
CIENTO CINCUENTA AÑOS DE PENSAMIENTO COEVOLUTIVO: LA VIDA ES UNA MARAÑA DE INTERACCIONES

One Hundred and Fifty Years of Coevolutionary Thinking: Life is a Web of Interactions

ENRIQUE TORRES¹, Ph. D.

¹Profesor Asociado Emérito, Universidad Nacional de Colombia.

Bogotá D.C., Colombia. enrique.torres9@gmail.com

Presentado 16 de septiembre de 2009, aceptado 22 de octubre de 2009, correcciones 25 de mayo de 2010.

RESUMEN

La supervivencia y reproducción de la inmensa mayoría de organismos multicelulares dependen de interacciones ecológicas, frecuentemente especializadas, con organismos de otras especies. La coevolución, entendida como el conjunto de cambios evolutivos recíprocos entre especies que ejercen estas interacciones, se reconoce como un proceso continuo que organiza la variabilidad darwiniana en complejas redes biológicas. Esta visión dinámica suaviza el conflicto entre la naturaleza armónica de Humboldt y la naturaleza en guerra de Darwin y otros naturalistas del siglo 19. Los cimientos conceptuales de la biología coevolutiva incluyen el papel causal de los microorganismos en las enfermedades, la ubicuidad de las simbiosis, su frecuente carácter especialista y la determinación mendeliana de los desenlaces de tales interacciones. En tanto que son el resultado de la selección natural, los cambios coevolutivos afectan los rasgos hereditarios involucrados en las respectivas interacciones. Como las especies están constituidas por poblaciones genéticamente diversas y estructuradas espacialmente, la coevolución entre dos o más especies dadas puede hacer que estos cambios coevolutivos sean cualitativa o cuantitativamente diferenciales según la localidad, originando mosaicos geográficos. La biología coevolutiva busca construir una atalaya conceptual que amarre la selección natural darwiniana con la ecología. Esta nueva perspectiva permite avizorar la compleja maraña de la vida, y comprender que para conservar las especies es necesario conservar sus interacciones. En este artículo se examina la coevolución desde sus raíces darwinianas, pasando por la identificación de los elementos teóricos indispensables para su formulación, hasta llegar a su interpretación actual.

Palabras clave: gen por gen, escape y radiación, mosaico geográfico de la coevolución.

ABSTRACT

Multicellular organisms require one or more coevolved ecological interactions to survive and reproduce. Coevolution, the set of reciprocal evolutionary changes between these interacting species, is a continuous process that organizes Darwinian diversity in complex biological webs. This dynamic vision tempers the conflict between Humboldt's harmonious Nature and the warring Nature held by Darwin and other 19th century naturalists. The conceptual foundations of coevolutionary biology include the germ theory of disease, the ubiquity of symbioses, their frequent feature as specialized interactions, and the Mendelian determination of their outcomes. Those coevolutionary changes, driven ultimately by natural selection, affect hereditary traits

involved in the interactions. Since species consist of genetically diverse populations with geographic structure, coevolution between two or more given species may cause qualitative or quantitative differential trait changes according to location, giving rise to geographic mosaics. Coevolutionary biology aims at building a conceptual outlook that blends Darwinian natural selection with ecology. This new perspective allows a view of a complex web of life, which will enhance our appreciation of the importance of preserving interactions as a way to preserve species. This article examines coevolution from its Darwinian roots, through the identification of key theoretical elements essential for its formulation, and concludes with its current interpretation.

Key word: gene-for-gene, escape and radiation, geographic mosaic of coevolution.

INTRODUCCIÓN

La coevolución, entendida como el conjunto de cambios evolutivos recíprocos entre especies vinculadas por interacciones ecológicas, tiene profundas raíces darwinianas (Thompson, 2005). Sin embargo, transcurrió casi un siglo desde la publicación de *El origen de las especies* en 1859 hasta que se identificaron las piezas teóricas indispensables para su formulación (Flor, 1956), y se acuñó el término (Ehrlich y Raven, 1964). John N. Thompson, profesor de la Universidad de California en Santa Cruz, ha contribuido a consolidar y sedimentar la interpretación contemporánea de la coevolución como un proceso continuo que organiza la diversidad resultante de la selección natural darwiniana (Thompson, 1999). Thompson ha dedicado más de 30 años a considerar la coevolución, y es uno de los estudiosos más destacados de este tema. Sus observaciones acerca de la ecología y la evolución de diferentes insectos parásitos de plantas, junto con las de otros científicos que estudian interacciones especializadas entre plantas y otros organismos, han permitido erigir la biología coevolutiva como una estructura vigía desde la cual se observa la naturaleza con una perspectiva cada vez más amplia. En este panorama pierde vigencia el árbol como la metáfora evolutiva de la vida y cobra renovada fuerza la enmarañada red que conecta a los seres vivos entre sí y con su entorno (Ragan *et al.*, 2009). Esta visión concilia el sentir humboldtiano de armonía en la naturaleza (Sachs, 2006) con el pensamiento darwiniano de una naturaleza en guerra (Darwin, 1868), a la vez que plantea nuevas preguntas de investigación a la ecología y a la evolución (Thompson, 2009).

ANTECEDENTES DECIMONÓNICOS

En el contexto de las raíces históricas de la coevolución sobresalen entre los gigantes de las ciencias biológicas que surgieron en el siglo 19 en Europa, ordenados alfabéticamente, Charles Robert Darwin, Anton DeBary, Alexander von Humboldt, Robert Koch, Gregor Mendel, Louis Pasteur y Alfred Russel Wallace. Por eso es importante revisar la repercusión de sus ideas sobre su época y las generaciones subsiguientes.

Humboldt, sus viajes, obras e influencia. El viaje de exploración de Humboldt por Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, México, Cuba y Estados Unidos marcó el inicio del siglo 19 y sentó las bases para sus escritos y conferencias que habrían de iluminar a científicos y artistas en Europa y América. La narrativa personal de un viaje a las regiones equinocciales del nuevo continente publicada entre 1814 y 1825 (Sachs, 2006), en la que describe sus vivencias no exentas de aventuras, influyó en Darwin y en Wallace para seguir sus pasos como exploradores científicos.

En la serie de conferencias dictadas entre noviembre de 1827 y abril de 1828 en la Universidad de Berlín (hoy Universidad de Humboldt), cuyo contenido recogería en el monumental libro titulado *Kosmos*, publicado entre 1845 y (póstumamente) 1862, Humboldt sustentó

reiteradamente su visión de una naturaleza en armonía, que expresaba alternativamente como “un sentido de la unidad omnipotente de las fuerzas naturales”, la ciencia de “la conexión y dependencia mutua”, “las relaciones misteriosas que existen entre todos los tipos de organización”, ninguna planta o animal es “meramente una especie aislada”, hasta llegar a anticipar el concepto contemporáneo de sostenibilidad, en lo que llamó “un empleo más educado de los productos y fuerzas de la naturaleza” (Sachs, 2006, p. 75 y siguientes).

