

## EVOLUCIÓN DE LOS MACRÓFITOS Y SU COEVOLUCIÓN CON LOS HERBÍVOROS

Ramón MARGALEF<sup>1</sup>

*Me complace unirme a este homenaje a la labor del Dr. Pedro Montserrat y al entusiasmo que está necesariamente detrás de sus éxitos. Y lo haré apostillando un tema que ha sido a veces objeto de coloquios entre nosotros y ha sido tocado con mucha frecuencia en los escritos del Dr. Montserrat: cómo han evolucionado juntos plantas y animales y cómo puede proseguir esta evolución bajo el control humano. Per molts anys, Pere!*

**RESUMEN.**— La coevolución no puede estar basada en los modelos estandarizados de depredador y presa. El impulso principal en la evolución de los macrófitos proviene de las presiones de selección hacia el desarrollo de un sistema de soporte y transporte, efectivo en el uso de la energía exosomática y construido con materiales no fácilmente degradables por la acción biológica del entorno. En una vía secundaria, el resultado del proceso evolutivo ha sido efectivo en la evolución del aspecto de los heterótrofos fagotróficos.

**SUMMARY.**— Coevolution cannot be based on the standard models of predator and prey. The main impetus in the evolution of macrophytes came from selection pressures towards the development of a system of support and transport, effective in the use of exosomatic energy, and build of materials not easily decomposed by biological action in the environment. In a secondary way, the resulting evolutionary process has been effective in fashioning the evolution of phagotrophic heterotrophs.

### INTRODUCCIÓN

Se ha escrito mucho sobre lo que los animales han representado como factores de selección para las plantas y viceversa, interacción recíproca que ha dado lugar a una coevolución. Muchos animales contribuyen, en distinto grado, a la distribución horizontal de las plantas (polen, semillas), lo que posibilita la integración de los ecosistemas e implica una contrapartida a favor de los animales, generalmente en forma de alimento (jugos o pulpa azucarada, o una fracción de los materiales que se supone van a transportar). Por otra parte, está la utilización de las plantas como alimento y la reacción evolutiva que se genera, en forma de defensa química, a través de la producción de va-

---

<sup>1</sup> Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona. Avda. Diagonal, 645. 08028 BARCELONA.

riados materiales del metabolismo secundario, como taninos, alcaloides, etc. El resultado de esta guerra química no ha sido la supresión de los fitófagos, sino más bien su diversificación, con complicadas relaciones de interdependencia, como es el uso de tóxicos procedentes de las plantas para dar credibilidad a la expresión aposemática de muchos insectos, como en el caso de la mariposa monarca. La consecuencia ha sido hacer más complicada la organización de los ecosistemas y, posiblemente, ofrecer nuevos caminos a la evolución.

En esta nota quiero llamar simplemente la atención sobre lo siguiente: la evolución de los macrófitos (por ejemplo, según la línea: clorofíceas –*Colochoaete*– carófitos- briófitos- etc.) ha consistido en la progresiva diferenciación de una parte de la planta con función de soporte y conducción, frente a la que retiene, con densidad grande y uniforme, la función fotosintetizadora. Esta evolución se ha interpretado en su aspecto utilitario de maneras diferentes; pero se ha comentado menos su incidencia sobre la evolución de los herbívoros, o, mejor dicho, sobre formas de coevolución entre macrófitos y herbívoros que ha encauzado. Éste es el tema que deseo examinar brevemente.

