Pontificia Universidad
JAVERIANA
Cali

Facultad de Ingenieria y Ciencias

Acta de Correcciones al Proyecto de Grado
Biología

Fecha: 25 de enero del 2024

Autor: Jean Karlo Delgado Florez

Nombre del Proyecto de Grado: Efectos de la herbivoría por orugas en la incidencia de mecanismos físicos anti-herbivoría en plantas tropicales del orden Malpighiales.

Directores: Ángel Vale González, PhD
Danny Rojas Martin, PhD

Como indica el artículo 2.27 de las Directrices de Trabajo de Grado, he verificado que los estudiantes indicados arriba han implementado todas las correcciones que los Jurados del Proyecto de Grado definieron que se efectuaran, como consta en el Acta de Calificación correspondiente.

Firma del Primer Director del Proyecto de Grado

Firma del Segundo Director del Proyecto de Grado

Nota de Aceptación

Aprobado por el Comité de Trabajo de Grado en cumplimiento de los requisitos exigidos por la Pontificia Universidad Javeriana para optar el título de Biólogo.

Dr. HERNAN CAMILO ROCHA NIÑO
Decano Facultad de Ingeniería

DR. MATEO LOPEZ VICTORIA
Director Carrera Biología

DR. ÁNGEL VALE GONZÁLEZ
Director Trabajo de Grado

DR. DANNY ROJAS MARTIN
Co-Director Trabajo de Grado

DR. HAROLD SUÁREZ-BARON
Jurado 1

DR. RODRIGO FELIPE ESTELA
Jurado 2

Santiago de Cali, 25 de enero de 2024

Señores
Pontificia Universidad Javeriana Cali
Director Carrera de Biología
Santiago de Cali

Cordial saludo,

Me permito informarle que el estudiante Jean Karlo Delgado Florez de la carrera de biología con código 8947568, trabajó bajo mi dirección en el Trabajo de Grado denominado **"Efectos de la herbivoría por orugas en la incidencia de mecanismos físicos anti-herbivoría en plantas tropicales del orden Malpighiales**" el cual fue sustentado exitosamente.

Atentamente,

Ángel Vale González, PhD
Firma del Director Trabajo de Grado

Danny Rojas Martín, PhD
Firma del Co-Director Trabajo de Grado

Efectos de la herbivoría por orugas en la incidencia de mecanismos físicos anti-herbivoría en plantas tropicales del orden Malpighiales

Trabajo de grado para optar al título de Biólogo

Autor: Jean Karlo Delgado Florez[1]*
Directores: Ángel Vale González, PhD[2]; Danny Rojas Martin, PhD[3]

1 Programa de Biología, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.
2 Centro de Ciencia Fundación *Andoke*, Colombia.
3 Departamento de Ciencias Naturales y Matemáticas, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana Cali, Colombia.
*** Correo electrónico:** jeank0430@javerianacali.edu.co

Resumen. Las relaciones antagonistas entre plantas y animales son motores de biodiversidad que se han estudiado ampliamente. Sin embargo, en el caso específico de las interacciones entre orugas herbívoras y plantas, los estudios individuales dificultan tener una visión global sobre el efecto de estas interacciones en la evolución de las estrategias de defensa por parte de las plantas. En este trabajo de grado se exploraron las interacciones entre las plantas tropicales del orden Malpighiales y orugas herbívoras (Lepidoptera). Específicamente se evaluó la relación entre la incidencia de varios mecanismos físicos de defensa anti-herbivoría con relación a la riqueza y periodo de actividad de las mariposas que las ovipositan. Se examinaron modelos de regresión logística filogenética en un marco de máxima verosimilitud con datos que se obtuvieron en observaciones de campo y en revisión bibliográfica. Se encontró que la cantidad de estrategias físicas de defensa presentes en los géneros (i.e. espinescencia, pubescencia, nectarios extraflorales y falsos huevos) se relaciona significativamente con la riqueza de géneros de mariposas que utilizan los géneros de Malpighiales como plantas hospederas, y más específicamente con los géneros de mariposas diurnas. Por su parte, al evaluar individualmente cada mecanismo, se detectó una relación significativa (también positiva) para la presencia de nectarios extraflorales. La existencia de un mayor número de mecanismos de defensa en relación a una mayor riqueza de orugas confirma la hipótesis de que la diversidad de herbívoros puede impulsar la diversificación de las plantas. Los nectarios extraflorales no solo constituyen una de las estrategias anti-herbovría más comunes en Malpighiales, sino también en angiospermas, estableciendo un vínculo con hormigas que actúan como defensoras. Este estudio contribuye a la comprensión de estas complejas interacciones e ilustra la necesidad de considerar múltiples factores al estudiar los mecanismos físicos de defensa en las plantas tropicales del orden Malpighiales y otros sistemas.

