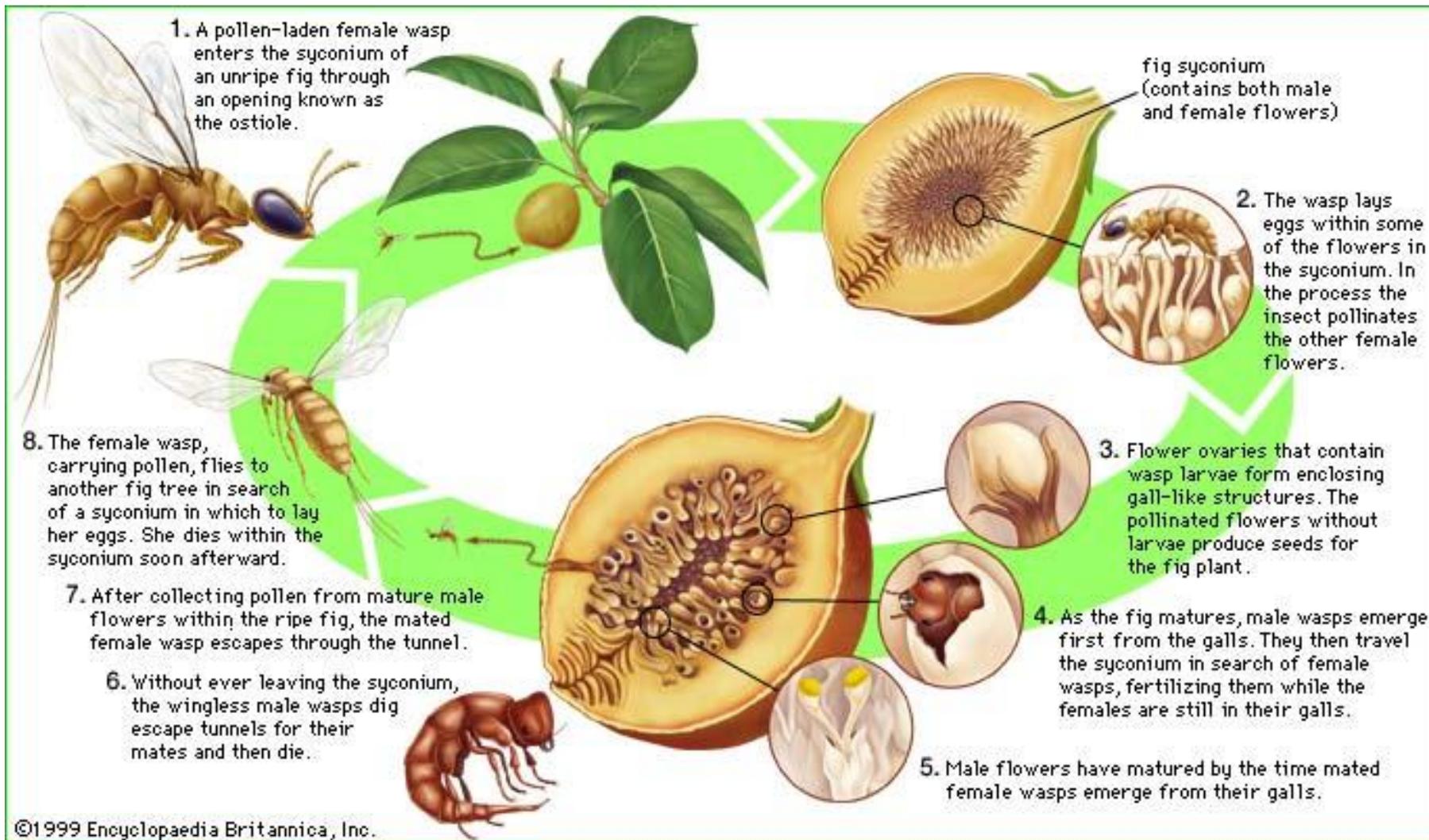


Estrecho mutualismo de polinización:

Las hembras fertilizadas entran al siconio, polinizan, oviponen y mueren.

Las crías emergen, copulan, las hembras cargan polen y se van a buscar otro siconio.