Kosmos es el testamento literario e ideológico de un Humboldt agnóstico y maduro, que habría de ser asimilado intensamente en los Estados Unidos por personalidades tan variadas como el pintor Frederic Edwin Church, quien visitó asiduamente los trópicos americanos y pintó espléndidos paisajes (El corazón de los Andes, varias versiones del Cotopaxi y del Chimborazo, el Salto del Tequendama y otras más), los escritores Edgar Allan Poe y Walt Whitman, el activista por la preservación de la naturaleza John Muir, y varios exploradores norteamericanos, entre los que sobresalen Clarence King y George Melville Wallace. King llegaría a ser el primer director del Servicio Geológico de Estados Unidos. Wallace, ingeniero naval, se distinguió en exploraciones heroicas en el océano Ártico que le merecieron la medalla de oro del Congreso de Estados Unidos, y alcanzó el rango de contraalmirante (Sachs, 2006).

Humboldt y Darwin. La narrativa personal de Humboldt tuvo una influencia decisiva sobre el destino del joven Darwin, quien leía y releía esas historias antes de embarcarse en el Beagle y durante la travesía. El 28 de abril de 1831 le escribió a su hermana Carolina: “mi cabeza se acelera con los trópicos; por la mañana le doy un vistazo a las palmas en el invernadero y vengo a casa a leer a Humboldt” (carta 98 en *Darwin Correspondence Project*, www.darwinproject.ac.uk). Dos años y medio después, ya en plena travesía, Carolina le comentaba en carta fechada el 28 de octubre de 1833 que de tanto leer a Humboldt “te has apropiado de su fraseología y ocasionalmente usas las floridas expresiones francesas que él usa, en lugar de tu estilo sencillo, directo y mucho más agradable” (carta 224).

Al regresar a Londres, en octubre de 1836, Darwin se consagró prontamente a escribir la sección de historia natural del viaje del Beagle, cuya publicación había sido contratada por el capitán Robert Fitzroy. Su contribución, llamada originalmente *Voyages of the Adventure and the Beagle, Volume III, Journals and remarks, 1832-1836*, es también conocida como *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the Countries Visited by H. M. S. Beagle*, o, más popularmente como El viaje del Beagle. Aunque Darwin terminó su parte en 1838, el libro tan solo se publicó en 1839 (Quammen, 2006). Humboldt, ya septuagenario, leyó con atención el relato de Darwin en su retiro de Sans Souci, cerca de Postdam, y el 18 de septiembre de 1839 le escribió una nota congratulatoria en la que expresa puntualmente su acuerdo con las conclusiones biológicas y biogeográficas a que había llegado Darwin (carta 534); Humboldt también manifestaba curiosidad por las temperaturas del mar cerca de las islas Galápagos, registradas por la tripulación del Beagle. En su respuesta del 1 de noviembre de 1839, Darwin le transcribe los datos solicitados de su libreta de notas, y a renglón seguido reconoce la influencia de Humboldt:

Que el autor de aquellos pasajes en La narrativa personal, que yo he leído y releído una y otra vez, y he copiado, para tenerlos siempre presentes en mi mente, me haya hecho tal honor, es una gratificación tal que solo rara vez le puede suceder a alguien (carta 545).

Esta convergencia temprana entre Darwin y Humboldt habría de convertirse en una profunda brecha entre los ínclitos naturalistas. En efecto, para cuando aparecieron los dos primeros volúmenes de Kosmos donde Humboldt exaltaba la armonía en la naturaleza, Darwin ya estaba inscrito, y para siempre, en la escuela de la lucha por la existencia. Tal inclinación se originó en su

lectura de Malthus, quien señalaba que la muerte, las enfermedades, las guerras y las hambrunas eran factores que mantenían el equilibrio de la población humana. Los comentarios de su amigo y consejero Charles Lyell y de numerosos naturalistas de la época consolidaron su actitud, pues la lucha por la vida, una antigua expresión metafórica, estaba en boga. Así, en el ensayo de 1844 sobre las especies, embrión de *El origen*, al hacer alusión al libro que tiene en mente escribir bajo el título selección natural, Darwin menciona a Lyell y a los botánicos William Herbert y Agustín de Candolle, a quien los Darwin invitaron a cenar en mayo de 1839 en su casa de Down (carta 512), como partidarios de la idea de la lucha por la existencia en la naturaleza, y hasta cita una frase célebre de este último: “toda la naturaleza está en guerra, un organismo contra otro o contra la naturaleza”. En *El origen*, Darwin suaviza algo su postura: “Debo anticipar que uso el término lucha por la vida en sentido amplio y metafórico” (Darwin, 1859). En su introducción al libro *Variación de animales y plantas bajo domesticación* habrá de reiterar esta posición:

Veremos aquí que todos los seres orgánicos, sin excepción, tienden a multiplicarse a una tasa tan alta que ningún distrito o estación, ni siquiera toda la superficie de la tierra o todo el océano albergarían la prole de una sola pareja después de cierto número de generaciones. El resultado inevitable es la recurrente lucha por la existencia. Se ha dicho con verdad que toda la naturaleza está en guerra; el más fuerte se impone en últimas, el más débil fracasa; y bien sabemos que miríadas de formas han desaparecido de la faz de la tierra (Darwin, 1868, p. 5).

Por lo tanto, las románticas ideas postrimeras de Humboldt no hallaron eco en un Darwin experimentalista dedicado al estudio de percebes y palomas. Tras leer el primer volumen de *Kosmos*, le escribió a Joseph Hooker el 28 de octubre de 1845: “en general, me ha decepcionado... creo que no hay visiones nuevas... hasta donde puedo juzgar” (carta 922); tres semanas antes, el 8 de octubre, le había expresado a Lyell un sentimiento similar: “¿ya leyó *Cosmos*? Las descripciones semi-metafísico-poéticas de la primera parte son apenas comprensibles” (carta 919). Su reacción al segundo volumen no fue más positiva; “confieso avergonzado que soy incapaz de apreciar sus méritos. Esas largas discusiones semi-anticuarias ... son incompatibles con una gran ojeada al universo”, le escribió a Edward Cressy en mayo de 1848 (carta 1171).

Esta relación polarizada entre Humboldt y Darwin culmina en un clímax en 1859, cuando “Church pinta, Humboldt muere, Darwin publica, y la naturaleza hace un guiño”, como lo observó astutamente Stephen Jay Gould en un ensayo escrito para el catálogo de una retrospectiva de Church, en la Galería Nacional de Arte en Washington (Gould, 2000). Será preciso esperar un siglo para que se desarrolle el anticlímax.

Wallace. Aunque carente del círculo ilustrado de que disponía Darwin, había logrado una gran lucidez sobre la aparición de nuevas especies por modificación de caracteres a través de sus viajes y sus lecturas de geología. Esta claridad se evidencia en su escrito de febrero de 1855 titulado “Acerca de la Ley que ha regulado la Introducción de Nuevas Especies”, publicado en septiembre del mismo año en *Annals and Magazine of Natural History* (Wallace, 1855). Una sola frase revela su alto grado de precisión:

Constantemente ocurren dos o más modificaciones en un órgano, o modificaciones en dos órganos diferentes, que conducen a dos series diferentes de especies, y a la larga difieren tanto una de la otra que llegan a formar diferentes familias o géneros.

