

Almudena Zaragoza

***“Nuestra apreciación de lo importante y de lo accesorio, de lo grande y lo pequeño, asíéntase en un falso juicio, en un verdadero error antropomórfico.
En la Naturaleza no hay superior ni inferior ni cosas accesorias y principales.”***

Santiago Ramón y Cajal

Introducción.

El término “coevolución” se utiliza cuando hay una relación estrecha entre los ciclos biológicos de dos especies distintas. La explicación clásica de este proceso implica una adaptación mutua de ambas especies de forma gradual. Es decir, cada una de las especies a lo largo de la Evolución cambiaría algún rasgo de su fenotipo y la otra especie se adaptaría a este cambio, todo ello de forma azarosa, de manera que al final una especie no podría vivir sin la otra, ya que sus ciclos de vida estarían ligados. El ejemplo más conocido de coevolución lo



encontramos en los insectos y las plantas, por ejemplo en las orquídeas y los polinizadores: las estructuras florales de las orquídeas tienen la misma morfología del insecto que las poliniza y se alimenta de su néctar. Pero esta explicación clásica nos deja muchas preguntas sin contestar ¿cómo una planta puede desarrollar la morfología “exacta” de su insecto polinizador al azar? La misma definición de la palabra “azar” se contradice totalmente con esta pregunta, y más aún si pensamos que en el mundo hay 35.000 especies de orquídeas cada una con su insecto polinizador. ¿Tantas veces

ha estado el azar acertando en la morfología exacta del insecto? Pero la otra parte de la explicación es aún más desconcertante: *“es un proceso gradual, primero se adapta uno y luego el otro”*. Es decir, basándonos en el azar la planta formó un buen día de su vida una perfecta estructura floral donde un insecto podría entrar y asegurar la polinización, y el insecto otro buen día sufrió otro cambio que le permitió poder recolectar el néctar de la planta. O quizás fueron sufriendo cambios mutuos que al final permitieron la polinización. Entonces, sin polinización hasta que estos cambios surgieron ¿cómo se habría ido reproduciendo la planta hasta llegar a nuestros días?

Evolución histórica del término coevolución.

Los hexápodos son formas de vida que han suscitado siempre un gran interés a lo largo del tiempo. Los primeros estudios científicos serios sobre insectos datan de 1685, de la mano de J. Swammerdamii, en su libro *“Historia Insectorum Generalis”*, en el cual se insta a la utilización del microscopio para el estudio de los insectos, abriendo así una puerta al estudio detallado de la morfología de los mismos.

Por otra parte, la importancia de la relación de los hexápodos y su alimentación sobre las plantas, comenzó con la propuesta del botánico creador de la nomenclatura binomial K. Linnaeus (1707 -1778) y el primer especialista en entomología y su estudiante J. C. Fabricius

El Motor de la Coevolución entre Plantas e Insectos: Los Virus.

(1745-1808), que propusieron la utilización de la descripción de la morfología de las piezas bucales en la clasificación de los insectos, sobre la presencia o ausencia de alas. Ellos a su vez, se basaron en el trabajo de Maria Sibylla Merian (1647 – 1717) y su descripción de numerosos ciclos de insectos tropicales ligados a plantas (ver Grimaldi & Engel, 2005).

Ya en 1859, Darwin publicó en su libro “El origen de las especies” su opinión de cómo habían evolucionado las plantas y los insectos en el capítulo: “Ejemplos de la acción de la selección natural o supervivencia de los más adecuados”, su visión fue la siguiente:



“Ciertas plantas segregan un jugo dulce, al parecer, con objeto de eliminar algo nocivo de su savia; esto se efectúa, por ejemplo, por glándulas de la base de las estipulas de algunas leguminosas y del envés de las hojas de laurel común. Este jugo, aunque poco en cantidad, es codiciosamente buscado por los insectos, pero sus visitas no benefician en modo alguno a la planta. Ahora bien: supongamos que el jugo o néctar fuera segregado por el interior de las flores de un cierto número de plantas de una especie; los insectos, al buscar el néctar, quedarían empolvados de polen y con frecuencia lo transportarían de una flor a otra; las flores de dos individuos distintos de la misma especie quedarían así cruzadas”.

