



Ciencia Ergo Sum

Universidad Autónoma del Estado de México

ergo_sum@uaemex.mx

ISSN (Versión impresa): 1405-0269

MÉXICO

2005

Hermilo Sánchez Sánchez

COEVOLUCIÓN GENÉTICA DE LA INTERACCIÓN PARÁSITO-HOSPEDERO

Ciencia Ergo Sum, julio-octubre, año/vol. 12, número 002

Universidad Autónoma del Estado de México

Toluca, México

pp. 144-148



Coevolución genética de la interacción parásito-hospedero

Hermilo Sánchez Sánchez*

Recepción: 27 de septiembre de 2004

Aceptación: 29 de marzo de 2005

*Centro de Investigación en Recursos Bióticos,
Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma
del Estado de México

Teléfono: (01722) 2 96 55 53

Correo electrónico: hss@uaemex.mx

Resumen. La evolución de la interacción parásito-hospedero es un proceso dinámico que implica cambios en la composición genética de las especies involucradas. Los cambios pueden observarse en los genes de los individuos mediante el modelo gen por gen, o en la estructura genética de la población mediante el modelo del mosaico geográfico.

Palabras clave: coevolución, gen, hospedero, parásito.

Genetic Co-evolution of Parasite-host Interaction

Abstract. The evolution of parasite host interaction is a dynamic process that gives rise to changes in the genetic composition of the species involved in such an interaction. Changes can be observed at the levels of the genes of the individuals through a gene-for-gene model or, at the level of the genetic structure of the population, through the geographic mosaic model.

Key words: Coevolution, gene, host, parasite.

Introducción

Distintas definiciones ha recibido el concepto de coevolución, todas ellas han servido como marco para circunscribirlo. Cualquiera que analicemos involucra condiciones de especificidad, reciprocidad y simultaneidad.

Una definición corta de coevolución se refiere a los “cambios recíprocos en especies interactuantes” (Thomson, 1982). A pesar de su generalidad, implica que cualquier modificación recíproca en cualquier nivel genera coevolución. Por ejemplo, los cambios genéticos que pueden ocurrir en dos o más especies interactuantes involucran un fenómeno de coevolución (Futuyma y Slatkin, 1983).

El interés de este trabajo es el análisis de la dinámica genética de la coevolución de interacciones entre pares de especies, particularmente de la interacción parásito-hospedero.

Para ello se plantean dos puntos de vista de la coevolución en la interacción parásito-hospedero basados en la dinámica genética, que en orden jerárquico son: la coevolución gen por gen y la coevolución de la estructura genética (coevolución del mosaico geográfico) (Dybdahl y Lively, 1996); que se analizarán a continuación.

1. Coevolución gen por gen

De las perspectivas de coevolución entre las especies de parásitos y hospederos, algunas incluyen adaptación recíproca y otras una combinación de adaptación y especiación. Una propuesta que ha tenido un gran efecto en el estudio de la evolución de interacciones entre parásitos y hospederos es la hipótesis de Ehrlich y Raven (1964), la cual propone que la evolución de la defensa y contradefensa de las

interacciones entre parásitos y hospederos puede conducir a la radiación de especies a través de un proceso de coevolución entre el escape y la radiación.

Otra propuesta es la coevolución gen por gen. Algunos estudios como el de Flor (1971), en cultivos de lino, y el de Haldane (1949) muestran que muchos polimorfismos de plantas se mantienen por interacciones con parásitos que no necesariamente los conducen a una selección direccional.

El concepto de coevolución gen por gen es el principal y más simple modelo para la investigación en la evolución de la resistencia de hospederos contra parásitos (Thomson y Burdon, 1992).

La propuesta consiste en que el cambio recíproco dentro de una población local se maneja solamente por la evolución de genes dominantes. Más explícitamente, los modelos genéticos de coevolución están basados en el supuesto de que los genes dominantes de una población dirigen el proceso coevolutivo.

La defensa y contradefensa manejadas por los genes dominantes pueden generar polimorfismos, y seguramente pueden producir en la coevolución una dinámica algo diferente de la 'carrera armamentista' dirigida solamente por selección.

La idea de la genética de la coevolución entre pares de especies consiste en que las interacciones están dirigidas del todo o en un alto grado por genes dominantes. Las dos formas de interacción que parecen ser las mejores para mostrar el efecto de genes dominantes son la coevolución gen por gen entre parásitos y plantas, y la evolución del mimetismo batesiano y mülleriano.