#### EVOLUCIÓN DE LOS MACRÓFITOS

La palabra macrófito se usa principalmente por limnólogos y oceanógrafos. Es el vegetal que idealmente se opone al micrófito, que es microscópico, generalmente unicelular y con las células equivalentes o casi equivalentes, desde el punto de vista de la productividad. El macrófito, además de ser normalmente más grande, muestra la función de producción primaria confinada, o más importante, en una parte de la planta, mientras que la función respiratoria está más difundida o generalizada. Hay, por tanto, un transporte interno de materiales. Este transporte es más importante cuando se trata de hacer circular agua, procedente del exterior, que aporta nutrientes, y este transporte depende de energía externa o exosomática (lluvia, evapotranspiración), como en las plantas terrestres. Las funciones de sostén y de transporte se refuerzan en el curso de la evolución de las plantas terrestres, como consecuencia de la selección natural en relación con la utilización de la luz. Las plantas más altas están en mejores condiciones de recibir la luz y de sobrevivir, incluso de crear, a través de las características de orientación y de reflexión de la superficie de sus hojas, un clima de luz, que controla la que se puede llamar vegetación subordinada. De esta forma, hay una presión de selección constante hacia el mayor desarrollo de raíces, tallos y troncos, y el vuelo de la vegetación se organiza como el resultado de un compromiso entre la utilización de la luz y la economía hídrica, apoyado o modificado por la máxima capitalización posible de estructuras leñosas.

El significado profundo de esta trayectoria evolutiva de las plantas se reconoce muy bien cuando se compara el plancton con el bosque, como ejemplos de los dos extremos del rango de posibles configuraciones en la realización de los productores primarios. Las células del fitoplancton son uniformemente productivas, están a merced de los movimientos del agua, en lo que se refiere al suministro de los nutrientes, y sometidas al riesgo de la sedimentación, que las puede llevar fuera de los niveles iluminados. A este riesgo se añade, naturalmente, el de ser comidas por animales del zooplancton. El bosque tipifica el modelo continental, con el sistema de soporte y transporte representado por raíces y troncos, que *han internalizado la función de transporte*, que en el plancton estaba confiada a la difusión en un agua más o menos turbulenta. La energía externa implicada en la ascensión del agua es entre 20 y 50 veces la energía de la producción primaria. Parecida o mayor es la energía externa invertida en los movimientos del agua – desde una simple mezcla por un golpe de viento, hasta los sistemas de afloramiento –, que potencia la producción primaria del plancton. Al establecer semejantes comparaciones resulta sumamente significativa la sección horizontal del xilema para todas las plantas que viven en una superficie determinada, información que, con ser muy importante, normalmente no se mide o no se da en los estudios sobre vegetación terrestre.

La inversión de una cantidad importante de materiales en el sistema de sostén y transporte representa una ventaja suplementaria cuando la actividad se interrumpe periódicamente por la sequedad o el frío, por la falta de agua o por el estado sólido de la misma. Si las partes duras persisten, las plantas pueden iniciar inmediatamente su actividad al retornar las condiciones favorables, y de forma plena, de manera comparable, *mutatis mutandi*, con los animales que migran y así anticipan el aprovechamiento de la primavera nórdica. La persistencia del sistema de soporte y transporte, con su reserva genética, hace menos grave el consumo por parte de otros organismos de las hojas o partes renovables, y consiente el desembarazarse periódicamente de las hojas, que son un recurso para otros organismos, cuyas poblaciones entrarían en la categoría de las controladas por la especie que suministra el alimento. La hojarasca organiza y mantiene toda una comunidad edáfica, con su microclima, y así puede tener indirectamente consecuencias muy amplias. En el límite entre la taiga y la tundra, la producción y acumulación de hojarasca sobre los líquenes parece ser un factor importante en la delimitación de la frontera entre las dos formaciones.