Este caso imaginario de Darwin, propone que las plantas que presentasen un carácter beneficioso como el néctar en las flores, serían las que se reproducirían gracias a la polinización de los insectos.

Pero entonces, si sólo las plantas con néctar se reproducen ¿por qué el resto de grupos de plantas sin flores o con otros tipos de polinización como las pináceas o los helechos siguen existiendo sin problemas? ¿Y cómo explica la existencia del resto de insectos no polinizadores que han coevolucionado con las plantas, dando lugar a fenómenos de mimetismo o cripsis?

El término **coevolución** como tal, fue acuñado por primera vez por Ehrlich & Raven (1964) para explicar las interacciones entre dos grupos de organismos con estrechas relaciones ecológicas entre sí, las plantas y los herbívoros, poniendo como ejemplo numerosas especies de mariposas y plantas de todo el mundo. Esta evolución común entre ambos grupos de organismos, está basada en la elección por parte de las mariposas de determinadas especies de plantas como alimento, lo que supondría una afinidad bioquímica entre la planta y el fitófago correspondiente, que habría dado lugar a la multitud de casos de parecido fenotípico entre las plantas y las mariposas que de ellas se alimentan. Es curioso destacar, que Ehrlich & Raven (1964) definían estas estrechas interacciones evolutivas entre organismos, como *“interacciones con un mínimo o ausente intercambio genético”*. El hecho de que admitieran que pudiese haber un mínimo intercambio genético entre ambas especies, ha sido desechado totalmente por la visión Darwinista del proceso (ver Fontúrbel, 2002).

El Motor de la Coevolución entre Plantas e Insectos: Los Virus.

Pero lo cierto es, que algunos autores como el entomólogo francés Rémy Chauvin (1997), han cuestionado mucho las descripciones tan simplistas que se han dado para explicar hechos como el de la planta de la pasionaria, que desarrolla estructuras florales que imitan los huevos de la mariposa *Helicornis*, para evitar que ésta, deposite sus huevos en las inmediaciones de las flores de la misma. Este ejemplo es sólo uno, de los muchos casos de interacciones planta insecto con resultados de parecidos fenotípicos sorprendentes, que hacen difícil el apoyar una selección continuada al azar y posterior adaptación de la pasionaria, con la mariposa que la poliniza y se alimenta de ella.



Alejándonos de visiones simplistas y atendiendo a procesos biológicos naturales, la forma más razonable de explicar cómo una planta o un insecto pueden expresar rasgos fenotípicos del individuo con el que interactúa, es albergando en su genoma los genes necesarios que permitan expresar ese fenotipo. Y el hecho de que los posean, se debe al intercambio genético entre ambos, mediado por virus; intercambio que además ha estado sucediendo a lo largo de toda su historia evolutiva.

Insectos, virus y plantas: juntos, desde el principio de su existencia.

Las primeras plantas, aparecieron en el medio terrestre en el Ordovícico, entre los 490-443 millones de años y las primeras evidencias fósiles de insectos, poseen una antigüedad de entre 420-410 millones de años, es decir, son de los primeros animales terrestres que existieron junto con otros artrópodos como los miriápodos y los arácnidos que existen desde el Silurico, 443-414 millones de años (Jolivet, 1998; Grimaldi & Engel 2005). Actualmente hay aproximadamente un millón de especies de insectos nombradas en el mundo, aunque su número se estima en 5 millones de especies, siendo uno de los grupos animales de los que mayor cantidad de especies nuevas son descubiertas cada año por los científicos, se estima que desde la publicación en 1758 del libro *Systema Naturae* de Linneo, se han descrito 3500 especies nuevas al año y en las últimas décadas la cifra ha ascendido a 7000 anuales. Además, es el grupo de eucariotas con mayor diversidad existente en la Tierra (Brusca & Brusca, 2005).

Por detrás de los insectos, la mayor diversidad eucariota la encontramos en el conjunto de las plantas vasculares, de las que hay descritas aproximadamente 248.400 especies (Grimaldi & Engel, 2005).