Los genes del hospedero y del parásito se conocen como genes de correspondencia. La hipótesis de la coevolución gen por gen está basada en el punto de vista de que por cada gen causante de la resistencia en un hospedero hay un gen correspondiente a la virulencia del parásito. De acuerdo con esta hipótesis, una reacción de resistencia o compatibilidad depende tanto de la presencia de un gen para la resistencia (R) en el hospedero como del correspondiente gen para la virulencia (V) en el parásito.

Uno de los modelos moleculares mejor soportados y propuestos para explicar las interacciones gen por gen es el "inductor-receptor" de Kenn (1990). Ejemplifica que las plantas con un gen R adecuado tienen un receptor que reacciona a la presencia de un producto genético particular emitido por parásitos (la carrera específica inductor) con el correspondiente gen V . El inductor es alguna sustancia producida por el parásito, probablemente como resultado de su metabolismo normal, el cual en el hospedero se reconoce por tener un receptor apropiado. En contraste, la evolu-

Tabla 1. Compatibilidad esperada entre genotipos homocigos de un locus simple en la interacción gen por gen (tomado de Thomson y Burdon, 1992).

Genotipo del parásito	Genotipo del hospedero	
	RR	rr
VV	Incompatible	Compatible
Vv	Compatible	Compatible

Nota: R es un gen dominante del hospedero que le confiere resistencia contra el parásito, en contraste r es un gen recesivo que confiere susceptibilidad. V es un gen dominante del parásito que le confiere avirulencia y v es un gen recesivo que le confiere virulencia.

ción de la virulencia del parásito consiste en producir una respuesta incompatible a través de una nueva mutación, la cual permite escapar al reconocimiento por el hospedero.

La combinación de homocigos de hospederos y parásitos da tres resultados compatibles y uno incompatible, como puede verse en la tabla 1. Un gen de virulencia de un parásito no puede ser detectado si el hospedero carece del gen de resistencia correspondiente. De manera similar, un gen de resistencia del hospedero no puede ser detectado si el parásito carece del gen de virulencia correspondiente (Thomson y Burdon, 1992).

1.1. Consecuencias de la coevolución gen por gen

La coevolución gen por gen puede influir en la dinámica evolutiva de otros niveles de interacciones entre especies. Por ejemplo, las interacciones entre parásitos y sus hospederos (planta-patógeno) pueden ser las más comunes para explicar procesos de coevolución gen por gen.

Se ha observado que las plantas cultivadas han logrado contrarrestar la virulencia de algunos parásitos mediante genes simples de resistencia, lo cual puede verse como una consecuencia práctica de las interacciones gen por gen.

Los modelos de interacciones gen por gen en la agricultura están enfocados algunas veces a explicar cómo la selección natural favorecerá aumentando la virulencia en poblaciones locales de patógenos o insectos. Estudios recientes sugieren que la dinámica y evolución de estas interacciones está algunas veces dirigida por el flujo de genes a grandes distancias; los registros genéticos confirman que algunas epidemias en los cultivos son causadas por la dispersión de uno o dos clones en grandes áreas.

Los efectos de la coevolución gen por gen se han explorado con poco detalle, algunos como aspectos epidemiológicos de la estructura poblacional o como aspectos de subdivisión de poblaciones. El modelo de Hassell *et al.* (1991) proporciona algunas ideas de cómo la estructura de una metapoblación puede influir en el mantenimiento y dinámica del polimorfismo, ya que sus resultados indican que la estructura de una metapoblación podría permitir la persistencia regional de interacciones que son localmente inestables.

2. Modelo de coevolución del mosaico geográfico

Un modelo más complejo para la investigación de la evolución de las interacciones entre parásitos y hospederos es el del mosaico geográfico (Thomson, 1994).