Palabras clave: interacciones bióticas, nectarios extraflorales, pubescencia, espinescencia, falsos huevos.

Abstract. The antagonistic relationships between plants and animals are drivers of biodiversity that have been extensively studied. However, in the specific case of interactions between herbivorous caterpillars and plants, individual studies make it challenging to have a comprehensive understanding of the effect of these interactions on the evolution of plant defense strategies. This undergraduate thesis explores the interactions between tropical plants of the order Malpighiales and herbivorous caterpillars (Lepidoptera). Specifically, we evaluated the relationship between the incidence of various physical anti-herbivory defense mechanisms and the richness and activity period of the butterflies that oviposit on them. We examined phylogenetic logistic regression models within a maximum likelihood framework using data that we obtained from field observations and literature review. We found that the number of physical defense strategies present in the genera (i.e., spinescence, pubescence, extrafloral nectaries, and fake eggs) is significantly correlated with the richness of butterfly genera that use Malpighiales genera as host plants, and more specifically, with genera of diurnal butterflies. When evaluating each mechanism individually, we detected a significant (also positive) relationship for the presence of extrafloral nectaries. The existence of a greater number of defense mechanisms in relation to a higher richness of caterpillars confirms the hypothesis that herbivore diversity can drive plant diversification. Extrafloral nectaries not only are one of the most common anti-herbivory strategies in Malpighiales but also in angiosperms, establishing a link with ants that act as defenders. This study contributes to the understanding of these complex interactions and illustrates the need to consider multiple factors when studying physical defense mechanisms in tropical plants of the order Malpighiales and other systems.

Keywords: biotic interactions, extrafloral nectaries, pubescence, espinescence, false eggs.

INTRODUCCIÓN

Las interacciones ecológicas han sido objeto de estudio e interés continuo en biología evolutiva (Jones y Gomulkiewicz, 2012). Estas interacciones implican la relación entre organismos vivos en un entorno particular, y han desempeñado un papel crucial en la formación y el mantenimiento de los ecosistemas a lo largo de la evolución de la vida en nuestro planeta (Fraser et al., 2021). Estos vínculos entre organismos, ya sean de competencia, depredación, mutualismo o parasitismo, han influido profundamente en la diversidad biológica y han promovido la aparición de nuevas especies y linajes (Benkman, 2013; Quintero y Landis, 2020).

Entre las interacciones ecológicas, las relaciones antagónicas que involucran competencia, depredación, y defensa contra depredadores han contribuido a las dinámicas de selección y adaptación que son fundamentales en la evolución de las especies (Nuismer y Thompson, 2006). En una escala evolutiva, los organismos han desarrollado una diversidad

de estrategias y contramedidas para sobrevivir y prosperar en un mundo de interacciones competitivas (Brockhurst y Koskella, 2013), desde las complejas estrategias de camuflaje y cripsis hasta los intrincados sistemas de defensa química (Agrawal, 2007; Stevens y Ruxton, 2019). En este contexto, la herbivoría ha sido un área particularmente significativa de estudio. Las plantas, como organismos sésiles, han desarrollado una variedad de estrategias físicas y químicas para evitar el ataque de los herbívoros y proteger sus recursos (Nelson y Kursar, 1999; Rasmann y Agrawal, 2009).