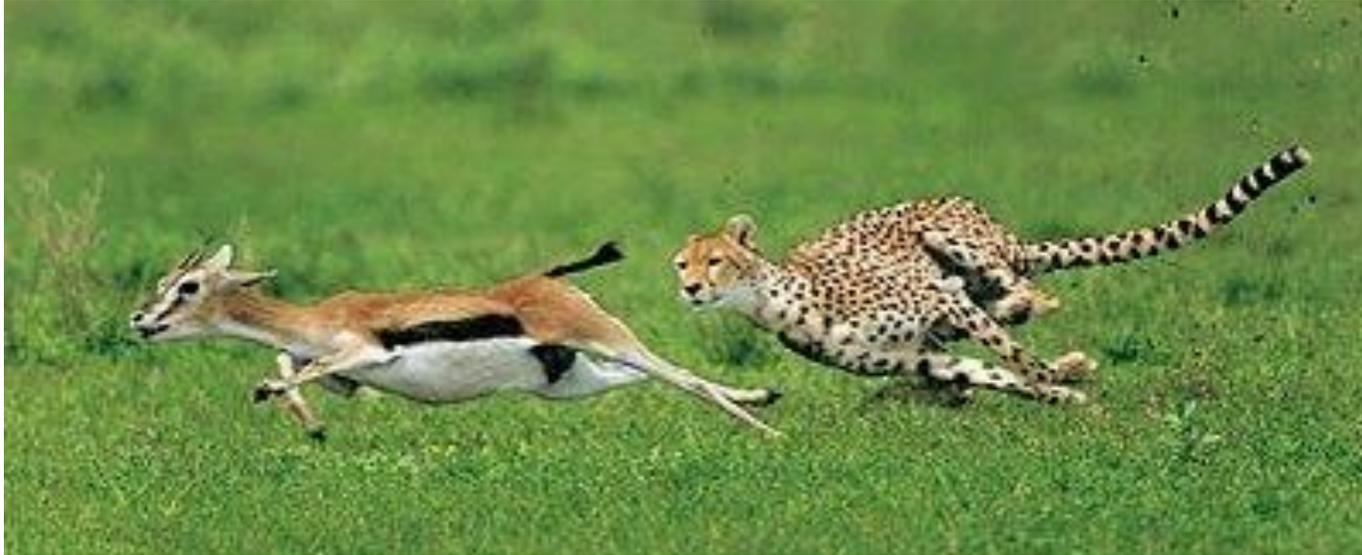
Los machos copulan, abren un agujero para que salga la hembra y mueren



# Carrera armamentística coevolutiva

Enemigos y víctimas... Predador-presa, parásito-hospedador, herbívoro-planta

Dos especies pueden escalar indefinidamente. Hipótesis de la Reina Roja (Leigh Van Valen)



# Carrera armamentística coevolutiva

## Parásito-hospedador

Parásitos de nidos. Cucos (Cuculidae)



# Carrera armamentística coevolutiva Parásito-hospedador



*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:

*Parásito:* Selección de la pareja hospedadora.

*Hospedador:* Defensa del nido por los hospedadores.

Durante la puesta

*Parásito:* Los críalos destruyen los huevos de urraca al poner el suyo.

*Hospedador:* Aumentar número de huevos por nido.

*Parásito:* Consiguen poner el huevo.

*Hospedador:* Reconocimiento y expulsión del huevo parásito.

*Parásito:* Comportamiento mafioso (depredación del nido).

*Hospedador:* Expulsar o no expulsar según las condiciones de abundancia de críalos en la zona.