A diferencia del modelo de la coevolución gen por gen, el del mosaico geográfico sugiere un proceso de coevolución mucho más dinámico, basado en interacciones recíprocas entre poblaciones locales. Específicamente el modelo incorpora como parte del proceso coevolutivo la falta de coevolución aparente en la interacción entre un par de poblaciones locales y la falta de congruencia en la distribución de las especies pares o grupos de especies. Thomson (1994) enlista los supuestos a partir de los que construye la teoría del mosaico geográfico.

a) Los resultados de las relaciones interespecíficas comúnmente difieren entre poblaciones. Son una combinación de los efectos de las variaciones ambientales, genéticas y de la estructura demográfica de las poblaciones, además del contexto de la comunidad en la cual las interacciones ocurren.

b) Como consecuencia de las variaciones, la interacción entre poblaciones evoluciona de manera diferencial. Puede afectarse la evolución de algunas poblaciones de manera distinta, y en otras puede no haber ningún efecto.

c) Las poblaciones muestran diferencias en la magnitud de especialización. Algunas poblaciones pueden manifestar alta especialización y coevolucionar localmente con una de las especies con las que interactúan, otras pueden especializarse con una especie diferente y algunas otras pueden coevolucionar simultáneamente con especies múltiples.

d) Las diferencias en la especialización entre poblaciones produce un mosaico geográfico de las interacciones. Este mosaico hace posible que la evolución de una especie sea el resultado de la coevolución con ciertas especies, aun cuando poblaciones individuales muestren especialización con una o dos especies.

e) El flujo genético entre poblaciones y la extinción de algunos demos construyen el mosaico geográfico de coevolución, reflejado en las adaptaciones y los patrones de especialización de las poblaciones. Esto muestra que los caracteres que evolucionan temporalmente en poblaciones locales podrían tener grandes efectos en la coevolución entre un par o grupo de especies o contribuir poco en la evolución de otras poblaciones.

f) El resultado es un cambio continuo del patrón geográfico de coevolución entre dos o más especies. La mayoría

Por cada gen causante de la resistencia en un hospedero hay un gen correspondiente a la virulencia del parásito.

de los procesos dinámicos de coevolución no necesariamente son el resultado de una serie de escalamientos de adaptación y contradaptación que fijan caracteres dentro de las especies.

Las diferencias en la distribución espacial de las poblaciones que interactúan juegan un papel determinante en

el patrón geográfico de coevolución. Por ejemplo, la distribución espacial del parásito está determinada por la distribución de su hospedero (Mulvey *et al.*, 1991). La alta especificidad de la interacción plantea el supuesto de congruencia de distribución espacial de los taxa. Otro factor determinante en el patrón geográfico de coevolución es la demografía de las especies interactuantes. Los estudios de interacción parásito-hospedero han demostrado que la adecuación del primero depende de las densidades poblacionales de su hospedero (Roughgarden, 1976). No obstante, el potencial de parasitismo es un carácter dependiente de la susceptibilidad del hospedero.

Finalmente, la estructura genética del hospedero y del parásito es también determinante del patrón geográfico de coevolución. El desarrollo de estrategias de adaptación tanto de parásitos como de hospederos depende de la interacción entre la variación y la estructura genética de los taxa (Dybdahl y Lively, 1996).

Debido a que la interacción de poblaciones de distintas especies puede ocurrir en la estructura geográfica, demográfica y genética, el nivel de interacción suele ser más complejo en relación con el modelo de coevolución gen por gen y generar diferencias en la coadaptación y especialización temporal entre las especies o grupos de especies.

3. El patrón geográfico y la estructura genética

3.1. Estructura genética poblacional

Una población en el sentido genético y evolutivo es un grupo de individuos que se reproducen entre sí y coexisten en el mismo tiempo y espacio (Hedrick, 2000).

La población muestra continuidad a través del tiempo por la interconexión reproductiva entre las generaciones y tiene unidad espacial por el entrecruzamiento de los individuos. La genética de una población se refiere no sólo a la constitución genética de los individuos, sino también a la transmisión de los genes de una generación a la siguiente.

En la transmisión de las características, los genotipos de los padres se disocian y un nuevo grupo de genotipos se constituye en la progenie con los genes transmiti-

dos por los gametos. Los genes llevados por la población en esta forma tienen continuidad de generación a generación, pero no los genotipos en los cuales aparecen (Falconer, 1986).

La constitución genética de los individuos en la naturaleza nunca es idéntica. La variación genética que manifiestan describe un patrón espacial y temporal conocido como estructura genética. La estructura genética de una población no es constante y se modifica continuamente al cambiar la composición de una población, lo cual ocurre muy lentamente a través del “tiempo evolutivo” (Roughgarden, 1976).

La estructura genética de una población puede describirse por medio del arreglo de las frecuencias génicas, las cuales se refieren a la especificación de los alelos en cada locus y los números o proporciones de los diferentes alelos en cada locus.

