

# Metabolitos secundarios en las plantas

## ¿Atributos panglossianos o de valor adaptativo?

Rodolfo Dirzo

### RESUMEN

La notable omnipresencia de los llamados metabolitos secundarios en el reino vegetal ha originado que muchos ecólogos y evolucionistas contemporáneos les asignen, un tanto indiscriminadamente, un papel defensivo en las plantas contra el ataque por herbívoros. Consecuentemente, se ha generado y difundido una concepción de ellos como atributos de valor adaptativo. Esta concepción "adaptacionista" se ha cobijado en una fe desmesurada y acrítica en el poder de la selección natural como agente de adaptación, similar al optimismo y fe desmesurados del Dr Pangloss en la novela *Candide* de Voltaire. En este artículo presento el argumento de que, aunque en algunos casos la actitud "adaptacionista" es plenamente justificable, en muchos otros casos se pueden plantear hipótesis alternativas respecto al papel de estos compuestos. Específicamente, aquí expongo: i) la dificultad de asignar inequívocamente un papel adaptativo (como defensa) a los metabolitos secundarios de una planta; ii) las posibles interpretaciones alternativas a la presencia de los mismos, y iii) algunas de las formas en que se podría investigar si dichos compuestos son atributos panglossianos, o de valor adaptativo.

---

Rodolfo Dirzo (Instituto de Biología, UNAM, Ciudad Universitaria, México, DF) se graduó de biólogo en la Universidad de Morelos, y obtuvo la maestría y el doctorado en la Universidad de Gales, GB. Ha sido profesor de ecología en la Universidad Nacional Autónoma de México, en la Universidad Autónoma Metropolitana, en el Colegio Superior de Agricultura Tropical y en la Universidad de Costa Rica. Es miembro de la Academia de la Investigación Científica y actualmente es director de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la UNAM. Su interés de investigación gira alrededor de las interacciones de las plantas con los animales, desde las perspectivas ecológica y evolutiva, temas sobre los que ha publicado artículos y capítulos en libros especializados.

### I. INTRODUCCIÓN

El doctor Pangloss, un personaje creado por Voltaire en su obra *Candide*, era un individuo muy peculiar. Siendo el educador de Candide, se encargó de infundir en su pupilo la noción filosófica de que todos los sucesos de la vida están determinados para conformar el mejor de los mundos posibles. "Está demostrado que las cosas no pueden ser de otra manera, ya que, como todo está hecho con una finalidad, todo es necesariamente para el mejor fin. . . Observemos que la nariz fue hecha para llevar anteojos, y anteojos nos ponemos. . . los cerdos fueron creados para ser comidos, y así, podemos comer carne de cerdo a lo largo del año." Ejemplos tan ridículos como éstos eran continua y elocuentemente usados por el doctor para "demostrar" que no hay efecto sin causa y que todo lo que vemos y ocurre en la vida tiene una explicación obvia (sin que pueda haber otra) conducente a crear el mejor de los mundos posibles. Cuando, en una ocasión, Pangloss y Candide se encontraban en Lisboa y un tremendo terremoto destruyó la ciudad y perecieron miles de personas, el doctor explicó: "Todo esto es una manifestación de lo correctas que son las cosas, ya que si hay un volcán en Lisboa, éste no puede estar en ninguna otra parte. Esto se debe a la imposibilidad de que las cosas no sean lo que son, ya que todo es para bien".

Esta reseña del doctor Pangloss viene a colación porque, hace unos años, Gould y Lewontin (1979), dos de los evolucionistas contemporáneos más connotados, plantearon una fuerte crítica a lo que llamaron el "programa adaptacionista y el

paradigma panglossiano''. Ellos definieron el programa adaptacionista como una forma de concepción evolutiva basada en una fe desmesurada en el poder de la selección natural (que conduce a un final feliz, la adaptación), como agente de *optimización* (a la Pangloss) del mundo orgánico. En la opinión de tales autores, el programa adaptacionista opera sobre la base de segregar al organismo en atributos unitarios discretos (morfológicos, fisiológicos o de comportamiento), para *cada uno* de los cuales existe una historia o razón adaptativa propia, que conlleva a la perfección y optimización de los organismos. El exceso de énfasis en la perfección y optimización de los organismos fue equiparado por Gould y Lewontin al desmesurado y ridículo optimismo del doctor Pangloss. Así, bajo el manto de una actitud panglossiana, cada atributo de los organismos desempeña su propio papel y, simplemente, es tal y como debería ser.

La crítica de Gould y Lewontin al programa adaptacionista contiene varios elementos entre los que destacan: i) la falta de voluntad para considerar explicaciones alternativas para un cierto atributo, que no sean las razones adaptativas; esto emerge de una resistencia a admitir que ciertos atributos bien podrían deberse, entre otros fenómenos, a la fijación aleatoria (y no seleccionada) de alelos, a la producción de estructuras no adaptativas debido a su simple correlación con *otras* características o estructuras (correlaciones de este tipo incluirían a la correlación mecánica, la alometría, la pleiotropía, etc); ii) la excesiva dependencia del programa en la simple consistencia de hechos o factibilidad de interpretaciones, como únicos criterios para erigir historias adaptativas.