---

# Coespeciación y cladogénesis paralela

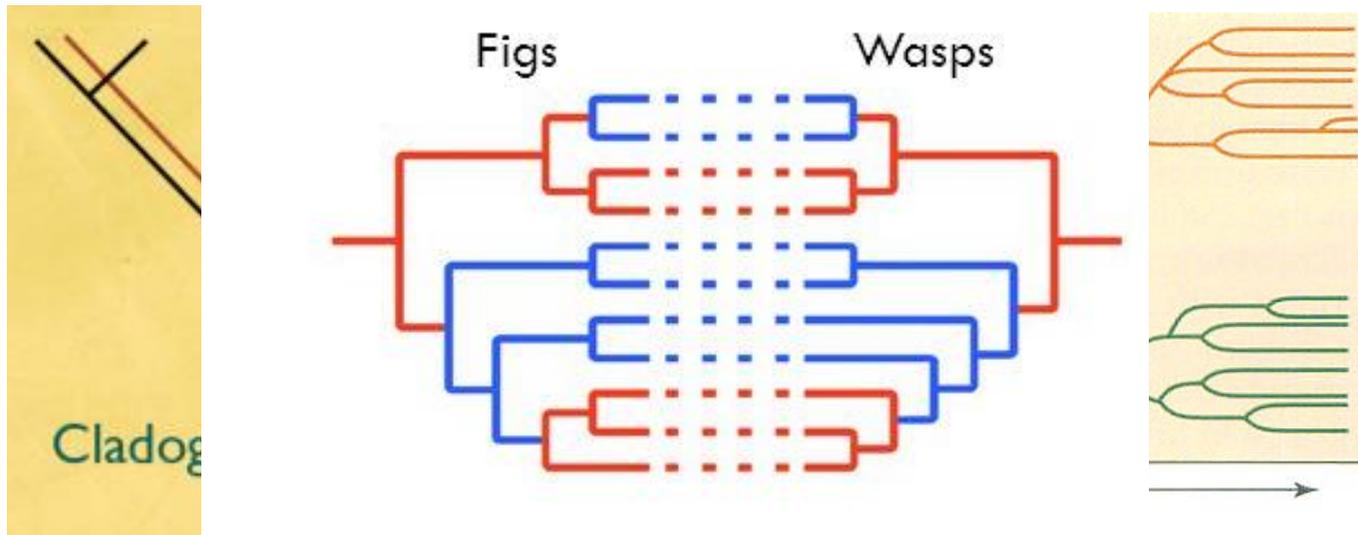
## Coevolución de escape y radiación

La coevolución por pasos o apareada estricta implica la mayoría de las veces, fenómenos de especiación más o menos sincrónica en ambos participantes del sistema.

5 pasos:

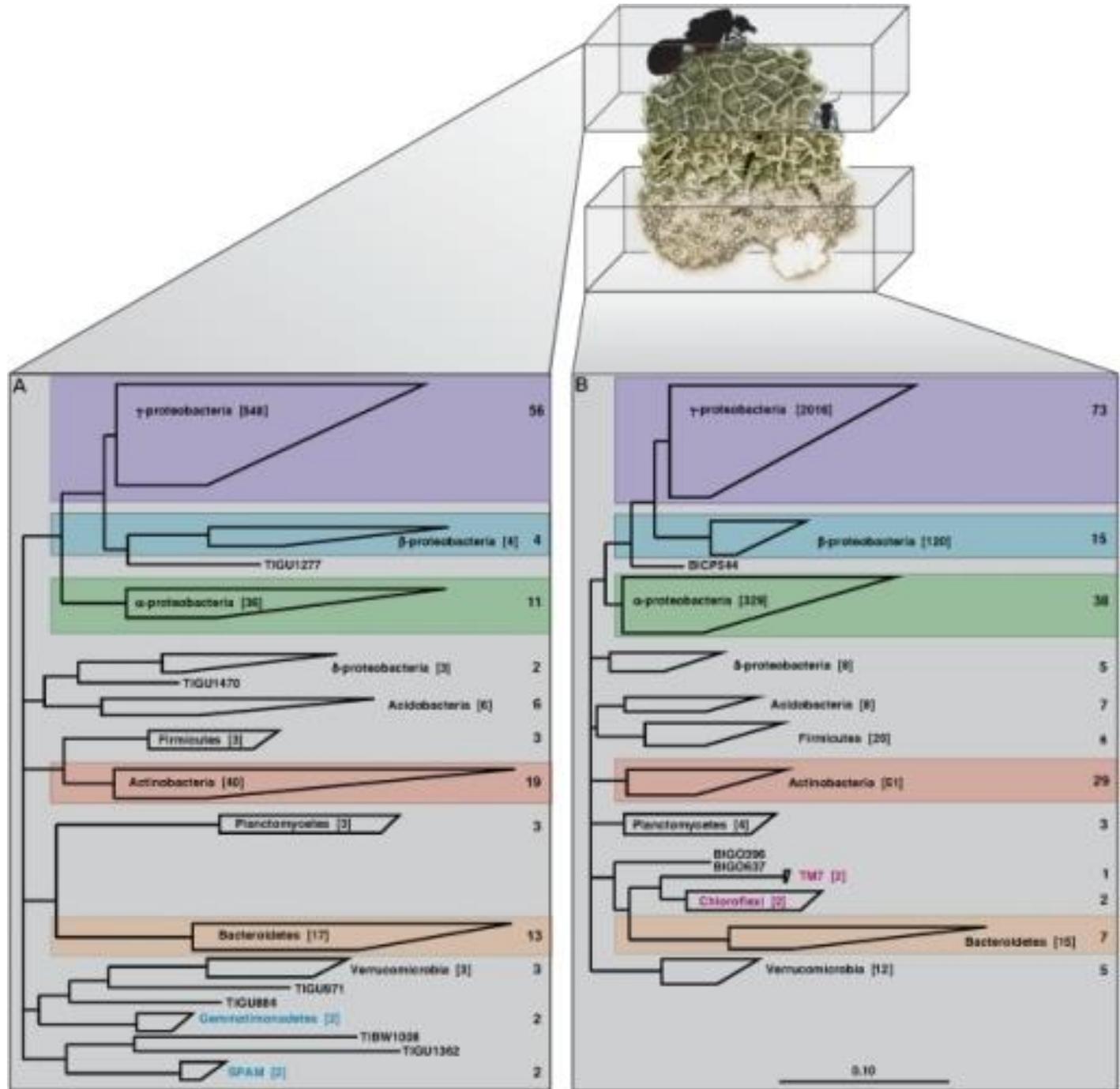
1) las presas producen defensas nuevas mediante mutación y recombinación, 2) las nuevas defensas reducen la incidencia de los depredadores, 3) presas con estas defensas nuevas radian en especies dentro de una nueva zona adaptativa libre de depredadores, 4) un nuevo mutante o recombinante aparece en la población de depredadores que es capaz de anular las defensas de las plantas, 5) los depredadores también radian por haber entrado en una zona adaptativa para ellos.