Se comprende que la evolución de los materiales que forman el corno sea un ejemplo excepcional de la selección a favor de la síntesis de materiales poco metabolizables por los enzimas más difundidos en el entorno. Todas o las más de las ventajas reconocidas se esfumarían si los sistemas de transporte y sostén fueran de una naturaleza tan fugaz como los órganos asimiladores. Las cutinas, celulosas y ligninas son el resultado de esta evolución molecular en busca de la "no biodegradabilidad". Es instructivo examinar lo que esto significa para cada tipo de sustancias, pero no es éste el lugar de hacerlo. Lo que sí merece la pena añadir es que la evolución ha continuado, en sus dos aspectos, químico y estructural, para dar las maderas preciosas (ébano, caoba, etc.), que conviene aguanten mucho tiempo en condiciones de gran humedad y frecuencia de hongos y otros destructores potenciales. Compárense la compacidad, dureza y resistencia de estas maderas con las de las coníferas y caducifolias de la región templada. La evolución de aquellas maderas preciosas armoniza con etapas terminales de una sucesión que lleva consigo una tasa de renovación muy lenta. Los recursos constituidos por tales maderas no son renovables en la práctica, o lo son muy lentamente, lo que ha de hacer desistir de cualquier forma de explotación. La caulifloria que se manifiesta en alguna de estas plantas es una protección suplementaria, al hacer independientes las flores y los frutos de los brotes tiernos.

#### LAS FORMAS DE VEGETACIÓN

La evolución del sistema de soporte y transporte de los macrófitos es ejemplo de escalada evolucionaria. La competencia por la luz prima a un desarrollo en altura, pero puede ocurrir que el período vegetativo sea tan corto que no dé lugar a que la competencia llegue muy lejos. O se puede establecer un *statu quo* entre componentes heterogéneos y todos, en general, de poca altura, de una vegetación. Obviamente, las selvas húmedas de actividad vegetativa no ininterrumpida ofrecen los mejores ejemplos de arquitectura terminal. Como expresión común de propiedades fundamentales de todos los tipos de vegetación podría usarse la relación entre producción y biomasa, o bien el cociente entre la biomasa de las partes asimiladoras y la biomasa total. El rango de valores queda comprendido entre el máximo en el plancton y el mínimo en la selva tropical húmeda, aunque algunas vegetaciones de desierto alcanzan también valores mínimos en el cociente hojas/madera. Se presenta una dificultad en la delimitación entre la biomasa y la "necromasa" en la madera, puesto que una parte de la misma no puede propiamente considerarse como viva.

La sucesión ecológica tiene como característica la capitalización de una parte de la producción en forma de estructuras más o menos persistentes. Esta acumulación es imposible si existe una explotación por parte de agentes externos, que retiran lo que, en otro caso, sería una posible inversión en estructuras duras. En el fitoplancton se trata de

la sedimentación y del consumo por parte de animales filtradores. En la vegetación terrestre pueden ser agentes físicos, erosión, como en acantilados, canchales, etc., y la explotación humana o por parte de animales. Zonas de la antigua pradera norteamericana hubieran podido llegar a bosque si no fuera por el bison. Uno de los fundamentos de la "revolución verde" ha sido conseguir plantas con un alto cociente producción/biomasa, a base de reducir los órganos de sostén y transporte. Esta misma tendencia está presente en el cultivo de árboles frutales miniaturizados. Si se tiene en cuenta todo esto, se interpreta con facilidad la enorme diferencia en el cociente producción/biomasa entre el plancton y la vegetación terrestre. La diferencia se matiza porque la biomasa incluye en las plantas superiores el sistema auxiliar viario. En una formulación más general, tendríamos que poner, en cada caso, la relación entre la producción y los materiales mantenidos, que pueden o no intervenir en la producción, y que consisten en los propios productores, incluyendo sus sistemas de transporte y sostén, más los animales y aun otros materiales (por ejemplo, si incluimos al hombre, ¿por qué no contabilizar también los artefactos exosomáticos?, que son dependientes de los ingresos totales si, como es general, consumen energía).

Si empezamos a pensar de esta manera llegaremos fácilmente a la conclusión de que los troncos y raíces son órganos "culturales" perfectamente comparables con las ciudades, carreteras y demás vías de comunicación humanas, así como con los termiteros y otras construcciones de los animales. El calificativo de "cultural", en el sentido de resultado de una interacción entre una predisposición genética y unas características particulares de entorno, es perfectamente aplicable al cormo de los macrófitos, del que no existen dos idénticos. Esta organización "cultural" desvía también notablemente los resultados de una competencia teórica entre genotipos. Todo esto, por supuesto, da razón de las dificultades para crear una "demografía" o estudio de las poblaciones de plantas, inspirada en la tradicional demografía, que se basa en el estudio de las poblaciones humanas o de animales. El problema no se resuelve imaginando individuos unitarios en las plantas, en forma de brotes o ramitas, o hablando de organismos modulares.