En mi propia opinión, tal actitud es bastante común en la literatura biológica, por lo menos en el área de mi interés, y podría ser epitomizada con el siguiente ejemplo. Algunas plantas leñosas tropicales en las selvas del sureste de México liberan sustancias urticantes al tacto de animales vertebrados herbívoros, por ejemplo, los monos sarahuatos. La interpretación acrítica (y panglossiana) es que tales atributos (las sustancias urticantes) están ahí para proteger a la planta contra el forrajeo del sarahuato (presumiblemente como resultado de la experiencia ancestral de la planta al ataque por este animal). Sin embargo, otra interpretación factible es que la capacidad urticante de la planta se debe a la presión de selección ejercida por *otro* herbívoro diferente, incluso quizá desaparecido durante las extinciones masivas de megafauna del Pleistoceno (Janzen y Martin, 1981); más aún, el carácter urticante bien podría deberse a razones no adaptativas, totalmente distintas al herbivorismo, por ejemplo, ser consecuencia (quizá pleiotrópica) de ciertos procesos

metabólicos de la planta. Otros elementos de la crítica al programa son también de gran importancia, pero, para propósitos de la presente discusión, me concentraré en los dos mencionados arriba.

Esta llamada de atención de Lewontin y Gould puede constituir una oportuna reflexión para los ecólogos y los evolucionistas que trabajan con diversos sistemas u organismos. Como mi propia reflexión, en el presente ensayo quisiera poner a discusión en el contexto del programa adaptacionista, una serie de atributos de las plantas, los metabolitos secundarios, a los cuales recientemente la literatura ecológica y evolutiva está asignando un papel preponderante; en particular, se invocan quizá un poco acríticamente como los mediadores de la evolución de la interacción de animales herbívoros y plantas (la coevolución). Para llegar a tal análisis propongo: i) describir lo que son los metabolitos secundarios de las plantas, e indicar el papel ecológico y adaptativo que normalmente se les asigna al presente; ii) presentar algunos casos de estudio de interacciones planta-herbívoro mediadas por metabolitos secundarios, y iii) discutir las posibles formas en que podemos efectivamente evaluar el papel adaptativo de tales atributos, al menos para la planta.

## II. EXTRAÑOS COMPUESTOS EN LAS PLANTAS

El mundo vegetal está cargado de una sorprendente diversidad de metabolitos extraños, a la mayoría de los cuales no se le ha podido definir ninguna participación evidente en los llamados procesos metabólicos primarios de la planta (fotosíntesis, respiración, etc). Estos compuestos, por tanto, se hicieron acreedores del nombre que hasta hoy conservan: metabolitos secundarios (Rosenthal y Janzen, 1979).

Aunque estos metabolitos se hicieron evidentes desde las épocas iniciales de la investigación fitoquímica, la diversidad que se ha encontrado, a medida que nuevas técnicas se han hecho asequibles, parece sobrepasar con mucho lo que la investigación inicial hubiera podido predecir (véase Rosenthal y Janzen, 1979). Una estimación, quizá muy conservadora del número de diferentes estructuras de estos metabolitos que se habían descrito hasta la mitad de los años setenta, es de unos 30 000 (Harborne, 1977); ese número es hoy en día seguramente mayor. Estos metabolitos secundarios tienen una distribución universal en el mundo vivo: no solamente se encuentran en las angiospermas —el grupo de plantas más diverso sobre el planeta—, sino en todo el reino vegetal. Además, se han detectado en algunas especies

animales, por ejemplo, en los lepidópteros (Jones, Parsons y Rothschild, 1962), aunque probablemente en la mayoría de estos casos los metabolitos secundarios del animal sean obtenidos a partir de tejido vegetal.

Respecto al punto de su carácter secundario, inicialmente se pensó que estos compuestos no debían ser otra cosa que sustancias de desecho del metabolismo. En la actualidad se ha descubierto, por una parte, que algunas de estas sustancias son sintetizadas activamente por la planta y, por otra, se ha sugerido que algunas otras están involucradas en diversas actividades que incluyen, por ejemplo, la protección contra las radiaciones ultravioletas o la desecación, o la de ser productos de detoxificación de venenos ambientales (Rhoades, 1979). Sin embargo, dado que a la mayoría de ellos no se les ha asignado un papel metabólico definido, aunque con frecuencia son sintetizados activamente por la planta, en forma general y casi axiomática, la literatura moderna les asigna el papel de mediadores de las interacciones ecológicas con otros organismos, en particular, la defensa (argumentadamente adaptativa) contra el ataque por animales fitófagos.

Existen diversos fenómenos adicionales y correlacionados que hacen a ésta una interpretación factible (al igual que en el programa adaptacionista); entre ellos destacan que: i) en la naturaleza, en algunas plantas portadoras de metabolitos secundarios (p. ej., alcaloides) hay poca evidencia de daño extensivo por fitófagos; ii) la fisiología de muchos fitófagos invertebrados (p. ej., insectos) y vertebrados (p. ej., mamíferos) se altera negativamente en mayor o menor grado, al administrárseles este tipo de compuestos (de hecho, algunos de los pesticidas más eficaces para proteger los cultivos contra fitófagos se han derivado de metabolitos secundarios, de plantas, p. ej., las piretrinas, base del DDT, producidas a partir de metabolitos secundarios de *Pyrethrum* spp [compositae]); iii) se ha determinado que la existencia de algunos metabolitos se fundamenta en un determinismo genético, por ejemplo, los alcaloides (nicotina) del tabaco (*Nicotiana tabacum*); la implicación del determinismo genético apunta a su vez al potencial de selección de estos atributos; iv) para algunos casos particulares existen pruebas convincentes de que los metabolitos secundarios de una planta protegen a la misma del ataque por herbívoros. Como corolario de esto, y dado que algunos herbívoros son capaces de lidiar con las toxinas de ciertas plantas, se ha argumentado además que los alcances evolutivos de la defensa vía estos compuestos son de gran magnitud, al actuar a su vez como presión de selección sobre los herbívoros, conducente en turno a la evolución de ciertos

atributos "contradefensa" (p. ej., sistemas detoxificadores) de los mismos.