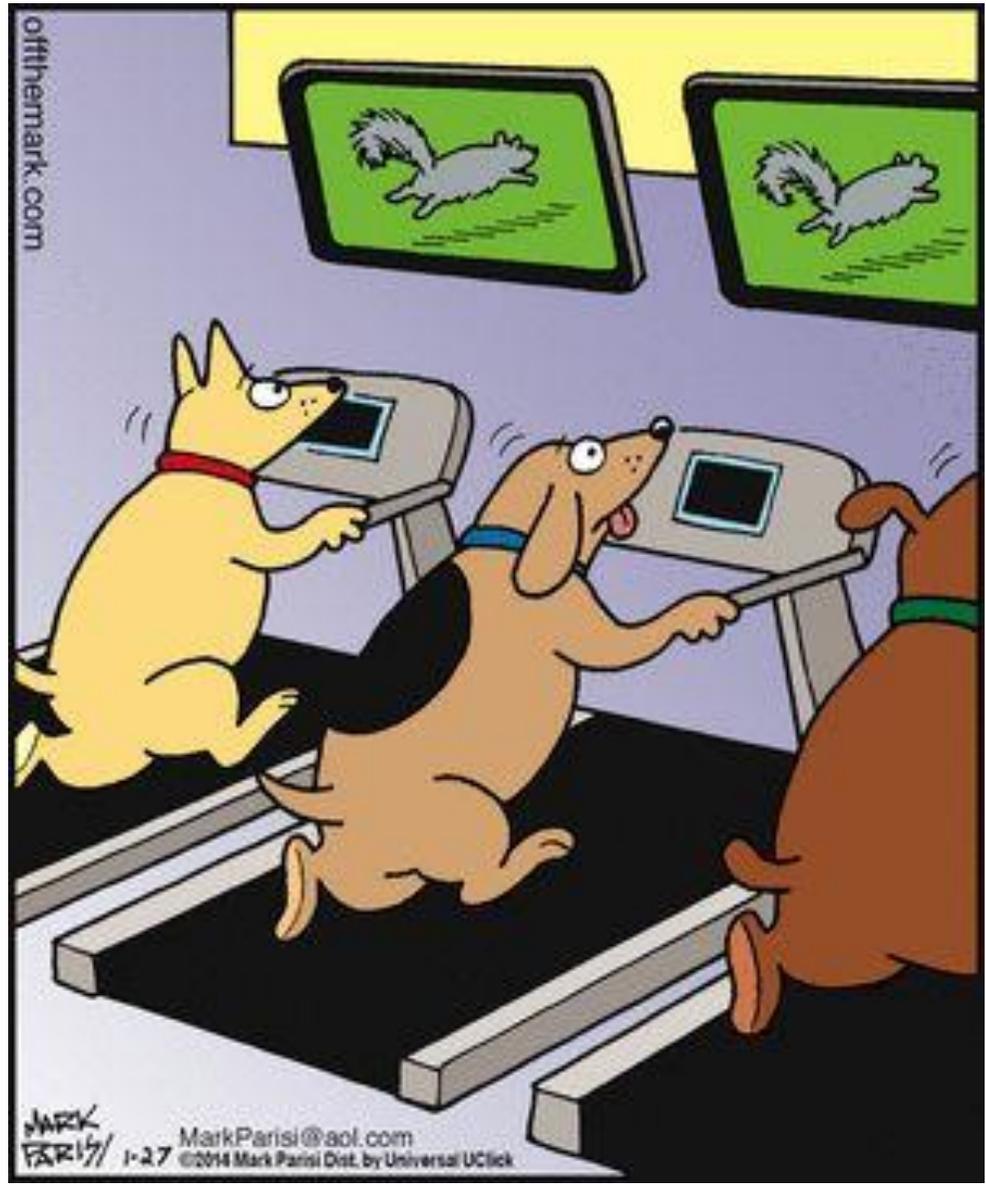
El resultado es una congruencia filogenética entre ambos grupos de organismos.





Copyright © 2008 Pearson Education, Inc., publishing as Pearson Benjamin Cummings.





offthemark.com

MARK PARISI 1-27 MarkParisi@aol.com  
©2014 Mark Parisi Dist. by Universal UClick