Las frecuencias génicas en un locus particular dentro de un grupo de individuos se pueden determinar a partir del conocimiento de las frecuencias genotípicas.

Diversos factores ecológicos o etológicos causan división de la población en unidades pequeñas; la conexión genética entre las unidades dependerá principalmente de la cantidad de migración genéticamente efectiva que existirá entre los subgrupos. Un fenómeno de intercambio de información genética sucede a través del flujo génico.

3.2. Mosaico geográfico de la estructura genética de las poblaciones

Una población está genéticamente estructurada si tiene subpoblaciones espacialmente localizadas, en las cuales se presenta deriva génica, o bien, si los apareamientos no ocurren al azar a través de toda la población, o si la migración no tiene iguales probabilidades en la totalidad de la población (Falconer, 1986).

Además de una estructura genética propia, las subpoblaciones presentan una estructura espacial y temporal, que pueden cambiar como consecuencia de los cambios sistemáticos en el tamaño de la población o en el estado de subdivisión por efectos ambientales.

Las diferencias genéticas forman un mosaico geográfico en la población, lo cual muestra a las subpoblaciones como una población fragmentada en unidades colectivas más pequeñas o grupos pequeños semiaislados denominados “demes” (Krebs, 1972). Los modelos geográficos que pueden describir las subpoblaciones a partir de su estructura genética poblacional son principalmente cuatro: a) modelo

de unidad panmíctica, b) modelo de subpoblación discreta, c) modelo de aislamiento por distancia y d) modelo de salto en piedra (*stepping stone*) (Wright, 1969).

El proceso de coevolución puede estar influido por la división de poblaciones, el patrón espacial de selección y el flujo génico. De esta forma, en la coadaptación parásito-hospedero, es fundamental la interacción entre la variación y la estructura genética de los taxa, de tal forma que la estructura genética poblacional puede verse afectada por la presencia del parásito; análogamente, la estructura genética poblacional del parásito puede estar condicionada por la de su hospedero.

Los estudios de interacción parásito-hospedero, explicados por la variación y la estructura genética de los taxa, han demostrado que la adecuación de cada genotipo depende de las densidades poblacionales y la composición genética de ambas especies interactuantes (Roughgarden, 1976), cada especie cambia en composición genética como respuesta al cambio genético de la otra (Price, 1980; Dybdahl y Lively, 1996).

Los estudios de interacciones explicados por la variación y la estructura genética de los taxa ayudan a extender procesos de selección natural; por ejemplo, si alguno de los taxa se ve afectado por la presencia del otro, entonces el afectante actúa como factor de selección. Por otra parte, las interacciones también se reflejan en la dinámica de poblaciones mediante efectos en sobrevivencia, mortandad, calidad de individuos e historias de vida.

3.3. Coevolución de las estructuras genéticas de parásitos y hospedero

El resultado de la evolución de la interacción parásitos-hospedero podría describir modelos paralelos de las estructuras genéticas de las poblaciones si existe una correlación entre las distancias genéticas, o bien, si las estructuras de cada población corresponden al mismo mosaico geográfico.

Un elemento importante para el proceso coevolutivo es el flujo génico. Una población parásita puede volverse altamente estructurada con poco flujo génico entre poblaciones o razas huéspedes (Dybdahl y Lively, 1996); un alto flujo génico entre la población parásita tiende a contrarrestar adaptaciones locales y expone a los parásitos a un mosaico de selección. Mas aún, los altos niveles de flujo entre la población parásita puede también dispersar características adaptativas y restaurar la variación que se pierde por extinción recurrente de poblaciones locales en una metapoblación (Frank, 1993).

Las diferencias genéticas
forman un mosaico geográfico
en la población.

3.4. Evidencias de la coevolución de las estructuras genéticas de parásitos y hospederos

Son pocas las evidencias actuales que hacen referencia a la coevolución de las estructuras genéticas de parásitos y hospederos; algunas de las más recientes son las de Mulvey *et al.* (1991), quienes reportan que han encontrado variación espacial significativa del flujo génico tanto para hospederos como para parásitos. Las relaciones entre las distancias genéticas de la población de hospederos y parásitos no fueron concordantes (no mostraron patrones similares). Sin embargo, esto no significa que la estructura poblacional del parásito no pueda ser un reflejo de la historia de vida y de las características genéticas del hospedero (Dybdahl y Lively, 1996).