Tristemente, la terminología del artículo es confusa: el vocablo introducción es insípido y ambiguo, y aparece intercambiable con creación; además, utiliza antitipos en lugar de ancestros

para referirse a las especies extinguidas que han dado origen a las actuales. No obstante, Lyell lo encontró fascinante, y con él otros contertulios y corresponsales de Darwin; pero Darwin lo desestimó, anotando que no había encontrado nada nuevo, y regresó a su trabajo con las palomas (Quammen, 2006).

Wallace y Darwin. Es bien sabido que el escrito de Wallace de 1858 desencadenó la publicación de las ideas de Darwin sobre el mecanismo de la descendencia con modificaciones a través de la lucha por la existencia. Menos conocido, sin embargo, es el papel que jugó para que Darwin revisara el concepto y el término de la selección natural en que había plasmado su pensamiento. En carta del 2 de julio de 1866, Wallace le sugiere reemplazarlo por la supervivencia del más adaptado, con una argumentación perspicaz; Wallace le hacía caer en cuenta que el paralelo entre la selección humana y la selección natural suscitaba malentendidos; habría menos oportunidad de malinterpretar a Darwin si dijera: “El hombre selecciona solo por su propio bien; la naturaleza por la inevitable ‘supervivencia del más adaptado’, solo por el bien del ser que ella atiende” (carta 5.140). Darwin le respondió de inmediato, el 5 de julio de 1866, manifestando “interés por su carta que es tan clara como la luz del día. Coincido con todo lo que usted dice acerca de las ventajas de la excelente expresión de H. Spencer ‘la supervivencia del más adaptado’. Ésto no se me había ocurrido hasta leer su carta” (carta 5.145).

La expresión había sido acuñada por el filósofo e ingeniero Herbert Spencer, quien la utilizó por primera vez en el fascículo de octubre de 1864 de sus principios de biología. “Esta supervivencia del más adaptado”, escribió Spencer, “que he buscado expresar aquí en términos mecánicos, es lo que el señor Darwin ha llamado ‘selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida’”. En la quinta edición de *El origen*, de 1869, Darwin introdujo la modificación sugerida por Wallace: “a la preservación de las variaciones favorables y la destrucción de las perjudiciales he llamado selección natural o la supervivencia del más adaptado”, incorporando la frase spenceriana en siete sitios del capítulo 4.º y cinco sitios adicionales a lo largo del libro (anotación a la carta 5.140). Spencer y Darwin mantuvieron correspondencia desde 1856 hasta 1881, apenas un año antes de la muerte de Darwin.

La estabilidad y herencia de los caracteres: Darwin desconoce a Mendel. A finales del siglo 18 y durante buena parte del siglo 19, varios botánicos abordaron experimentalmente el tema de la herencia cruzando plantas con caracteres contrastantes y observando la progenie. Una lista mínima comprende los alemanes Karl Friedrich von Gärtner y Joseph Gottlieb Kölreuter, el francés Charles Victor Naudin y, por supuesto, el monje austríaco Gregor Mendel. El propio Darwin realizó algunos cruzamientos.

Dentro de este selecto grupo, es posible distinguir al menos tres objetivos divergentes de investigación. Uno, el más cercano al pensamiento de Darwin, era determinar si los híbridos eran estables, o si, por el contrario, había reversión (aspecto muy controvertido) hacia los progenitores; Naudin evidentemente prefería esta interpretación de sus resultados: “la naturaleza está ansiosa de disolver las formas híbridas que no aparecen en su plan” (Henig, 2000, p. 86). Un segundo objetivo era definir si había diferencias en la fecundidad (número de semillas) entre los híbridos y los cruzamientos al interior de una variedad; von Gärtner había subrayado la importancia de esta cuantificación. Finalmente, la propuesta de Mendel integraba ambos objetivos, pues medía la estabilidad de la progenie híbrida, objetivo de Darwin y Naudin, y cuantificaba la progenie al estilo de von Gärtner, pero teniendo en cuenta las proporciones en que ocurren determinados caracteres de los progenitores. En esto seguía las enseñanzas de uno de sus maestros en la Universidad Real de Viena, el botánico Franz Unger (Henig, 2000). Después de haber revisado las publicaciones de Kölreuter y Gärtner, Mendel modificó los descriptores de los progenitores y de la progenie para sus ensayos con arveja; Kölreuter y Gärtner usaban el conjunto de

la planta, y Mendel se centró en caracteres particulares, que, para su buena suerte, se heredaban de manera independiente.

Darwin había leído y anotado exhaustivamente los trabajos de los alemanes y del francés, pero ni se enteró del único escrito del austríaco, pese a que él mismo había trabajado experimentalmente con arvejas (Darwin, 1866). En efecto, hacia 1855, le escribió al botánico y micólogo M. J. Berkeley solicitándole semillas de diferentes variedades de arvejas para esos ensayos (carta 1.662). La primera ocasión de enterarse del trabajo de Mendel hubiera sido haber abierto y leído la copia que fue encontrada sin abrir en su biblioteca, enviada evidentemente por Mendel en 1866. En 1881, un año antes de su muerte, Darwin tuvo una segunda aunque tardía oportunidad de conocer el trabajo de Mendel, a través del libro *Die Pflanzen Mischlinge* de Wilhelm Olbers Focke, donde aparecen citados 15 veces los resultados de Mendel; aunque Darwin tenía ese libro, las páginas correspondientes al trabajo mendeliano se quedaron sin abrir (Henig, 2000, p. 153).

La genialidad de Darwin lo llevó al borde de descubrir los principios de la herencia de caracteres a partir de las lecturas de otros investigadores, como se advierte en algunas de sus cartas: en un ejemplo, el 28 de septiembre de 1861 le pide a Hooker semillas de *Verbascum* con el propósito de corroborar el planteamiento de von Gärtner que “el polen de las variedades blancas y amarillas, ya se use en esas variedades o en otras especies, tiene diferente potencia” (carta 3268); en otra carta a Hooker examina críticamente el punto de vista de Naudin sobre la reversión, y escribe:

La tendencia de los híbridos a revertir hacia uno de los padres es parte de una ley más amplia (que estoy convencido que puedo demostrar experimentalmente), o sea que las razas y las especies que se cruzan tienden a traer de regreso caracteres que existieron en progenitores, hace cientos y miles de generaciones. Solo Dios sabe el por qué (carta 4.612 del 13 de septiembre de 1864).

Resultados de algunas de sus investigaciones también estuvieron a punto de ofrecerle el argumento definitivo sobre la herencia: en 1868, al año de que Mendel le enviara el artículo que nunca leyó, Darwin publicó los resultados de un cruzamiento entre plantas de boca de dragón (*Antirrhinum*) de flores blancas con plantas de flores rojas; la primera generación solo tuvo plantas de flores blancas, y en la segunda generación obtuvo 88 plantas de flores blancas y una minoría de 39 con flores rojas, de lo que dedujo la “prepotencia” de las flores blancas sobre las rojas, pero no calculó ni propuso explicación alguna para la proporción 2.4:1 (Henig, 2000, p. 140).