Hasta aquí he descrito brevemente lo que son los metabolitos secundarios, el factible papel adaptativo que se les asigna, y las posibles consecuencias ecológico-evolutivas de los mismos. Veamos ahora algunos ejemplos específicos.

#### Historias adaptativas con alcaloides

Dadas su gran abundancia, diversidad e importancia directa para el hombre, los alcaloides son los metabolitos secundarios más estudiados; desde aspectos puramente químicos y farmacológicos, hasta aspectos ecológicos. Estos metabolitos se presentan en una gran cantidad de especies vegetales, pero hay algunas familias de angiospermas en las que están particularmente bien representados; entre éstas destaca la familia *Solanaceae* (tabaco, adormidera, belladona, toloache, papa, tomate y chile son ejemplos de solanáceas alcaloidíferas). Muchas de las formas silvestres de estas especies característicamente muestran poco daño por herbívoros, y en los casos en que el daño es más notable parece ser ocasionado por una o muy pocas especies de herbívoros. El argumento común, y en muchos casos formalmente probado, es que estos herbívoros especializados, poseen la maquinaria bioquímica y fisiológica adecuada para poder consumir plantas con una carga alcaloidal específica. Así, *Solanum tuberosum* (la papa) contiene en su follaje el alcaloide solanina; presumiblemente, este alcaloide restringe el número potencial de herbívoros que podrían consumir el follaje, aunque el escarabajo de la papa, *Leptinotarsa decemlineata*, es totalmente capaz de consumir el follaje de esta planta (Harborne, 1977) (se supone que a consecuencia de su gran especialización para resistir la solanina).

Hasta este punto, no he mostrado evidencia convincente de una historia evolutiva con las solanáceas y sus alcaloides; pero lo que se invoca como prueba del papel adaptativo (defensa) de los alcaloides en algunas especies de este grupo viene con estos dos aspectos anexos: por una parte, el escarabajo es incapaz de consumir el follaje de otra especie silvestre (*Solanum demissum*) cercana a la papa, que contiene en su follaje un alcaloide, la demisina, muy relacionado pero diferente de la solanina; por otra parte, otra especie en esta familia, *Lycopersicon esculentum* (el tomate), posee otro alcaloide propio, la tomatina, el cual, si se incorpora experimentalmente a las hojas de la papa en la concentración de  $2\text{mM}\cdot\text{K}^{-1}$  de follaje, hace que el escarabajo *Leptinotarsa* reduzca, en un 50%, su capacidad de consumir el fo-

llaje, que normalmente es 100% aceptable; si la concentración se eleva a  $3\text{mM}\cdot\text{K}^{-1}$  de follaje, se ocasiona un 100% de mortalidad de las larvas del escarabajo sujetas a esta dieta (Harborne, 1977).

#### Historias adaptativas con cardenólidos

La familia *Asclepiadaceae* de las angiospermas tiene un número considerable de especies portadoras de cardenólidos o glucósidos cardiacos. El sistema de las asclepiadáceas con sus cardenólidos y los herbívoros asociados a ellas ha sido estudiado por Brower (p ej Brower, 1969). Estos singulares metabolitos tienen la propiedad de afectar el músculo cardíaco de varias especies de vertebrados, pero además afectan el centro nervioso que controla el reflejo del vómito en los mismos. Como es predecible, la ingestión de tejido con cardenólidos desencadena comúnmente un violento reflejo de vómito antes de tener un efecto letal. Presumiblemente, esto ocasiona que muchos de los herbívoros potenciales de estas plantas no hagan contacto trófico con ellas (aunque la prueba formal de tal defensa putativa me es desconocida).

La historia ecológica de los cardenólidos en algunas especies de asclepiadáceas es compleja y además fascinante. Especies como *Asclepias curassavica* son portadoras de los tóxicos cardenólidos; no obstante, las larvas de las mariposas *Danaus plexipus* (la famosa monarca) pueden nutrirse en su follaje sin ser afectadas (aparentemente) en forma negativa; pero no sólo ocurre eso, sino que las larvas son además capaces de secuestrar los cardenólidos de la planta que consumen y pasarlos a través de su desarrollo, hasta el estado adulto (la mariposa); así, una forma realista de describir a una delicada mariposa monarca es como "un paquete volador de glucósidos cardiacos" (Dirzo, 1985). El resto de la historia es prescindible para los propósitos del presente ensayo, pero por su interés vale la pena mencionarlo: la mariposa puede ser atacada por sus propios depredadores (aves); cuando éstos no tienen experiencia con la monarca y la atacan, descubren una presa bastante desagradable que les causa vómito (por los cardenólidos); las aves aprenden así que la monarca es dañina y tienden a ignorarla como presa potencial. Esto abre el terreno para más interacciones; otras mariposas simpátricas convergen en su apariencia visual (es decir, mimetizan) a las monarcas, con la ventaja de que también tienden a ser ignoradas por las aves depredadoras; además, las mariposas miméticas pueden ser de dos tipos; uno que también porta sustancias desagradables a las aves (conformando un mimetismo batésiano) y otro en el cual las mariposas no poseen

sustancias desagradables (conformando un mimetismo mulleriano). Todos los grupos de mariposas constituyen un complejo y delicado sistema de mimetismo múltiple generado, en última instancia y aparentemente, por los cardenólidos!