Dentro del vasto espectro de interacciones ecológicas, las plantas del orden Malpighiales han emergido como protagonistas destacadas debido a su diversidad (Xi et al., 2012) y las complejas relaciones que han establecido con los lepidópteros (Nylin et al., 2014). Este orden de plantas se distingue por albergar una variedad de mecanismos físicos anti-herbivoría. Entre ellos destacan la espinescencia, la pubescencia foliar, los nectarios extraflorales y los llamados falsos huevos. La espinescencia se refiere a las espinas o aguijones que proporcionan una defensa física drástica contra los herbívoros, específicamente las espinas, que están provistas de tejido vascular, y, como consecuencia, son rígidas. (Weber y Keeler, 2013). Por su parte, la pubescencia foliar involucra la presencia de pelos o tricomas, y actúa como una barrera para los herbívoros al dificultar su movimiento o contener sustancias tóxicas (Moles et al., 2020; Esser et al., 2023). En tercer lugar, los nectarios extraflorales funcionan como estrategia ecológica. Estas estructuras son glándulas productoras de néctar fuera de las flores que permiten establecer asociaciones mutualistas con hormigas u otros insectos que actúan como defensores de la planta, creando un sistema de protección contra los herbívoros (Wurdack y Zartman, 2019). Finalmente, una de las estrategias más especializadas se basa en un método de evitar la oviposición directa de las mariposas. En concreto, para varias especies del género *Passiflora* se ha reportado la producción de estructuras en sus hojas que imitan los huevos de las mariposas (De Castro et al., 2018). Estos falsos huevos, que pueden ser bidimensionales (apenas una mancha amarilla) o tridimensionales (con la forma y color de los huevos reales) engañan a las mariposas, las cuales deciden no ovipositar al detectarlos, y la planta evita la infestación por larvas (Lev-Yadun, 2016).

Muchas especies de lepidópteros han evolucionado en paralelo mecanismos que les permiten superar las defensas físicas y químicas de las plantas y obtener nutrientes de ellas (Wouters et al., 2014). Estas adaptaciones, que varían desde estructuras bucales modificadas hasta sistemas digestivos altamente especializados (Godfrey et al., 1989), podrían estar relacionadas con el periodo de actividad de las mariposas y son testimonio de una carrera co-evolutiva en curso.

Aunque a nivel taxonómico el periodo de actividad de las mariposas no sea una aproximación ideal para generar una clasificación exacta, este tipo de aproximación sí podría influir en otros ámbitos a nivel ecológico en las especies de mariposas y su interacción con las plantas (Scoble, 1992). Se sabe que las diferencias en la efectividad de los visitantes diurnos y nocturnos podrían implicar una especialización en las interacciones

planta-polinizador (Moreira et al., 2019). Las mariposas diurnas han desarrollado alas de colores brillantes, mientras que muchas polillas utilizan otros canales de comunicación; por ejemplo, pueden complementar los patrones de sus alas con fragancias para atraer parejas o repeler depredadores (De Avila y Freitas, 2011). Siguiendo esta aproximación en el campo de las interacciones antagónicas, se ha reportado que las mariposas diurnas tienden a poner menos huevos en comparación con las polillas nocturnas (Renwick y Chew, 1994). Este tipo de información específica entre mariposas diurnas y nocturnas es limitada, por lo que surge el interés en explorar si el periodo de actividad de las mariposas puede relacionarse con las estrategias de defensa de las plantas.

A pesar del extenso estudio de las interacciones antagónicas entre plantas y orugas herbívoras, las investigaciones suelen enfocarse en interacciones individuales (Yen, 2004; Kaminski y Freitas, 2010; Arantes-Garcia et al., 2021), limitándose a una especie particular de lepidóptero y una especie de planta. Esta aproximación aislada ha dejado un vacío en la comprensión global de estas dinámicas, ya que la verdadera riqueza de patrones y adaptaciones co-evolutivas sólo puede revelarse cuando se observan múltiples especies y familias de ambos lados (plantas y animales) en su conjunto. En este contexto, el orden Malpighiales se presenta como un sistema de estudio valioso, ya que representa una diversidad botánica significativa en los trópicos (Davis et al., 2005). Por lo tanto, se hace necesario ampliar el enfoque tradicional, explorando las interacciones planta-oruga en un contexto más amplio y comparativo. El presente estudio se enfoca en las interacciones planta-herbívoro dentro del orden Malpighiales, un orden que comprende 39 familias y 716 géneros de plantas (Cai et al., 2021). Al extender el análisis a múltiples géneros y familias dentro de este orden, se presenta la oportunidad de identificar patrones emergentes y adaptaciones compartidas entre diferentes especies. Este enfoque integral permitirá un entendimiento más profundo de cómo varían los mecanismos físicos de defensa anti-herbivoría en plantas tropicales, en función de la riqueza y el periodo de actividad de las mariposas que las ovipositan.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de estudio