Mendel, por su parte, admiraba a Darwin, y tenía todos sus libros en la biblioteca del monasterio en Brünn. Sus lecturas de las traducciones al alemán de El origen de las especies y de Variaciones en plantas y animales bajo domesticación debieron haber sido muy intensas, a juzgar por las muchas anotaciones al margen, ocasionalmente subrayadas o seguidas de signos de exclamación (Henig, 2000, p. 122 y 153). Para cerrar este episodio, hay que tener en cuenta que el trabajo de Mendel, al identificar la existencia de caracteres dominantes y recesivos, esclareció la controversia de la reversión o inestabilidad de los híbridos, que Naudin había atribuido a un designio de la Naturaleza para proteger la integridad de las variedades puras (Henig, 2000, p. 86).

Darwin y las causas de las enfermedades en el siglo 19. No es exagerado afirmar que la enfermedad fue una condición crónica en la vida de Darwin. En casi todas sus cartas se lee “hoy no me siento bien”, o algo parecido. A raíz de un recrudecimiento de sus males, a comienzos de 1849, escribió en su diario: “La salud muy mala con mucha enfermedad y debilidad”, y en marzo de ese año, la familia Darwin emprendió viaje al *spa* de un doctor John Gully en Malvern, cerca de la frontera con Gales. Gully estaba formado en la teoría médica del humoralismo, según la cual la salud consistía en el equilibrio de cuatro humores básicos, la bilis negra, la bilis amarilla, la fle-

ma y la sangre. Las enfermedades derivaban del exceso o déficit de alguno de estos humores. En el caso de Darwin, Gully atribuyó su “dispepsia nerviosa” a un exceso de sangre en el estómago, que se debía sacar a la piel mediante fricciones y compresas frías, e inmersión de los pies en agua fría. (Quammen, 2000). Después de esa visita, que duró tres meses y medio, Darwin prosiguió la hidroterapia en su casa, pero regresó a Malvern en 1850 y en marzo de 1851.

En esta última visita, la paciente era su hija de diez años Anne Elizabeth (“Annie”) quien venía presentando un cuadro de fiebre, tos e irritabilidad. Darwin la dejó en Malvern para que recibiera el tratamiento de agua fría, acompañada de la enfermera, la niñera y la hermana menor. Allí la niña empeoró, y Darwin acudió a acompañarla. Las cartas cruzadas entre Darwin y su esposa dan cuenta de la lenta agonía de Annie, que culminó con su muerte el 23 de abril (cartas 1.399 a 1.412). Aunque la mala salud de Darwin nunca tuvo un diagnóstico certero, el cuadro de Annie ha sido interpretado recientemente como típico de la tuberculosis para la cual no había cura, y definitivamente el tratamiento de agua fría hubiera sido contraproducente (Quammen, 2000, p. 115). Charles Waring, el menor de los hijos de Darwin, sucumbió rápidamente a una epidemia de escarlatina el 28 de junio de 1858, justo tres días antes de que Hooker leyera ante la Sociedad Lineana las contribuciones de Darwin y de Wallace acerca del mecanismo de la selección natural. ¿Cómo esperar que Darwin hubiera asistido a esa lectura, abatido por la muerte de su pequeño hijo?

A mediados de 1840, se presentó en Europa una severa enfermedad que arrasó los cultivos de papa, provocó hambrunas entre los campesinos de Irlanda, y causó migraciones masivas, muertes y cambios en la política económica de Inglaterra. Darwin, ocupado como estaba con sus percebes, no se involucró en el problema, más allá de manifestar su pesar por los campesinos irlandeses en carta a John S. Henslow, el 28 de octubre de 1845 (carta 921).

Estos episodios indican que las enfermedades infecciosas y sus epidemias carecían de explicación y manejo hasta mediados del siglo 19. A pesar de la evidencia que representaba la introducción a Europa de nuevas enfermedades a través de viajeros [la viruela con los cruzados y la sífilis con los exploradores de América], para 1800 no se concebía un papel causal para los microbios, y se creía que las enfermedades de seres humanos y animales provenían de miasmas o ambientes pestilentos o que eran provocadas por el desequilibrio de humores, como lo pensaba el doctor Gully.

Durante la vida de Darwin hubo avances que condujeron a eliminar estas hipótesis. El profesor William C. Campbell, de la Universidad de Drew, en Madison, NJ, publicó en 2007 la base de datos <http://germtheorycalendar.com>, que registra la cronología del establecimiento de la teoría del germen. Los siguientes son algunos de los eventos más significativos en ese calendario.

1. Algunos pioneros habían anticipado desde el siglo 18 la existencia de patógenos: en 1762 Marc Anthony Plenciz propuso que la escarlatina, la enfermedad que causó la muerte del menor de los hijos de Darwin, era causada por lo que llamó un contagio animado; en el caso de las plantas, numerosos botánicos habían observado las estructuras filamentosas o los cuerpos reproductivos de los hongos y los cuerpos alargados de los nemátodos, pero en general los interpretaban como consecuencia de la enfermedad y no como su causa; no obstante, en 1755, Mathieu Tillet consideró que el carbón del trigo era causado por las diminutas estructuras que se encontraban en los granos enfermos, y en 1767 Felice Fontana en sus *Osservazioni sopra la ruggine* del grano asignó la causa de la roya del trigo a unas “plantas” microscópicas que había observado.
2. A comienzos del siglo 19, las enfermedades de los cereales atrajeron el interés de los investigadores, y fue así como el abate francés Isaac-Benedict Prévost y el danés Nils Pedersen Scholer examinaron el carbón y las royas del trigo y el centeno entre 1807 y

1816, y ofrecieron evidencias a favor de causas microbianas. En 1835, el italiano Agostino Bassi, después de veinte años de estudios, publicó que la enfermedad del gusano de seda llamada muscardine era causada por un hongo, hoy conocido como *Beauveria bassiana*. Mientras tanto, en Alemania, el profesor Jacob Henle, maestro de Robert Koch, acumulaba evidencias para demostrar que las epidemias eran causadas por diminutos organismos llevados de persona a persona por contacto directo, por el aire, el agua o los alimentos; estas ideas llegaron a Inglaterra en 1840 y fueron promovidas en documentos oficiales por funcionarios de la oficina general de registros; esto indica que la teoría del germen era una opción respetable para la profesión médica.

3. Durante la epidemia de la papa, el clérigo y botánico inglés Miles Joseph Berkeley, del jardín botánico de Kew, fue llamado como consultor; él observó un organismo filamentosos asociado con la enfermedad de la papa, y consideró que los filamentosos eran la causa y no el efecto de la misma. Su opinión fue ignorada por muchos años hasta cuando fue respaldada por el botánico alemán Anton DeBary hacia 1863 (años más tarde, cuando la Sociedad Agrícola de Inglaterra financió con £100 a DeBary para que investigara sobre esta enfermedad, Hooker mostró su indignación y le comentó a Darwin el 3 de marzo de 1874 que esto era un insulto a Berkeley (carta 9.331); Berkeley es reconocido hoy por sus trabajos pioneros en descifrar la causa de muchas enfermedades de plantas cultivadas causadas por hongos). En 1847, los hermanos Louis René y Charles Tulasne, micólogos franceses, publicaron evidencias que confirmaban los hallazgos de Prévost de un hongo como causa del carbón del trigo, y ampliaron el concepto a otras enfermedades. Esta contribución dejó sentado de una vez y para siempre que los hongos causan enfermedades en las plantas.