Recapitemos: existe, por una parte, un cuerpo de observaciones aisladas (puntos i-iii de la sección II, arriba mencionados) que constituyen un cuerpo factible de interpretación defensiva de los metabolitos secundarios; por otra parte, existen varios ejemplos (y he escogido deliberadamente dos casos impactantes) que se han presentado como convincentes del valor adaptativo (defensa) de los metabolitos secundarios en la interacción de la planta con sus fitófagos. En algunos de estos casos, además, hay consecuencias ecológicas fascinantes (p ej la monarca) y la historia adaptativa se extiende al punto de proponer que las defensas de la planta, a su vez, han causado la evolución de atributos adaptativos en los animales (es decir, coevolución), que permite a éstos brincar la barrera defensiva de la planta (*vis à vis*, *Leptinotarsa* come a *Solanum tuberosum* con todo y sus alcaloides; *Danaus* come a *Asclepias* con todo y sus cardenólidos). En mi opinión, estas razones, aunadas a la universalidad de los metabolitos secundarios en el reino vegetal, han propiciado un escenario (bastante tentador, por cierto) de optimismo casi panglossiano y de aceptación fácil del papel defensivo de los metabolitos secundarios (en muchos casos argumentando coevolución) que tiene el peligro de conformar todo un programa adaptacionista alrededor de este tema. La cuestión a evaluar entonces es: a la luz de este escenario, ¿podemos generalizar en forma más o menos indiscriminada, o hay aún espacio para explicaciones alternativas?

#### Posibles explicaciones alternativas

En mi opinión, embelesados por el atractivo panorama antes descrito, algunos ecólogos y evolucionistas dedicados al estudio del herbivorismo, pueden dejar pasar inadvertidas las siguientes (entre otras varias) posibles explicaciones alternativas o problemas que complican la inmediata interpretación adaptativa.

1. *Una planta es mucho más que su química tóxica.* El grado de aceptabilidad relativa del tejido de una planta dada puede estar determinado por otros atributos intrínsecos a la planta que, además, pueden o no ser atributos adaptativos *per se* (o bien, pueden ser explicados como respuesta a factores muy lejanos al herbivorismo). Entre éstos destaca el estado nutricional de la planta. Dos características básicas determinan la calidad de

una planta como dieta. Por una parte está su contenido de agua; experimentos con orugas de la palomilla *Hylophora cecropia* (Scriber, 1977) alimentadas con el follaje de su planta huésped típica, pero con diferentes contenidos de agua, muestran claramente diferencias en la aceptabilidad relativa del follaje y se traducen, además, en diferencias en el crecimiento del insecto: a mayor contenido de agua, mayor aceptabilidad y mejor crecimiento del insecto.

Por otra parte, está la química no tóxica de la planta, en particular el contenido de nitrógeno. Aunque en general los contenidos de nitrógeno en el tejido vegetal son bajos, diversos estudios (p ej, McNel y Southwood, 1978; Mattson, 1980) han demostrado que cuanto mayor sea el contenido de nitrógeno, también aumentan la aceptabilidad de la planta, y las eficiencias de asimilación y crecimiento del insecto. Lo mismo podría quizá decirse respecto al contenido de energía, aunque desconozco pruebas formales al respecto. Además, queda todavía por investigar formalmente con qué frecuencia y en qué condiciones el equilibrio entre la calidad tóxica y la nutricional de la planta (no tóxica *per se*) es lo que determina el grado de herbivorismo.

En síntesis, si observamos que para una interacción dada, i) el grado de herbivorismo es restringido, ii) si aislamos los metabolitos secundarios de la planta (presumiblemente responsables del control del herbivorismo) y los incorporamos a una dieta estándar y los ofrecemos al herbívoro de la interacción y, iii) encontramos que éste consume la dieta ofrecida sin problemas, tendremos espacio para sospechar que los metabolitos *podrían* ser atributos panglossianos y deberíamos investigar otros posibles factores importantes. Desafortunadamente, conozco pocos estudios que hayan hecho escrutinios de tal naturaleza.

2. *Características extrínsecas a la planta determinan que para el herbívoro, ella sea más que su química.* Un simple ejemplo (Janzen, 1980), puede bastar para ilustrar este punto. En el Parque Nacional Santa Rosa (Costa Rica), se ha encontrado que algunas plantas con un perfil dado de metabolitos secundarios, muestran consistentemente niveles bajos de herbivorismo por larvas de mariposas (los principales herbívoros de estas plantas). Cómodamente podría argumentarse que los metabolitos secundarios de la planta son responsables de esta observación. Sin embargo, Janzen detectó en otras plantas de la misma especie algunos casos de defoliación masiva, y cuando hizo un análisis de los ambientes inmediatos a las plantas defoliadas y no defoliadas, encontró que los niveles de defoliación eran bajos siempre y cuando existiera una fuente cercana de depreda-

dores (nidos de hormigas depredadoras) de las larvas. En contraste, en sitios lejanos de la fuente de depredadores, los niveles de defoliación eran exageradamente altos, aun con el mismo perfil de metabolitos secundarios en la planta. En conclusión, el herbivorismo en un escenario dado, puede estar determinado por factores (p ej depredadores y parásitos de herbívoros) que van mucho más allá de los metabolitos secundarios de la planta en cuestión.