El hospedero representa un recurso espacial y temporalmente variable, lo que confiere una flexibilidad evolutiva para las especies de parásitos, y de esta forma, la estructura poblacional podría ser la de una especie dividida en grupos con poco flujo génico entre poblaciones locales (Price, 1980).

Por otra parte, Dybdahl y Lively (1996) encontraron que las distancias genéticas entre parásitos mostraron correlación con las distancias genéticas de sus hospederos, y las distancias genéticas entre ambos, hospederos y parásitos, estuvieron correlacionadas con las distancias entre los lagos (salto en piedra). El alto flujo génico de los parásitos podría ayudar a reintroducir continuamente diversidad genética en poblaciones locales donde la fuerte selección puede de cual-

quier forma aislar a las 'razas de hospederos'. Además, el flujo génico de los parásitos puede facilitar la dinámica coevolutiva que confiere una ventaja para la reproducción sexual por reestablecimiento de la pérdida de variación genética.

Conclusiones

La coevolución se refiere a la relación entre dos especies; considera cambios recíprocos que particularmente pueden ser cambios genéticos. El análisis de la coevolución puede basarse en dos planteamientos: la coevolución gen por gen y la coevolución de la estructura genética.

La coevolución gen por gen plantea que por cada gen de virulencia del parásito existe un gen de resistencia del hospedero, dependiendo de la especificidad de la relación entre las especies interactuantes.

La coevolución de la estructura genética o mosaico geográfico es un proceso mucho más dinámico e integral desde el punto de vista evolutivo, ya que explica los cambios genéticos de las poblaciones como consecuencia de la interacción recíproca entre taxas.

El grado de especificidad de la interacción parásito-hospedero es determinante para que sea considerada como un proceso coevolutivo en la cual adicionalmente existan reciprocidad y simultaneidad.

- Dybdahl, M. F. y C. M. Lively (1996). "The Geography of Coevolution: Comparative Population Structures for a Snail and its Trematode Parasite", *Evolution*, 50 (6): 2264-2275.
- Ehrlich, P. R. y P. H. Raven (1964). "Butterflies and Plants: a Study in Coevolution", *Evolution*, 18: 586-608.
- Falconer, D. S. (1986). *Introducción a la genética cuantitativa*. 2a ed., CECSA, México.
- Flor, H. H. (1971). "Current Status of the Gene-for-Gene Concept", *Annu. Rev. Phytopathol*, 9: 275-296
- Frank, S. A. (1993). "Coevolutionary Genetics of Plants and Pathogens", *Evol. Ecol.* 7: 45-75.
- Futuyma, D. J. y M. Slatkin (1983). *Coevolution*. Sinauer associates. Sunderland, Massachusetts.
- Haldane, J. B. (1949). "Emerging Infectious Diseases", *La Ricerca Scien.* 19: 68-76.
- Hassell, M. P.; H. N. Comins y R. M. May (1991). "Spatial Structure and Chaos in Insect Population Dynamics", *Nature* 353: 255-258.
- Hedrick, P. W. (2000). *Genetics of Populations*. 2a ed. Jones and Bartlett, London.
- Kenn, N. T. (1990). "Gene-for-Gene Complementarity in Plant-Pathogen Interactions", *A. Rev. Genet.* 24: 447-463.
- Krebs, C. I. (1972). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper and Row. Nueva York.
- Mulvey, M.; J. M. Aho; C. Lydeard; P. L. Leberg y M. H. Smith (1991). "Comparative Population Genetic Structure of a Parasite (*Fasciola magna*) and its Definitive Host", *Evolution*, 45 (7): 1628-1640.
- Price, P. W. (1980). *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton Univ. Press. Princeton, NJ.
- Roughgarden, J. (1976). "Resource Partitioning among Competing Species a Coevolutionary Approach", *Theoret. Pop. Biol.* 9 (16): 388-424.
- Thomson, J. N. ——— (1982). *Interacciones and Coevolution*. Wiley, Nueva York.
- (1994). *The Coevolutionary Process*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- y J. J. Burdon (1992). "Gene for Gene Coevolution between Plants and Parasites", *Nature* 360: 121-125.
- Wright, S. (1969). *Evolution and Genetics of Populations*. University of Chicago Press, Chicago.