Dentro de la galaxia de investigadores en el campo de las enfermedades en la segunda mitad del siglo 19, sobresalen el químico y microbiólogo francés Louis Pasteur y el médico alemán Robert Koch como colosos en demostrar el papel causativo de las bacterias. Atizados su ultranacionalismo y sus ambiciones personales, Koch y Pasteur emularon en competencias (Ullmann, 2007). Aunque sus equipos de colaboradores estudiaron numerosas enfermedades, el ántrax fue la arena común, y en esta enfermedad desarrollaron una encarnizada rivalidad y, paradójicamente, su mayor complementariedad. Para probar irrefutablemente la teoría microbiana, era preciso aislar el microbio y demostrar que su presencia era necesaria para que ocurriera la enfermedad; además, había que asegurar la ausencia de cualquier otro factor conducente a la enfermedad para demostrar que la presencia del microbio era suficiente para causar la enfermedad. En 1877, después de años de esfuerzo, los alemanes aislaron a *Bacillus anthracis*, describieron su ciclo de vida incluyendo su capacidad de sobrevivir en forma de espora en el suelo y demostraron la necesidad de su presencia para provocar el ántrax, mientras que simultáneamente los franceses probaron su suficiencia como patógeno al reproducir la enfermedad con bacilos ultrafiltrados. Así quedó establecida de manera incontrovertible la teoría microbiana de la enfermedad. La causa bacteriana de la escarlatina que mató al pequeño Charles Waring Darwin fue sugerida por primera vez en 1884 por el bacteriólogo alemán Friedrich August Johannes Loeffler, miembro del grupo de trabajo de Koch, y finalmente se corroboró a comienzos del siglo 20.

Al rememorar estos avances, 1859 resulta más dramático de lo que Gould supuso; a la muerte de Humboldt, el escrito de Darwin, y la pintura de Church hay que sumar la visión de Pasteur, quien ese año remitió una nota al ministro francés de instrucción pública y de cultos, en la que describe el proceso [microbiano] de fermentación alcohólica, a cuyo estudio se había dedicado, y en una breve frase profética anticipa: “Todo indica igualmente que las enfermedades infecciosas deben su existencia a causas de esta naturaleza”. <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k73580/f554.table>.

La simbiosis. En 1879, ante la Asamblea Alemana de Naturalistas y Médicos reunida en Kassel, DeBary sustentó una ponencia en la que formuló el fenómeno de la simbiosis como las relaciones constantes e íntimas entre diferentes especies, sin discriminar mutualismo, comensalismo o parasitismo; *Zusammenleben ungleichnamiger Organismen*, dice el tercio original (DeBary, 1879). Esta sucinta declaración es el fundamento de la coevolución, pero será necesario esperar varias décadas antes que se consolide el concepto.

Coda. ¡A pesar de su genialidad, Humboldt, Darwin, Mendel, Koch, Pasteur, los Tulasne, DeBary y el resto de luminarias del siglo 19, fueron islas intelectuales!

CONSTRUCCIÓN DE LA COEVOLUCIÓN EN EL SIGLO 20

La coevolución tiene un franco ancestro darwiniano, radicada como está en las relaciones mutuas entre organismos que Darwin reconoció de tanta importancia (Darwin, 1859, p. 489). Además, la revelación del fenómeno de la simbiosis (DeBary, 1879) amplió el espectro de estas relaciones para abarcar las asociaciones tróficas persistentes entre diferentes especies, incluyendo comensalismo, mutualismo y parasitismo. Para el desarrollo conceptual de la coevolución también fue necesario conocer las leyes de la herencia, descubiertas por Mendel, y rescatadas a inicios del siglo 20 (Henig, 2000). En efecto, los procesos mendelianos de segregación y recombinación explican la diversidad biológica y la variabilidad de las poblaciones en términos de los genes que lleva cada organismo.

La aplicación de la genética al mejoramiento vegetal, con miras a crear nuevas combinaciones de genes de resistencia en cereales frente a los hongos de las royas, tropezó pronto con el impedimento por el cual las poblaciones de patógenos evolucionaban rápidamente nuevas combinaciones de genes de virulencia que hacían inefectivo tal mejoramiento (Vanderplank, 1963). Esta dificultad llevó a examinar más a fondo las interacciones hospedante - parásito, integrando las tres novedosas áreas del conocimiento, evolución, simbiosis y genética, primero en el campo de la botánica y luego extendida al resto de la biología. Entonces se hizo evidente que tanto la reacción del hospedante al aceptar o rechazar a un parásito, como su anverso, el fracaso o triunfo del parásito en su intento de invasión, están determinados genéticamente. Los primeros trabajos se publicaron entre 1942 y 1964.

El paradigma de gen por gen. El estudio pionero en el campo de la simbiosis por parasitismo fue un estudio riguroso de las interacciones entre el lino (*Linum usitatissimum*) y *Melampsora lini*, un hongo parásito obligado y especializado en el género *Linum*, llevado a cabo por el agrónomo Harold Henry Flor (Flor, 1942; Flor, 1956). Después de haber realizado numerosos cruzamientos entre diferentes variedades de lino y diferentes aislamientos del hongo, y examinado las reacciones entre progenies de estas dos clases de cruzamientos, Flor dedujo que el lino y el hongo, a lo largo de su evolución paralela, habían desarrollado sistemas génicos complementarios que determinaban su interacción. Así, para cada gen de resistencia presente en el genoma de la planta, había un gen específico de virulencia en el genoma del hongo. Este concepto constituye el paradigma de gen por gen en la patología vegetal (Flor, 1956; Thompson, 1994; Thompson, 2005).

Dos años más tarde, el estadístico Charles J. Mode desarrolló un modelo para explicar la coevolución del sistema gen por gen (Mode, 1958). Con las obvias modificaciones resultantes del avance de la genética molecular, este modelo sigue vigente para entender la reacción entre plantas hospedantes y parásitos obligados especializados. La cascada de respuesta de defensa de las plantas se activa solamente cuando una proteína que ha sido codificada por un alelo de virulencia en el parásito (la señal) se encuentra con la proteína complementaria capaz de interactuar específicamente con ella (receptor), codificada por uno de los alelos de los genes de vigilancia o reconocimiento en la planta; aunque estén presentes, los mecanismos de defensa de la planta no se activan en ausencia de este encuentro (van Loon *et al.*, 2006).

La teoría de coevolución por escape y radiación. Hacia 1960 aparecieron publicaciones que daban cuenta de la existencia de metabolitos secundarios vegetales resultantes de mutación y recombinación que funcionaban como atrayentes, repelentes o antiherbívoros, y determinaban el resultado de la interacción entre plantas e insectos. Apoyados en esta información, el entomólogo Paul Ehrlich y el botánico Peter Raven cotejaron grupos taxonómicos de mariposas especialistas con los respectivos grupos taxonómicos de plantas que visitaban. Los resultados mostraron una clara correlación entre la preferencia o aversión de las mariposas a grupos de plantas y los metabolitos secundarios que producían estos grupos, indicando que las mariposas y las plantas actuaban mutuamente como agentes de selección natural. Ehrlich y Raven propusieron que entre ellas ocurría coevolución, y justificaron su propuesta argumentando que una planta protegida de insectos fitófagos por la acción de metabolitos secundarios, entraba en una nueva zona adaptativa con mayor fitness que las plantas sin tales compuestos, donde podían reproducirse y dar lugar a una progenie diversificada, a la vez que caía el *fitness* de los insectos que las usaban como sustrato; pero la situación revertía en cuanto ocurriera una mutación en las mariposas que las hiciera inmunes a los repelentes; entonces, los insectos mutantes entraban a una nueva zona adaptativa sin competidores para el uso del recurso vegetal, donde podían reproducirse y dar lugar a una progenie diversificada (Ehrlich y Raven, 1964). Esta secuencia repetida de eventos coevolutivos se conoce como mecanismo de escape y radiación (Thompson, 2005).