3. *La utilidad actual puede no reflejar inequívocamente el verdadero origen adaptativo.* Esta aseveración es la misma implicada en el ejemplo de monos sarahuatos y las plantas tropicales que se mencionó al principio de este ensayo. Es posible que mucha de la diversidad fitoquímica, por ejemplo en bosques tropicales del nuevo mundo, constituya "adaptación fósil" a herbívoros que desaparecieron hace tiempo (por ejemplo en el Pleistoceno [Janzen y Martin, 1981]) y, por tanto, es posible que interacciones planta-herbívoro que hoy en día vemos mediadas por ciertos metabolitos, no sean el verdadero origen adaptativo de tales metabolitos. Sin duda, la definición de la verdadera presión de selección generadora de cierto atributo presente en (y a veces utilizable por) un organismo en la actualidad, constituye un problema crítico y de difícil solución en éste y otros campos de la ecología y la evolución.

4. *Existe poca evidencia inequívoca del papel defensivo de muchos metabolitos.* Aparte de la dificultad para poder definir el origen adaptativo de muchos metabolitos, existe el problema más básico aún, de demostrar inequívocamente que los metabolitos secundarios de una planta desempeñan un papel efectivamente defensivo para la misma (*cf* puntos 1 y 2 arriba mencionados). También esto hace cuestionable, en muchos casos, la extensión típica del argumento defensivo, que interpreta como evolución recíproca (coevolución), la del herbívoro que consume cierta planta con metabolitos secundarios (Dirzo, 1983; Janzen, 1980). En la siguiente sección se discute el problema metodológico de cómo dilucidar si los metabolitos secundarios, en un sistema dado, son o no atributos panglossianos.

### III. EXPERIMENTOS PARA EVALUAR EL PAPEL DEFENSIVO DE LOS METABOLITOS SECUNDARIOS

Dada la compleja matriz de variables que interactúan en la interfase planta-herbívoro, la evaluación correcta del posible papel defensivo de los metabolitos secundarios es considerablemente difícil, más aún cuando la presumida acción defensiva ha de verse en un contexto de

selección natural, con potencial de evolución. En mi concepto, tal evaluación requiere dos condiciones. Por un lado, que la evaluación tenga la rigidez de un tratamiento experimental, y por otro, que tal análisis se haga en un nivel y en un escenario relevantes a la selección natural.

Para fundamentar tal evaluación, se requeriría demostrar que, en un escenario natural, las diferencias químicas entre individuos confieren ventajas diferenciales en términos de protección contra el ataque de herbívoros. Claramente, comparaciones entre especies cercanas que muestren variación en metabolitos secundarios constituirían un modelo cercano, pero que no satisface adecuadamente los requisitos. El sistema ideal (experimental y relevante en términos de selección), lo provee la naturaleza con las poblaciones que presentan polimorfismos genéticos para un cierto compuesto secundario. Es decir, al estudiar especies en las que existen, en la misma población local, individuos que poseen metabolitos secundarios junto con individuos que no poseen tales metabolitos, y si las diferencias están determinadas por uno o pocos alelos, podremos evaluar un supuesto mecanismo de defensa en presencia y en ausencia de dichos metabolitos, bajo un marco de similitud genética máxima. Con tal sistema, tendremos la mejor oportunidad de ver a la selección natural en acción, con un modelo experimental natural (Dirzo y Harper, 1982a).

Un polimorfismo bioquímico que se ha estudiado con mucho detalle es el de cianogénesis (Corkill, 1942; Daday, 1954; Jones, 1972). En este polimorfismo algunos individuos tienen la capacidad de liberar ácido cianhídrico (HCN) como consecuencia del daño físico sobre el tejido. La cianogénesis se ha estudiado en detalle en algunas plantas de importancia agronómica en las que ocurre tal característica. Una de estas plantas es el trébol blanco, *Trifolium repens*. Dirzo y Harper (1982a, b)

realizaron un estudio ecológico detallado de poblaciones polimórficas de *T. repens*, que incluía la evaluación del posible carácter defensivo de la cianogénesis. Algunos de los hallazgos más relevantes se reseñan en seguida con el fin de ilustrar el método de estudio y los posibles alcances de estos sistemas.

1. *El sistema de estudio*. El cuadro I muestra la naturaleza bioquímica y genética del polimorfismo. Para que una planta sea cianogénica necesita de dos componentes bioquímicos: glucósidos cianogénicos y enzimas glucosidasas capaces de hidrolizar el glucósido y liberar HCN como consecuencia del daño. Este sistema bioquímico está regulado por dos pares de alelos, uno (designado como Ac/ac) que controla la producción del glucósido y otro (Li/li) que controla la producción de la enzima. Dado que los alelos Ac y Li son dominantes sobre ac y li, las poblaciones polimórficas en ambos *loci* pueden incluir cuatro fenotipos diferentes, tres de los cuales son acianogénicos y sólo uno que es cianogénico. Los morfos pueden distinguirse por medio de pruebas químicas sencillas. Mediante observaciones intensivas de campo, se detectó que cuatro especies de moluscos terrestres (un caracol y tres babosas) eran los principales herbívoros de *Trifolium*. Observaciones en parcelas establecidas experimentalmente permitieron reconocer inequívocamente el tipo de daño que causan estos moluscos y además permitieron establecer un sistema para cuantificar el daño, con base en categorías de daño sobre el follaje.