Esta gran diversidad y el hecho de que ambos grupos de animales lleven juntos aproximadamente desde el principio de su existencia, son pruebas del gran éxito evolutivo de ambos conjuntos de organismos y hace muy probable la posibilidad del intercambio genético entre ambos, si tenemos en cuenta que los últimos estudios sobre la diversidad de los virus en los medios terrestres, apuntan a una cifra que sobrepasa los mil millones de partículas virales por gramo de suelo (Williamson et al., 2004) y que la antigüedad de los virus, está datada en más de 3.500 millones de años con la misma aparición de las primeras células (Vega & Rivera, 2001). Siendo consecuentes con estos datos, los virus, han estado presentes en la historia evolutiva de todos los seres vivos, por lo que ya habrían estado insertándose en los genomas

El Motor de la Coevolución entre Plantas e Insectos: Los Virus.

de sus huéspedes, puesto que como sabemos es su forma de sobrevivir, desde mucho antes de la aparición de los primeros insectos y plantas. Esto, lleva a la conclusión de que genomas virales ya formaban parte de los insectos y de las plantas primitivas, que poblaron los primeros ecosistemas terrestres. Y que las transferencias de material genético entre plantas e insectos mediada por virus, ha teniendo lugar desde hace aproximadamente 400 millones de años, lo que explicaría enigmas tales como que el insecto *Phyllium bioculatum* (Gray, 1832) tenga la morfología idéntica de una hoja, mostrando en su cutícula hasta la misma forma de las inervaciones foliares, de la planta de la que se alimenta y con la que se mimetiza, sin ser un insecto polinizador.



El papel de la fitofagia en el transporte y transmisión de virus entre plantas e insectos.

Está estimado, que la mitad de los insectos conocidos son fitófagos (Grimaldi & Engel, 2005) y que las transmisiones de los virus que infectan a las plantas se producen principalmente por la acción de los insectos que se alimentan de ellas (Vega & Rivera, 2001). Además, las evidencias fósiles indican, que tan pronto como los artrópodos colonizaron la tierra, comenzaron a alimentarse de las plantas que tenían a su alcance (Jolivet, 1998). Por lo que la fitofagia tiene un papel esencial en la coevolución entre plantas e insectos. Un ejemplo de esta afirmación, se refleja en el estudio realizado por Ehrlich & Raven (1964) de numerosas especies de Lepidópteros y su alimentación, la cual engloba un gran número de plantas, tanto gimnospermas como angiospermas; y destaca, que la variedad de alimento escogido por estos insectos, ha establecido los patrones de evolución de ambos grupos de organismos y ha provocado la radiación evolutiva.

En la mayoría de los casos, los virus son transportados en las piezas bucales de los insectos fitófagos mediante interacciones específicas entre las proteínas virales y las proteínas de la epicutícula del tegumento del insecto, sin llegar entrar en las células ni en el sistema circulatorio del mismo, aunque existen virus que sí lo hacen, por estar asociados al sistema salivar del insecto (Gray & Banerjee, 1999).

Por otro lado los virus presentes en las plantas, pueden ser transmitidos en forma de partículas virales a través de la succión de floema de las mismas por parte de los insectos que de ellas se alimentan, o bien por punciones realizadas por ellos en las células epidérmicas y del mesohilo de la planta y además en este caso particular, el virus porta una proteína no estructural, que posee un dominio específico de unión con el estilete del insecto fitófago, que se está alimentando de la planta. Y de esta manera el virus circula entre las plantas y los insectos de la zona (Palacios et al., 2002).

Hay que tener en cuenta, que las punciones en las plantas y posterior succión de los líquidos internos de la misma mediante piezas bucales tipo estilete, es la forma más primitiva de alimentación en insectos y era la más común durante el Paleozoico (Jolivet, 1992), por lo que estas estrategias tan elaboradas de los virus para unirse a proteínas de las piezas bucales,

El Motor de la Coevolución entre Plantas e Insectos: Los Virus.

probablemente ya existiesen desde el inicio de los primeros fitófagos y fuesen perfeccionándose a lo largo de millones de años.