La tendencia a incrementar la participación de materiales relativamente pasivos en la biomasa es una característica manifiesta en el desarrollo de la vegetación macrofítica, tal como se ha bosquejado. Los críticos más duros del concepto de sucesión interpretan los cambios estructurales y funcionales, que se han relacionado con ella, como el simple resultado de correlaciones entre tamaño, longevidad y lentitud de crecimiento.

La tradicional clasificación de las formas vegetales en hierbas, arbustos y árboles, hecha más respetable a través de los tipos biológicos de Raunkjaer, resulta ser, después de todo, muy sensata. Se trata simplemente de la relación entre los materiales persistentes y los materiales productores de temporada. Ya que la luz y los nutrientes son función de la superficie, aquella relación corresponde a la altura de la vegetación. Las estructuras persistentes protegen al suelo, acumulan agua y ayudan al transporte horizontal. En general, convierten en utilizables, o internalizan, una fracción creciente de aquellas alteraciones que son más frecuentes en el espectro de perturbación ambiental. Permiten reemprender la vegetación después de una pausa más o menos larga. Basta comparar la vegetación del lecho de un río con una secuoya.

#### MACRÓFITOS Y HERBÍVOROS

El tamaño de los animales se relaciona inversamente con la tasa de renovación de sus poblaciones, y ambas características, combinadas, definen bastante bien los papeles respectivos de las poblaciones, cuyos individuos interactúan. Normalmente el depredador es mayor, con una tasa de renovación de sus poblaciones más lenta, y la evolución suele favorecer diferencialmente su capacidad de aprender (los inicios de una "cultura"). Cuando la especie dependiente es más pequeña y sus generaciones se suceden más rápidamente que en la especie que proporciona el sustento, se habla de parásito. Por supuesto el principal control lo tiene el donador. La misma diversificación se ob-

serva entre los animales fitófagos. Los fitófagos muy pequeños, con un tiempo de generación breve, se suelen calificar de parásitos. La "guerra química" ha forzado una gran especialización y fuerte segregación. Por razones probablemente indirectas, su abundancia guarda relación con la tasa de renovación de la vegetación de que dependen. En todos los bosques se manifiesta un hecho, especialmente exagerado en los tropicales húmedos, consistente en que la fracción de hojas comidas por insectos, y otros daños aparentes a la vegetación, son relativamente pequeños y fácilmente pasan inadvertidos. En las áreas de crecimiento secundario más rápido, o en plantaciones artificiales o fertilizadas de forma discontinua, los daños causados por los pequeños fitófagos son visibles, a veces extraordinariamente aparentes, con gran número de orugas y otros animales a la vista. Plantas de crecimiento muy rápido acumulan menos defensas químicas y plantas característicamente de temporada, como lo son muchas gramíneas, no son nada tóxicas. Las plagas se ceban en cultivos de rápido crecimiento, donde el flujo de azúcares es más rápido que la acumulación de posibles disuasores.

Con lo prometedor que es este tema, sobre el que tanto se ha escrito, prefiero, sin embargo, ocuparme de los grandes herbívoros, de los que no merecen, bajo ningún concepto, la calificación de parásitos. Es decir, los que han interesado más al Dr. Montserrat, como atestiguan los numerosos trabajos que ha dedicado al estudio de las relaciones entre pastos y ganado.