2. *Selección por los herbívoros y el papel defensivo de la cianogénesis*. En condiciones controladas de laboratorio, se ofrecieron a cada una de las especies de molusco, pares de plantas idénticas de *Trifolium*, una cianogénica y otra acianogénica. El cuadro II muestra un resumen de los resultados de análisis de contingencia: para todas las espe-

#### CUADRO I

##### *La caracterización genética y bioquímica del polimorfismo para cianogénesis en Trifolium repens\**

<i>Alelos determinantes</i>	<i>Componentes bioquímicos de la planta</i>	<i>Fenotipo bioquímico</i>	<i>Denotación</i>
Ac? Li?	Glucósidos cianogénicos y enzima	Cianogénico	c
Ac? lili	Glucósidos cianogénicos sin enzimas	Acianogénico	ac
acac Li?	Enzima, pero sin glucósidos cianogénicos	Acianogénico	ac
acac lili	Ni glucósidos cianogénicos ni enzima	Acianogénico	ac

\* Modificado de Dirzo y Harper, 1982a.

## CUADRO II

Resumen estadístico de los resultados de los experimentos de selección entre plantas cianogénicas y acianogénicas de *Trifolium repens*

Especie de herbívoro	Morfo preferido	X <sup>2</sup>	gl	P
<i>Agriolimax caruanae</i>	acianogénico	13.8	3	< 0.005
<i>Agriolimax reticulatus</i>	acianogénico	65.3	3	< 0.001
<i>Arion ater</i>	acianogénico	260.6	3	< 0.001
<i>Helix aspersa</i>	acianogénico	113.9	3	< 0.001

Los resultados corresponden a análisis de contingencia del número de hojas de cada morfo que tuvieron diferentes categorías de daño (cf cuadro III) (derivado de Dirzo y Harper, 1982a; para más detalles véase texto y fuente original).

cies de molusco, hubo una marcada preferencia por los morfos acianogénicos. La figura 1 muestra un resultado visual representativo de estas pruebas experimentales. Claramente, hay una selección dramática en contra de las formas acianogénicas, que indica el valor selectivo que estos metabolitos secundarios confieren a esta planta. Una prueba crítica en esta evaluación sería verificar si algo similar ocurre en las condiciones no controladas del sitio natural. El cuadro III muestra los resultados de un censo del follaje de plantas cianogénicas y acianogénicas y su nivel de daño en el campo. Aunque los resultados no son tan nítidos como en el laboratorio, se detecta una selección significativa ( $P < 0.001$ ) en contra de los morfos acianogénicos.

La pregunta crucial que emergía de estos resultados es la siguiente: si hay selección en contra de las formas no defendidas, ¿cómo es que la selección natural no las ha eliminado? El esclarecimiento de la forma en que se mantienen los polimorfismos en la naturaleza es uno de los problemas más críticos en biología y es obviamente

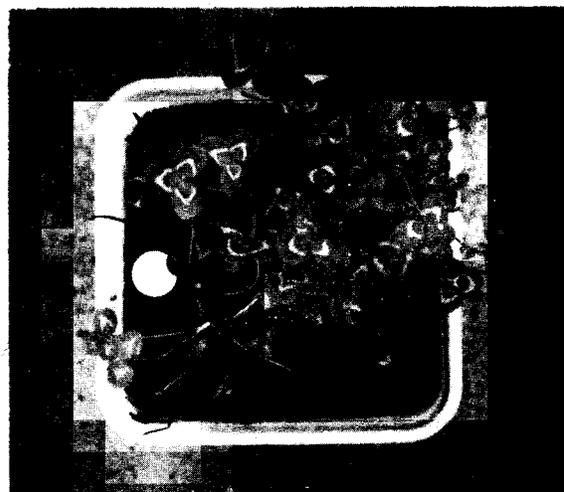


Figura 1. Representación esquemática de los resultados de experimentos de selección entre plantas cianogénicas (AcLi) y acianogénicas (aclí) de *Trifolium repens*. El dibujo está basado en una fotografía (R Dirzo, 1979) correspondiente a una de las réplicas del experimento de selección con *Arion ater*.

## CUADRO III

Resultados de un análisis de selección entre morfos de *Trifolium repens* en el campo.

Fenotipo	Categorías de daño*					Σ	Σ
	I	L	A	B	C		
Cianogénico	267 (+)	81 (+)	87 (-)	34 (-)	13 (+)	189 (-)	671
Acianogénico	224 (-)	57 (-)	37 (+)	10 (-)	241 (=)	241 (+)	610
(Desviación)	(9.8)	(8.8)	(29.0)	(3.2)	(1.0)	(35.2)	

X<sup>2</sup> = 28.4; P < 0.001

\* I, intacto; L, ligeramente probado; A, ≤ 25% área foliar consumida; β, 25-50% área consumida; C, 50-75% área consumida; D, 75-100% área consumida.