La coevolución marca sus dominios. El concepto y el término de coevolución fueron adoptados rápidamente por muchos biólogos, lo que llevó a Daniel Janzen a denunciar el uso indistinto de esta idea (Janzen, 1980). Thompson, 2005, p. 153, también considera esa adopción generalizada como un evento desafortunado, ya que abarcaba en forma indiscriminada diferentes formas de interacción. La noción de coevolución quedó más precisa cuando se enunciaron dos rasgos esenciales de las simbiosis conducentes a coevolución, a saber: que al menos uno de los miembros aporte una capacidad metabólica novedosa a la asociación (Douglas, 1994) y que la coevolución requiere y produce algún grado de especialización (Thompson, 1994). Dicha especialización se expresa cuando el organismo anfitrión emite señales químicas que son reconocidas por el simbiote, y modifica la estructura de sus tejidos para albergar al simbiote. Estas dos características se han observado en la asociación entre las raíces de las leguminosas y las bacterias fijadoras de nitrógeno atmosférico: aquellas exudan sustancias y producen compartimentos especiales, mientras que éstas se transforman en bacteroides, orientan su movimiento hacia las raíces y terminan por establecerse en dichos compartimentos.

EJEMPLOS DE COEVOLUCION EN EL SIGLO 21

En lo que va corrido del siglo 21, ha aumentado el número de publicaciones que describen o explican fenómenos coevolutivos complejos con tan alto grado de especialización que llevan a expresar fenotipos determinados por genomas anidados, a constituir órganos de acomodación y cuidado del simbiote por su anfitrión, a causar coespeciación de los organismos asociados, o a reclutar simbioses secundarios en escala evolutiva. A continuación se describen sucintamente cuatro casos representativos.

Un virus en un hongo en una planta. En las vecindades de los géiseres del parque nacional Yellowstone en las montañas Rocosas de Estados Unidos, se encuentran organismos cuyos genomas les permiten tolerar temperaturas elevadas. Pero la tolerancia de la gramínea *Dicanthelium lanoginosum* a temperaturas elevadas del suelo no está dada por su genoma sino por su asociación con el hongo *Curvularia protuberata*. Lo más interesante es que el hongo está infectado por el virus llamado *Curvularia Thermal Tolerance Virus* (CThTV). Si se elimina el virus, el hongo no puede tolerar ese ambiente ni puede ayudar a que la planta lo tolere. La infección anidada conduce a modifi-

caciones fenotípicas sucesivas, del hongo por el genoma del virus y de la planta por la interacción del genoma del virus con el genoma de hongo. Esta asociación obligatoria y especializada entre el virus, el hongo y la planta sobrevive en condiciones de temperatura elevada del suelo, que actúa como agente de la selección natural (Marquez *et al.*, 2007).

Coespeciación entre áfidos y bacterias. La dieta de los áfidos, insectos que chupan el floema de las plantas, es rica en carbohidratos pero pobre en otros nutrientes. Estos insectos llevan la bacteria *Buchnera aphidicola* como endosimbionte; la bacteria sintetiza vitaminas, esteroides y aminoácidos los cuales son tomados por los insectos. En consecuencia, el *fitness* de los áfidos depende de la presencia de la bacteria. Los áfidos hembras desarrollan unas células llamadas bacteriocitos para acomodar a las bacterias, y éstas pasan directamente de los bacteriocitos a los huevos, por lo que la simbiosis es hereditaria. Estas interacciones especializadas mantenidas en escala evolutiva parecen conducir a la coespeciación de los dos organismos. Las bacterias pueden promover especiación en los insectos al crear aislamiento reproductivo y ecológico de las poblaciones, y facilitar la transmisión horizontal de información genética (Moran *et al.*, 2008). Se ha observado que los áfidos han adquirido genes de *Buchnera* por transferencia horizontal, y que estos genes se usan para mantener a esta bacteria simbiote en forma obligada (Nikoh y Nakabachi, 2009). Este fenómeno conduce a la erosión genómica en la bacteria (Moran *et al.*, 2009).

La reconstrucción filogenética de las especies de áfidos sugiere que esta asociación data de unos 150 a 200 millones de años. Se cree que la bacteria fue adquirida por los áfidos ancestrales solo una vez, y que se ha venido diversificando en paralelo con las diferentes especies de insectos. La coespeciación entre cepas de *Buchnera aphidicola* y especies del áfido *Brachycaudus* fue confirmada con la congruencia en la topología de los respectivos árboles filogenéticos y la correlación en la cronología de las especiaciones (Jousselin *et al.*, 2009).

Los insectos agricultores. La asociación trófica entre las hormigas cortahojas y un hongo que ellas cultivan es un ejemplo clásico de coevolución. Sin embargo, hay una discusión acerca de la naturaleza de este proceso. Las siguientes observaciones han sido objeto de diferentes interpretaciones acerca del modo de coevolución. 1. El hongo cultivado ha sido domesticado por las hormigas, y depende de ellas para su crecimiento puro y diseminación vertical de colonia en colonia. 2. El hongo cultivado ha perdido la capacidad de reproducirse sexualmente, y solo lo hace en forma clonal. 3. Las reinas jóvenes tienen una cámara infrabucal en la que se llevan el hongo al abandonar la colonia madre en el vuelo nupcial, y lo siembran regurgitándolo en las nuevas colonias. 4. Un hongo invasor (*Escovopsis* sp.) funciona como una maleza en el jardín del hormiguero, pero las hormigas han reclutado una bacteria que restringe su colonización por antibiosis y las reinas jóvenes también se la llevan a sus nuevas colonias. Las controversias que se enuncian a continuación, dan fe de la buena salud de la teoría coevolutiva, ya que se puede evaluar la validez de las diferentes hipótesis.

Coevolución biunívoca - La cepa de cada cultivo del hongo se propaga verticalmente entre colonias de la misma especie de hormiga, y en el curso de milenios se ha hecho íntimamente dependiente de esa especie. Por lo tanto, ésta es una asociación en la que cada especie de hormiga cultiva su correspondiente cepa del hongo (Thompson, 1994, p. 247-248).

Coevolución difusa - Se han encontrado evidencias de recombinación y de transmisión autónoma a largas distancias en el hongo, que ponen en duda el supuesto de clonalidad estricta y niegan la transmisión vertical absoluta, respectivamente. La nueva interpretación es que un único hongo simbiote multipropósito con capacidad de recombinación genética y de transmisión autónoma, está asociado en múltiples interacciones con linajes divergentes de hormigas. Es decir, que la coevolución de los dos organismos no es biunívoca, y que el éxito ecológico y la durabilidad evolutiva de esta asociación no han dependido de la clonalidad ni de la transmisión vertical absoluta (Mikheyev *et al.*, 2006).