Mecanismos genéticos de cooperación de virus, insectos y plantas.

Los virus han desarrollado toda una serie de mecanismos específicos para convivir con los insectos y evadir sus defensas (Gray & Banerjee, 1999) y a su vez, las plantas poseen su propio sistema regulador de la cantidad de partículas virales que circulan por sus tejidos (Byung-Chun Yoo et al., 2004). Estos mecanismos de cooperación, se han desarrollado y perfeccionado, para favorecer la existencia de todos los cooperantes implicados.

Un ejemplo de la complejidad de las interacciones “virus-insecto” lo encontramos en las avispas parásitas de lepidópteros, que han sido el objeto de numerosos estudios en los últimos años por su relación con la transmisión de virus a plantas (Gray et al, 2007) y en ellas, se han descubierto mecanismos muy complejos de asociación con virus.

Algunas especies de avispas de las familias *Braconidae* y *Ichneumonidae*, son portadoras del *Campoletis sonorensis polydnavirus*, que está integrado en su genoma y se replica en los oviductos de las mismas. Este virus, es imprescindible para que la avispa pueda parasitar los huevos de las mariposas y llevar a cabo su reproducción.

Durante su ciclo biológico, este virus, es capaz de producir por recombinación génica las secuencias necesarias, que flanquearán su material genético, dentro del genoma del huésped. Esta interacción del virus con el insecto, se ha descrito como una **asociación mutualista** (Cui & Webb, 1997) ya que gracias al virus el sistema inmune del lepidóptero que es parasitado, queda suprimido y el embrión de la avispa puede entonces desarrollarse (Whitfield, 2002).

Pero lo mismo sucede con el *Glycopanteles indiensis polydnavirus*, que es imprescindible para que el parasitismo de los estadios larvarios de los lepidópteros, se lleve a cabo por la avispa *Glycopanteles indiensis*. Además, en este último estudio realizado por Chen y Gundersen-Rindall (2003) se reveló que la morfología y la organización genética del virus, estaba estrechamente relacionada con su propia perpetuación, a través de su transmisión de la avispa al embrión de lepidóptero.

Las interacciones cooperativas insecto-virus pueden complicarse aún más, en la misma familia *Braconidae*, la avispa *Schizaphis graminum*, porta en su genoma las secuencias dos virus diferentes: el *Barley yellow dwarf virus- PAV* y *Cereal yellow dwarf virus-RPV*. La transmisión de ambos virus es independiente ya que está regulada por múltiples loci dentro del conjunto de genes de la avispa. Pero ambos virus son transmitidos mediante la glándula salivar accesoria del insecto (Gray et al., 2007).



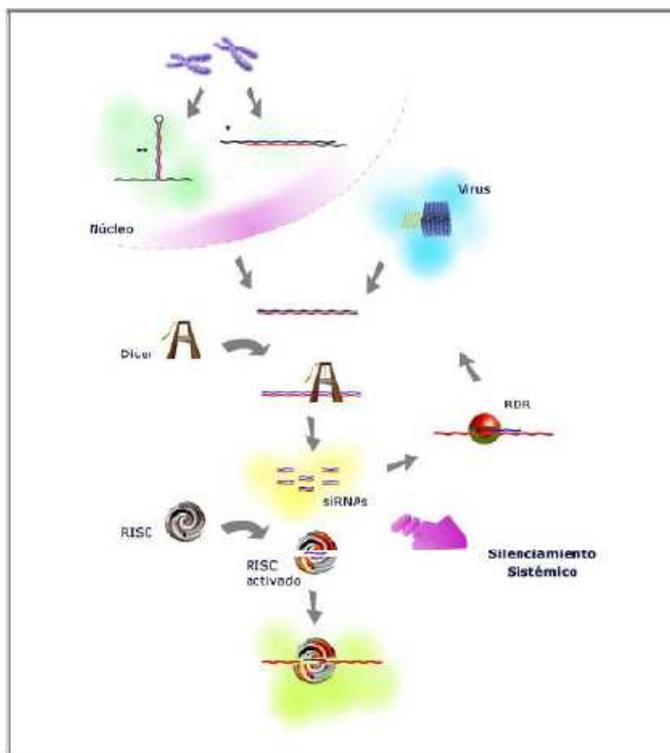
El origen de estos virus y las avispas parásitas está datado en el Cretácico con unos 73.7 millones de años de edad, lo que hace pensar que si estas estrategias tan elaboradas son tan antiguas en tiempo geológico y a su vez tan exitosas evolutivamente hablando, se podría