Mediante una búsqueda bibliográfica se recopilaron datos sobre las interacciones entre plantas del orden Malpighiales y las mariposas con orugas herbívoras que utilizan estas plantas como hospederos en todas las regiones tropicales del planeta. Se utilizaron los buscadores de Web of Science, PubMed, Scopus y Google Scholar y las siguientes palabras clave, en español y en inglés: «Malpighiales», «plantas hospederas», «nectarios extraflorales», «pubescencia», «espinescencia» y «estrategias de defensa en plantas». Los resultados de la búsqueda se complementaron con observaciones de campo realizadas en el Centro de Ciencia Fundación Andoke. Este centro contiene un mariposario con una vasta

cantidad de especies de plantas y de mariposas. Cada interacción de herbivoría detectada en el mariposario entre plantas del orden Malpighiales y orugas está respaldada por fotografías.

Para cada especie de planta se registró la familia, el género, los mecanismos físicos de defensa y las especies de mariposas cuyas orugas se alimentan de la planta. Los mecanismos físicos de defensa se identificaron como pubescencia, espinescencia, producción de falsos huevos y presencia de nectarios extraflorales (Fig. 1). En el caso de las mariposas, se registró, además de la información taxonómica, su patrón de actividad: diurno o nocturno. En este estudio se optó por un enfoque a nivel de género en lugar de especie para las plantas, debido a la falta de especificidad en muchos de los artículos que se revisaron. Para la taxonomía de las plantas se siguió el Índice Internacional de Nombres de Plantas (www.ipni.org) y el sistema de clasificación APG, versión 14 (mobot.org/mobot/research/apweb/). Para la taxonomía de las mariposas se utilizó el Índice Global de Lepidópteros (www.gbif.org) y el sistema de clasificación ITIS (www.itis.gov).

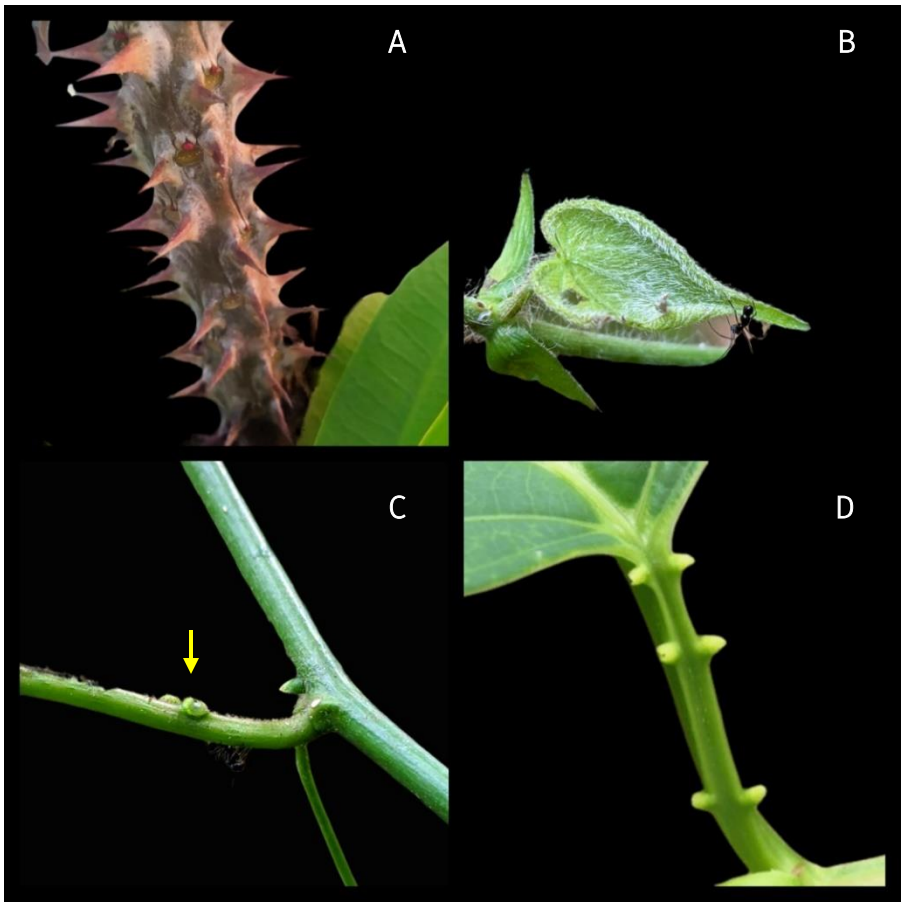


Figura 1. Ejemplos de mecanismos físicos de defensa anti-oruga en plantas. A: Espinescencia en *Euphorbia milii*. B: Pubescencia en *Dalechampia* sp. C: Nectario extrafloral (flecha amarilla) en *Passiflora suberosa*. D: Mimetismo de los huevos en las glándulas peciolares de *Passiflora quadrangularis*.