La utilización de los tejidos vegetales, a causa de la celulosa y de otros compuestos, seleccionados precisamente por su poca biodegradabilidad relativa, ha exigido, por parte de los grandes vertebrados, una escalada consistente en la adquisición de "reactores", de los que el mejor ejemplo, aunque no el único, es el rumen de los rumiantes. Estos animales son realmente ecosistemas ambulantes, con un reactor para tratamiento de moléculas duras por la acción de microorganismos seleccionados. El alimento se divide entre los dos sistemas heterotróficos: de una parte el formado por microorganismos, con una tasa de renovación individual muy grande; de otra parte el constituido por el vertebrado, cuyas poblaciones se renuevan muy lentamente.

Todo esto obliga a meditar los conceptos de eficiencia metabólica y ecológica. En este sentido, la interacción con los macrófitos es diversa: hay distintas modalidades en el pastar, según la altura y la forma del corte, más los efectos secundarios, como el pisoteo, y otros menos analizados, como pueden ser el influjo sobre la forma de crecimiento y propagación del pasto, para no hablar de efectos, todavía no suficientemente confirmados, de la acción de la saliva sobre los mecanismos fisiológicos de producción del vegetal. Puede haber también una selección a favor de plantas con diversos tipos de defensa. Las más efectivas pueden ser de tipo químico, como es obvio en tantas especies que acumulan principios tóxicos. Los taninos constituyen supuestas defensas muy generalizadas, que, por lo visto, son efectivas. Parece que la evolución en los rumiantes se ha dirigido hacia la producción de proteínas que están en la saliva y que fijan y hacen inocuos los taninos (ROBBINS *et al.*, 1987), más abundantes en venados (*Odocoileus*) que en vacas y ovejas. Puesto que las agallas acumulan grandes cantidades de ácido tánico, que precipita las proteínas, la presencia de agallas en las hojas de una planta podría actuar como disuasoria de los herbívoros ordinarios. Las agallas o cecidios son más frecuentes en la región templada que en la tropical, en el sentido de que prolongan el suministro de sustento al insecto que las ha producido, durante una fase en la que la actividad vegetativa se halla interrumpida. Esta situación parece tan absurdamente desfavorable para el donador, y tan inexplicablemente gratuita para el insecto, que hizo surgir desorbitadas especulaciones teleológicas.

En el curso de la evolución, la mayor parte de las estirpes de los que ahora son grandes herbívoros han ido aumentando de tamaño, por presiones diversas, y con el resultado de escapar así al riesgo de sucumbir ante depredadores que no pudieron aumentar de manera proporcional. Rinocerontes y elefantes, lo mismo que grupos extintos de dinosaurios, tienen o han tenido poco que temer a depredadores. De forma análoga, pueden encontrarse buenas razones para aceptar, por las mismas causas, un factor com-

plementario a favor de la evolución de los macrófitos hacia un aumento de tamaño. De esta manera los árboles se desembarazarían de grandes fitófagos, tanto por el efecto mecánico de troncos y ramas, como porque estas partes duras constituyen una reserva, un banco de genes bien protegido, aun si se llega a una destrucción considerable de las porciones tiernas, cuando éstas no tienen una defensa especial.

Esta interacción, como ocurre tan frecuentemente en evolución, conduce a una escalada, y hay animales, como los elefantes y las jirafas, capaces de manejar, de una u otra forma, vegetales de gran tamaño. Más poderoso es el hombre, en el que ésta capacidad se apoya en dispositivos exosomáticos, desde los antiguos, consistentes en el hacha y el fuego, hasta toda la maquinaria moderna. En realidad, la vegetación continental fue dueña del espacio hasta encontrar en el hombre un interlocutor a su medida. En el hombre también ha sido exosomática la vía de la utilización de mucho material con exceso de celulosa u otros materiales no digeribles.

#### BIBLIOGRAFÍA

- MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Ediciones Omega, Barcelona.
- ROBBINS, C.T.; MOLE, S.; HAGERMAN, A.E. & HANLEY, T.A. (1987). Role of tannins in defending plants against ruminants: Reduction in dry matter digestion? *Ecology*, 68: 1.606-1.615.
- ROSENTHAL, G.A., JANZEN, D.A. (edit.) (1979). *Herbivores. Their interaction with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York.