El Motor de la Coevolución entre Plantas e Insectos: Los Virus.

extrapolar su existencia al resto de procesos de coevolución, sin dejar de tener en cuenta las particularidades de cada grupo de insectos, portadores de sus respectivos virus.

Como hemos visto en el apartado anterior, los virus que portan estas avispas pueden transmitirse a las células vegetales en el momento en el cual las larvas de estas avispas parásitas eclosionan. Ya que en ese instante, comienzan a alimentarse de la planta sobre la que los huevos se hallaban, poniendo en contacto al virus con los tejidos vegetales.

En su interacción con plantas, los virus pueden inducir en ellas un sistema de control de partículas virales, mediante un proceso llamado Silenciamiento de RNA o silenciamiento génico posttranscripcional, mediante el cual, se sintetizan pequeñas moléculas de RNA, o microRNAs, que sirven de guía a complejos proteicos efectores, que promueven la degradación de RNAs virales, mediante el reconocimiento de su secuencia, por lo que la misma información genética del virus es utilizada por la planta para el control del número de partículas virales circulantes, de manera que se establece un equilibrio entre el virus y la planta, para que ambos puedan sobrevivir (Yoo et al., 2004; Barajas et al., 2005).



El silenciamiento por RNA es un mecanismo de defensa antiviral que poseen las plantas, que facilita la regulación del número de partículas virales en el sistema circulatorio de la planta.

Aún así, este mecanismo no siempre evita la infección viral. Su descubrimiento, según el departamento de Biología de Plantas del (CSIC), fue un “inconveniente fortuito para la expresión de transgenes en plantas” (Barajas, et. al, 2005).

Implicaciones de estos procesos en el desarrollo embrionario.

Tras todos estos mecanismos de cooperación revisados, quizás el que más relevancia tenga con respecto a la coevolución conjunta de los insectos y las plantas, sean las implicaciones de los virus en la **modificación del desarrollo embrionario de los distintos organismos**.

La enfermedad del Mal del Río Cuarto, ataca a los cultivos de maíz en Argentina y es transmitido por el insecto *Dephacodes kuscheli* que es un vector del virus también llamado Mal del Río Cuarto virus. Se ha demostrado, que los insectos que adquirieron el virus en el primer estadio de ninfa, poseían un notable aumento de la capacidad de transmisión del virus y de la

El Motor de la Coevolución entre Plantas e Insectos: Los Virus.

disminución de su periodo de latencia, en comparación con las ninfas que portaban el virus en estadios ninfales más avanzados (Arneodo et al., 2005).

Por lo que virus adquiridos en estadios tempranos del desarrollo del insecto poseen una mayor capacidad de completar su ciclo biológico. Si a este aspecto añadimos que procesos como el del silenciamiento génico de producción de microRNAs, inducido por virus en plantas, regula la expresión de multitud de genes en gran variedad de organismos eucariotas en momentos clave del desarrollo. Y que la producción de estos mRNAs, ha contribuido a la evolución de las secuencias que codifican para los RNAm de todos los metazoos (Bartel & Chen, 2004). Los cambios de morfología (que favorecieron estos parecidos entre insectos y plantas), no habrían sido al azar ni de forma gradual, sino cambios grandes en varios individuos a la vez, puesto que si no la reproducción entre ellos hubiera sido inviable. Y además estos cambios se sucedieron durante el desarrollo embrionario.

Y así quedaría explicado el motivo de que tantos insectos y plantas posean fenotipos, procesos fisiológicos, relaciones ecológicas y ciclos biológicos tan estrechamente unidos y con increíbles parecidos de tal modo, que ni plantas, ni insectos, ni virus, existirían unos sin los otros.