Coevolución convergente - Hay evidencia de cuatro linajes de hongos, tres de los cuales comparten la misma historia evolutiva con las hormigas que los cuidan y los parásitos que los infectan, y están asociados con doce de los trece géneros de hormigas cultivadoras de hongos. El cuarto linaje, cultivado por hormigas de la especie *Apterostigma pilosum* es diferente. Este fenómeno, en el que un simbiote ha sido reclutado de grupos distantes, se ha llamado coevolución convergente (Munkacsi *et al.*, 2004).

Coevolución multiespecífica - La historia evolutiva de *Escovopsis* es coherente con las historias evolutivas de las hormigas y los hongos cultivados (Currie *et al.*, 2003).

Una extraña triunvirato - *Macaranga*, hormigas y escamas. Una característica de los bosques tropicales es la presencia de hormigas que defienden a algunas plantas contra los herbívoros, a cambio de comida o refugio. Las hormigas se acomodan en estructuras naturales de las plantas o en órganos especializados producidos por las mismas plantas. Estas plantas se denominan mirmecofitas. Daniel Janzen fue un pionero en el estudio de estas asociaciones en los bosques secos del pacífico costarricense, en las que intervienen acacias arbustivas. Al otro lado del planeta, en los trópicos del sudeste asiático, se ha venido estudiando intensamente la asociación entre hormigas *Crematogaster borneensis* y diferentes especies de euforbiáceas en el género *Macaranga*. Los resultados indican que las hormigas parecen distinguir los compuestos volátiles emitidos por diferentes especies, y consistentemente se dirigen hacia aquellas con las que han estado asociadas (Ueda *et al.*, 2008). Este modelo de señal-receptor es reminiscente de la relación gen a gen (Flor, 1956). Hay que destacar dos diferencias entre Borneo y Costa Rica en las asociaciones mirmecofitas - hormigas: en Asia, las plantas toleran que las hormigas cuiden a escamas del género *Coccus*, como fuente adicional de alimento; más importante aún, la simbiosis *Macaranga-Crematogaster* se ha mantenido especializada por millones de años, mientras que en Centroamérica hay promiscuidad en la simbiosis hormigas-acacias. Escarbando la cronología de esta simbiosis tripartita con el reloj molecular de la Citocroma Oxidasa 1 de *Coccus*, se ha encontrado que plantas y hormigas han venido codiversificando desde hace al menos 16 millones de años, mientras que el reclutamiento de *Coccus* por las hormigas data de tan solo siete millones de años. Además, no se encontró congruencia entre el linaje del ADN mt de *Coccus* y los linajes de las hormigas o de los árboles, lo que indica que la asociación de *Coccus* con las hormigas, si bien ha sido prolongada, es oportunista, y no parece estar dictada por adaptaciones especializadas a la planta (Ueda *et al.*, 2008).

INTERPRETACIÓN DE LA COEVOLUCIÓN EN EL SIGLO 21

Mientras más conocemos la dinámica coevolutiva, se hace más evidente que la coevolución en curso es una causa importante del origen y el mantenimiento de la diversidad genética (Thompson, 2005, p. 177).

El Mosaico Geográfico de la coevolución ayuda a entender las causas del poliformismo en las interacciones. Puesto que los cambios coevolutivos resultan de interacciones entre poblaciones que conviven en tiempo y espacio al interior de comunidades, es bueno reflexionar si tales interacciones son de ocurrencia global o local, y persistentes o efímeras. La mayoría de los seres vivos participa en una o más interacciones interespecíficas, y muchas de estas interacciones son especializadas y hasta obligatorias (Thompson, 2009). A este respecto, Thompson, 2005, plantea las siguientes observaciones prácticas; las especies están constituidas por poblaciones genéticamente heterogéneas con distribución geográfica aleatoria; a nivel local, una población interactúa solo con una pequeña fracción de la comunidad; los desenlaces de las interacciones obligatorias pueden ser diferentes incluso al interior de una comunidad; y el tempo del cambio en los mecanismos genéticos que determinan tales desenlaces es desconocido. Estas consideraciones con-

ducen a reconocer que la distinción entre tiempo evolutivo y tiempo ecológico es artificial, y que la interacción entre dos o más especies dadas puede tener desenlaces diferentes en el tiempo y el espacio. El polimorfismo espacial de estas interacciones constituye el mosaico geográfico de la coevolución (Thompson, 2005).

La malaria en humanos es indudablemente el mejor ejemplo para examinar el efecto del mosaico geográfico de la coevolución, pues involucra diferentes especies de *Plasmodium* con diversa virulencia y transmitidos con eficiencia diferencial por especies de *Anopheles* y otros Anophelinae, tiene un rango amplio de hospedantes vertebrados e invertebrados, su expresión en humanos puede ser modulada por mutaciones puntuales con herencia compleja que confieren algún grado de protección o por vacunas que actúan como genes sustitutos, y todos estos factores presentan diferente localización geográfica. Por otra parte, los genomas del parásito, del vector y del hospedero humano ya han sido secuenciados (Thompson, 2005, p. 340).

En el campo vegetal, Jeremy J. Burdon y sus colaboradores han estudiado la coevolución del polimorfismo en poblaciones naturales australianas de *Linum marginale* y *Melampsora lini*, una asociación filogenéticamente cercana a la que originó el paradigma de gen por gen (Flor, 1956; Burdon y Thrall, 2000; Burdon *et al.*, 2006). Los resultados de estos estudios son considerados como la representación más completa de la dinámica de polimorfismos genéticos originados por coevolución en paisajes naturales (Thompson, 2005). Esta asociación tiene una dinámica metapoblacional, pues ataques masivos del hongo conducen a la eliminación localizada de los genotipos de plantas sin suficiente resistencia y a la recolonización por genotipos más resistentes, con la consiguiente extinción de los genotipos menos virulentos del hongo (Burdon y Thrall, 2000). Más de 20 años de estudios en campo han mostrado que las poblaciones de la planta y del hongo desarrollan rápidamente polimorfismos de ataque y contraataque, y que esta variabilidad en la interacción tienen un claro patrón geográfico (Burdon y Thrall, 2000).

La biología coevolutiva reubica la importancia de la conservación, de las especies a las interacciones. Aquí se han mencionado apenas unas pocas asociaciones de organismos multicelulares entre sí o con microorganismos unicelulares, pero hay innumerables asociaciones que cumplen importantes funciones en todos los ecosistemas. A los ya citados agreguemos, a manera de ejemplo, los arrecifes de coral compuestos por Cnidarios y algas zooxanthellas, las enfermedades de los seres vivos con sus complejos mecanismos de ataque, defensa, contrataque, y contradefensa, y las redes micorrízicas formadas entre hongos filamentosos del suelo y raíces de plantas que redistribuyen los nutrientes minerales a lo largo y ancho de las comunidades vegetales conectadas por los filamentos fúngicos. La coevolución de muchas de estas asociaciones se está viendo afectada directa o indirectamente por actividades agrícolas, industriales, sanitarias y de otra índole (Thompson, 2009). En muchos casos, la extinción de un socio de la simbiosis, pone en peligro la supervivencia de sus asociados y de la comunidad entera. Es necesario reconocer que al proteger las interacciones se están conservando las especies. De esta manera la coevolución aparece como el proceso integrador que alivia la tensión entre Darwin y Humboldt. Llevando la coevolución a un grado extremo, el núcleo de la doctrina darwiniana dejaría de ser la spenceriana supervivencia del más adaptado y pasaría a ser la supervivencia de los que sostienen las interacciones más estables.