Los datos corresponden al número de folíolos en diferentes categorías de daño por moluscos. Los valores en paréntesis son las desviaciones absolutas con respecto a los valores esperados en ausencia de selección; los signos indican la dirección de las desviaciones (tomado de Dirzo y Harper, 1982a).

muy difícil de atacar. En este sistema en particular, quizá parte de la respuesta tenga que ver con las siguientes observaciones ecológicas.

3. *Algunas consecuencias ecológicas de la interacción.* Un análisis detallado de la distribución de moluscos en el sitio en que se hizo este estudio (Fig. 2) mostró que existen áreas donde la abundancia de moluscos es considerable, en contraste con áreas con pobre representación de moluscos. La implicación de esto es que hay zonas del sitio con diferente presión de herbivorismo por moluscos. Un análisis complementario de la distribución de los diferentes morfos de *Trifolium* en el mismo sitio, demostró (tabla IV) que en zonas de alta densidad de moluscos hay una sobrerrepresentación de morfos cianogénicos, mientras que en áreas pobres en moluscos predominan los de formas acianogénicas. La heterogeneidad espacial en cuanto al régimen de herbivorismo puede explicar en parte el mantenimiento del polimorfis-

mo: parecería ventajoso ser cianogénico en áreas de herbivorismo intenso, mientras que resulta ser ventajoso ser acianogénico en áreas donde no hay herbivorismo. En apoyo a esto, experimentos de competencia entre plantas cianogénicas y acianogénicas, en presencia y ausencia de moluscos (Dirzo, 1984), demostraron una habilidad competitiva superior de la forma acianogénica en ausencia de moluscos; este hallazgo implica además que la ventaja indiscutible de la defensa por cianogénesis en *Trifolium* tiene un costo traducido en menor habilidad competitiva.

Estudios como éste, prueban que los metabolitos secundarios en algunos casos actúan inequívocamente como mecanismos de defensa y son atributos de valor adaptativo; el problema que persiste, para no caer en la red del programa adaptativo, es definir en cuántos de los múltiples casos propuestos (p ej Whittaker y Feeny, 1971) podemos formalmente sostener esta aseveración.

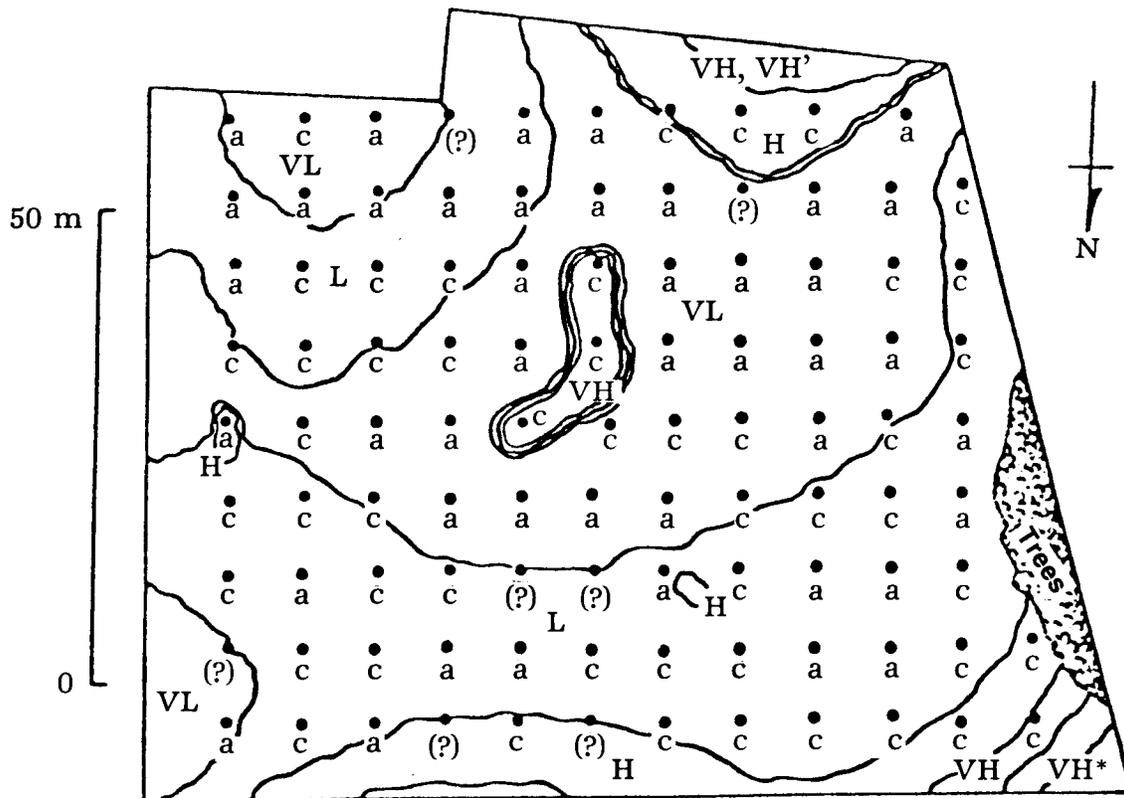


Figura 2. Mapa de contornos de la distribución de áreas con diferente densidad de moluscos en Henfaes, Gales. Los valores de los contornos corresponden a la densidad promedio de moluscos. Las letras denotan la categorización de la densidad de las zonas definidas: VL, muy baja; L, baja; H, alta; VH, muy alta. Los puntos negros (\*) muestran los puntos del sitio donde se muestrearon los moluscos y los fenotipos de *Trifolium repens* (ver texto). Los símbolos debajo de los puntos indican los fenotipos de la planta (cf. cuadro I): c, cianogénico; ac, acianogénicos. (?) denota muestras ambiguas (tomado de Dirzo y Harper, 1982a).