Referencias Bibliográficas.

1. Arneodo, J., Guzmán, F., Ojeda, S., Ramos, M. L., Laguna, I., Conci, L. & Truol, G. (2005). Transmisión del *Mal de Río Cuarto virus* por ninfas de primer y tercer estadio de *Dephalocodes kuscheli*. *Pesquería agropecuaria brasiliana* 40:2, 187-191.
2. Barajas, D., Atencio, F. A., Tenllado, F. & Díaz.Ruiz, J. R. (2005). Silenciamiento por RNA: de la regulación de la expresión génica a la defensa antiviral. *Biojournal* 4. 7pp. www.biojournal.net
3. Bartel, D. P., & Chen, C. Z. (2004). Micromanagers of gene expression: the potentially widespread influence of metazoan MicroRNAs. *Nature* 5, 396-400. www.nature.com
4. Brusca, R. C. & Brusca G. J. (2005). *Invertebrados*. McGraw-Hill Interamericana de España, S.A.U., Madrid.1005pp.
5. Chauvin, R., (1997). *Darwinismo El Fin de un Mito*. Espasa Calpe, S.A., Madrid. 329 pp.
6. Chen, Y. P. & Gundersen-Rindall, D. E. (2003). Morphological and genomic characterization of the polydnavirus associated with the parasitoid wasp *Glyptapanteles indiensis* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of General Virology* 84, 2051-2060.
7. Cui, L. & Webb, B. A. (1997). Homologous Sequences in the *Campoletis sonorensis* Polydnavirus Genome Are Implicated in Replication and Nesting of the W Segment Family. *Journal of Virology* 71:11, 8504-8513.
8. Darwin, C. (1859). *El origen de las especies*. Alianza Editorial, S.A., 2003 Madrid. 672pp.
9. Ehrlich, P. R., Raven, P. H. (1964). Butterflies and Plants: a study in Coevolution. *Evolution* 18, 586-608.
10. Fontúrbel, F. (2002). Rol de la coevolución planta-insecto en la evolución de las flores cíclicas en las angiospermas. *Ciencia Abierta* 17.
11. Gray, S. M. & Banerjee, N. (1999). Mechanisms of Artropod Transmission of Plant and Animal Viruses. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 63:1, 128-148.

El Motor de la Coevolución entre Plantas e Insectos: Los Virus.

12. Gray, S. M., Caillaud, M. C., Burrows, M. & Smith, D. M. (2007). Transmission of two viruses that cause Barley Yellow Dwarf is controlled by different loci in the aphid, *Schizaphis graminum*. *Journal of Insect Science* 7:25. 15pp. www.insectscience.org
13. Grimaldi, D., & Engel, M. S. (2005). *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, New York. 755 pp.
14. Hoy, M. A. (2003). *Insect Molecular Genetics. An introduction to Principles and Applications*. Academic Press, United States of America, 544 pp.
15. Jolivet, P. (1992). *Insects and plants: Parallel evolution and adaptations*. Sandhill Crane Press, Florida. 309pp.
16. Palacios, I., Drucker, M., Blanc, S., Leite, S., Moreno, A. & Fereres, A. (2002). Cauliflower mosaic virus is preferentially acquired from phloem by its aphid vectors. *Journal of General Virology* 83, 3163-3171.
17. Vega, J. C. & Rivera, R. (2001). Los virus: cómplices para descifrar procesos moleculares en plantas. *Avance y Perspectiva* 20, 349-355.
18. Whitfield, J. B. (2002). Estimating the age of the polydnavirus_braconid wasp symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99:11, 7508-7513. www.pnas.org
19. Williamson, K. E., Radosevich, M. & Wommack, K. E. (2005). Abundance and Diversity of Viruses in Six Delaware Soils. *Applied and Environmental Microbiology* 71:6, 3119-3125.
20. Yoo, B. C., Kragler, F., Varkonyi-Gasic, E., Haywood, V., Archer-Evans, S., Lee, Y. M., Lough, T. J. & Lucas W. J. (2004). A Systemic Small RNA Signaling System in Plants. *The Plant Cell*. 22pp. www.aspb.org