ICONOGRAFÍA DE LA COEVOLUCIÓN

Durante la larga gestación de su teoría, Darwin fue modificando la figura metafórica del árbol de la vida. En la libreta B22 escribe: “Los seres organizados se presentan como un árbol ramificado irregularmente - algunas ramas con más brotes que otras - los géneros”; la libreta B26 trae otra imagen: “El árbol de la vida quizás debería llamarse el coral de la vida, las bases de las ramas muertas, de manera que las conexiones no se pueden ver...”; finalmente, Darwin se

transa por la figura del árbol, aunque observa: “Tal como aparece en una superficie plana, la representación de los grupos es demasiado sencilla...”, “... las ramas deberían bifurcarse en todas direcciones”. Con base en el conocimiento actual de los orígenes y la evolución del genoma (Ragan *et al.*, 2009), es imperativo revisar la imagen que representa la evolución. Respetando a Darwin, su mejor contribución iconográfica es el cierre de El origen, aquella ribera enmarañada, cubierta con plantas de muchas clases, con aves ..., insectos ... y gusanos ... “ dependientes unos de otros de una manera tan compleja...” (Darwin, 1859, p. 489). En suma, la coevolución demuestra que la vida se parece a una enmarañada red de organismos que interactúan de manera diversa según la estructura de las comunidades.

BIBLIOGRAFÍA

- BURDON JJ, THRALL PH. Coevolution at multiple spatial scales: *Linum marginale* - *Melampsora lini* - from the individual to the species. *Evol Ecol.* 2000;14:261-281.
- BURDON JJ, THRALL PH, ERICSON L. The current and future dynamics of disease in plant communities. *Annu Rev Phytopathol.* 2006;44:19-39
- CURRIE CR, WONG B, STUART AE, SCHULTZ TR, REHNER SA, MUELLER E, *et al.*. Ancient Tripartite Coevolution in the Attine Ant-Microbe Symbiosis. *Science.* 2003;299:386-388.
- DARWIN CR. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Primera edición. Londres: John Murray; 1859.
- DARWIN CR. Cross-fertilizing papilionaceous flowers. *The Gardener's Chronicle and Agricultural Gazette*; 11 de agosto de 1866. p. 756.
- DARWIN CR. *The Variation of Animals and Plants under Domestication.* 1.ª ed. Londres: John Murray; 1868.
- DARWIN CR. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Quinta edición. Londres: John Murray; 1869.
- DEBARY A. *Die Erscheinung der Symbiose.* Straßburg: Verlag von Karl J. Trübner; 1879.
- DOUGLAS AE. *Symbiotic Interactions.* Oxford: Oxford University Press; 1994.
- EHRlich PR, RAVEN PH. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution.* 1964;18:586-608.
- FLOR HH. Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology.* 1942;32:653-659.
- FLOR HH. The complementary genic systems in flax and flax rust. *Adv Genet.* 1956;8:29-54.
- GOULD SJ. Art meets Science in The Heart of the Andes: Church Paints, Humboldt Dies, Darwin Writes and Nature Blinks in the Fateful Year of 1859. En: Gould SJ. *I Have Landed: the End of a Beginning in Natural History,* NY: Harmony Books, Random House; 2002. p. 90-112.
- HENIG RM. *A Monk and two Peas - the Story of Gregor Mendel and the Discovery of Genetics.* Londres: Phoenix; 2000.
- JANZEN D. When is it coevolution? *Evolution.* 1980;34:611-612.
- JOUSSELIN E, DESDEVEISES Y, COEUR D'ACIER A. Fine-scale cospeciation between *Brachycaudus* and *Buchnera aphidicola*: bacterial genome helps define species and evolutionary relationships in aphids. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2009;276:187-196.
- MARQUEZ LM, REDMAN RS, RODRIGUEZ RJ, ROOSSINCK MJ. A Virus in a Fungus in a Plant: Three-Way Symbiosis Required for Thermal Tolerance. *Science.* 2007;315:513-515.
- MIKHEYEV AS, MUELLER UG, ABBOT P. Cryptic sex and many-to-one coevolution in the fungus-growing ant symbiosis. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2006;103:10702-10706.
- MORAN NA, MCCUTCHEON JP, NAKABACHI A. Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annu Rev Genet.* 2008;42:165-190.

- MORAN NA, MCLAUGHLIN HJ, SOREK R. The Dynamics and Time Scale of Ongoing Genomic Erosion in Symbiotic Bacteria. *Science* 2009;323:379-382.
- MUNKACSI AB, PAN JJ, VILLESSEN P, MUELLER UG, BLACKWELL M, MCLAUGHLIN D J. Convergent coevolution in the domestication of coral mushrooms by fungus-growing ants. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2004;271:1777-1782.
- MODE CJ. A mathematical model for the coevolution of obligate parasites and their hosts. *Evolution.* 1958;12:158-165.
- NIKOH N, NAKABACHI A. Aphids acquired symbiotic genes via lateral gene transfer. *BMC Biol.* 2009;7:20.
- QUAMMEN D. *The Reluctant Mr. Darwin: an intimate portrait of Charles Darwin and the making of his theory of evolution.* NY: Atlas Books, W. W. Norton & Co.; 2006.
- RAGAN MA, MCINERNEY JO, LAKE JA. The network of life: genome beginnings and evolution. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2009;364:2169-2175.
- SACHS A. *The Humboldt Current: Nineteenth-Century Exploration and the Roots of American Environmentalism.* NY: Viking Penguin; 2006.
- THOMPSON JN. *The Coevolutionary Process.* Chicago: The University of Chicago Press; 1994.
- THOMPSON JN. The Raw Material for Coevolution. *Oikos.* 1999;84:5-16.
- THOMPSON JN. *The Geographic Mosaic of Evolution.* Chicago: The University of Chicago Press; 2005.
- THOMPSON JN. The Coevolutionary Web of Life. *Am Nat.* 2009;173:125-140.
- UEDA S, QUEK S-P, ITIOKA T, INAMORI K, SATO Y, MURASE, *et al.*. An ancient tripartite symbiosis of plants, ants and scale insects. *Proc R Soc Lond B Biol Sci.* 2008;275:2319-2326.
- ULLMANN A. Pasteur-Koch: Distinctive Ways of Thinking about Infectious Diseases -Linguistic misunderstandings along with genuine scientific differences over virulence and immunity drove the two geniuses apart. *Microbe.* 2007;2:383-387.
- VAN LOON LC, REP M, PIETERSE CMJ. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants. *Annu Rev Phytopathol.* 2006;44:153-162.
- VANDERPLANK JE. *Plant disease: epidemics and control.* Nueva York: Academic Press; 1964.
- WALLACE AR. On the Law Which Has Regulated the Introduction of New Species. *Annals and Magazine of Natural History.* 1855;16(S):20.