## CUADRO IV

Número de plantas cianogénicas y acianogénicas de *Trifolium repens* y su distribución en áreas con diferente densidad de moluscos

Densidad de moluscos	Cianogénicos	Acianogénicos	Σ
Alta y muy baja	10 (+4.2)	1 (-4.2)	11
Baja	29 (+5.3)	16 (-5.3)	45
Muy baja	10 (-9.5)	27 (+9.5)	37
Σ	49	44	93

$$X^2 = 18.7; P < 0.001$$

Los valores en paréntesis corresponden a las desviaciones observadas con respecto a los valores esperados si no hubiera correlación entre densidad de moluscos y fenotipo de la planta (modificado de Dirzo y Harper, 1982a).

## Epílogo

El campo de la interfase planta-herbívoro mediada por metabolitos secundarios de las plantas es tan atractivo y fascinante, que ha habido un gran entusiasmo al asignar a estos compuestos un papel adaptativo preponderante. Varios autores (incluyéndome [Dirzo, en prensa]) han ocupado mucho papel en producir un monumento en homenaje a los metabolitos secundarios y no dudo que en varios casos individuales esto ha sido justificado; sin embargo, creo pertinente tomar críticamente las numerosas ocasiones en que no se ha intentado definir formalmente un papel defensivo y de valor adaptativo de tales metabolitos (y hacerlo con el método y grado de ingenio que se requiera), o bien, analizarlos a la luz de las alternativas sugeridas en la crítica al programa adaptacionista.

## REFERENCIAS

- Brower, L, *Scient Am* (1969) **200**, 22.  
 Corkill, L, *New Zeal J Sci Tech* (1942) **23B**, 178.  
 Daday, H, *Heredity* (1954) **8**, 61.  
 Dirzo, R, *Bol Soc Bot Mex* (1983) **44**, 91.  
 Dirzo, R, "Herbivory a phytocentric overview", *Perspectives on Plant Population Ecology*, R Dirzo y J Sarukhan (eds) (Sinauer, Sunderland, Mass., 1984) p 141.  
 Dirzo, R, "Insectos y plantas, parte de una gran historia", *Serie Imágenes de la Naturaleza* (SEP, 1985, en prensa).  
 Dirzo, R y JL Harper, *J Ecol* (1982) **70**, 101.  
 Dirzo, R y JL Harper, *J Ecol* (1982) **70**, 119.  
 Gould, SJ y RC Lewontin, *Proc R Soc Lond* (1979) **205**, 581.  
 Harborne, JB, *Introduction to Ecological Biochemistry* (Academic Press, Londres, 1977).  
 Janzen, DH, *Evolution* (1980) **34**, 611.  
 Janzen, DH y PS Martin, *Science* (1981) **215**, 19.

Jones, DA, "Cyanogenic glucosides and their function", *Phytochemical Ecology*, JB Harborne (ed) (Academic Press, Londres, 1972) p 103.

Jones, DA, J Parsons y M Rothschild, *Nature*, Londres (1962) **193**, 52.

Mattson, WJ, *Annu Rev Ecol Syst* (1980) **11**, 119.

McNeil, S y TRE Southwood, "The role of nitrogen in the development of insect/plant relationship", *Biochemical Aspects of Plant and Animal Coevolution*, JB Harborne (ed) (Academic Press, Londres, 1978) p 77.

Rhoades, DF, "Evolution of plant chemical defense against herbivores" *Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites*, GA Rosenthal y DH Janzen (eds) (Academic Press, Nueva York, 1979) p 3.

Rosenthal, GA y DH Janzen (eds), *Herbivores. Their Interaction with Secondary Plant Metabolites* (Academic Press, Nueva York, 1979).

Scriber, JM, *Oecologia* (1977) **28**, 269.

Whittaker, RH y P Feeny, *Science* (1971) **171**, 757.

## ABSTRACT

The striking omnipresence of secondary compounds in the plant kingdom has lead to many contemporary evolutionists and ecologists to assign, somewhat uncritically, a defensive role against the attack by herbivores. Consequently, a conception has been currently spread, among biologists, in which these metabolites are conceived as attributes of adaptive value to the plant that posses them. This "adaptationist programme" is based on an unlimited faith in the power of natural selection as an agent of adaptation; this attitude is similar to that of the unlimited faith and optimism of Dr Pangloss in Voltaire's novel *Candide*. In this paper I present the argument that, although in some instances the "adaptationist" attitude may be wholly justified, in many other cases alternative hypothesis can be proposed to the role of these metabolites. Specifically I state: i) the difficulty of assigning, quite unequivocally, an adaptive role (as plant defences) to secondary compounds; ii) the likely alternative interpretations to the presence of such compounds, and iii) some of the possible ways in which it could be assessed if secondary compounds are "Panglossian" attributes or attributes of adaptive value.