Filogenia y modelos de regresión logística

Las especies que están muy relacionadas entre sí evolutivamente pueden mostrar falta de independencia en los valores de sus caracteres como resultado de su parentesco. Esto implica que los análisis comparativos con cualquier grupo de especies deben evaluar cuál es el efecto de estas relaciones filogenéticas en los caracteres de interés (Felsenstein, 1985). Para controlar el posible efecto de las relaciones filogenéticas entre los géneros de plantas, en este estudio se utilizó la filogenia de Malpighiales de la base de datos TimeTree (https://timetree.org). Esta plataforma es un repositorio de filogenias moleculares calibradas en el tiempo de la mayoría de los grupos de organismos, que se han publicado en miles de estudios. En el caso específico de este orden de plantas, la filogenia incluyó 630 géneros. Con la biblioteca *ape* 5.7-1 de R (R Core Team, 2023) el árbol filogenético se podó para dejar los géneros que se encontraron durante la revisión bibliográfica y los muestreos en el mariposario Andoke. Dos de los géneros de plantas (*Buchnerodendron* y *Xylotheca*) con información relevante sobre su ecología de interacciones no aparecían en la filogenia y se excluyeron del estudio (Anexo 1).

Para examinar la relación evolutiva entre la incidencia (o sea, presencia/ausencia) de los mecanismos físicos de defensa en los géneros del orden Malpighiales con el número de especies de mariposas y su periodo de actividad, se utilizaron modelos lineales generalizados filogenéticos en un marco de máxima verosimilitud con la biblioteca *phylolm* versión 2.6.2 de R. Los parámetros se estimaron con 5000 réplicas de *bootstrap* en cada modelo. Primero se evaluó la relación entre la incidencia de los mecanismos de defensa y el número de especies, considerando todas las especies de mariposas, así como las especies diurnas y nocturnas por separado. Seguidamente se evaluó la relación entre la incidencia de la pubescencia y de los nectarios extraflorales con el número de especies, considerando, como en el caso anterior, todas las especies de mariposas, así como las especies diurnas y nocturnas por separado. Esto no se realizó para la espinescencia ni los falsos huevos, por encontrarse en muy baja frecuencia entre los géneros de plantas analizados. En total se evaluaron nueve modelos. En todos los casos el número de especies de mariposas se transformó como ln (x + 1) y se utilizó un nivel de significación de 0.05. Aunque en español se utiliza la coma para indicar los decimales, en este documento se utiliza el punto para que el formato coincida entre el texto, las tablas y las figuras.

RESULTADOS

Se consultaron 69 artículos y 2 libros y se realizaron 2 horas diarias de observaciones durante 3 meses (desde junio hasta agosto de 2023) en el mariposario Andoke. Se identificaron interacciones con lepidópteros en 23 de las 39 familias de plantas del orden Malpighiales. Dentro de estas familias, 62 géneros se identificaron como plantas hospederas de 151 géneros de mariposas. De estos 62 géneros de plantas, 22 que se distribuyen en 11

familias no mostraron evidencia de ninguno de los 4 mecanismos físicos de defensa analizados. Entre los 40 géneros restantes, la pubescencia y la presencia de nectarios extraflorales fueron los más frecuentes, presentes en 17 géneros en ambos casos. La espinescencia como único mecanismo físico de defensa se encontró solo en dos géneros. Los falsos huevos se encontraron en un solo género (*Passiflora*), en combinación con nectarios extraflorales. Las otras combinaciones involucraron también a los nectarios extraflorales con la espinescencia (*Croton*) y la pubescencia (*Manihot* y *Stigmaphyllon*). No se encontró ningún reporte de falsos huevos como único mecanismo físico de defensa (Fig. 2, Anexo 2).

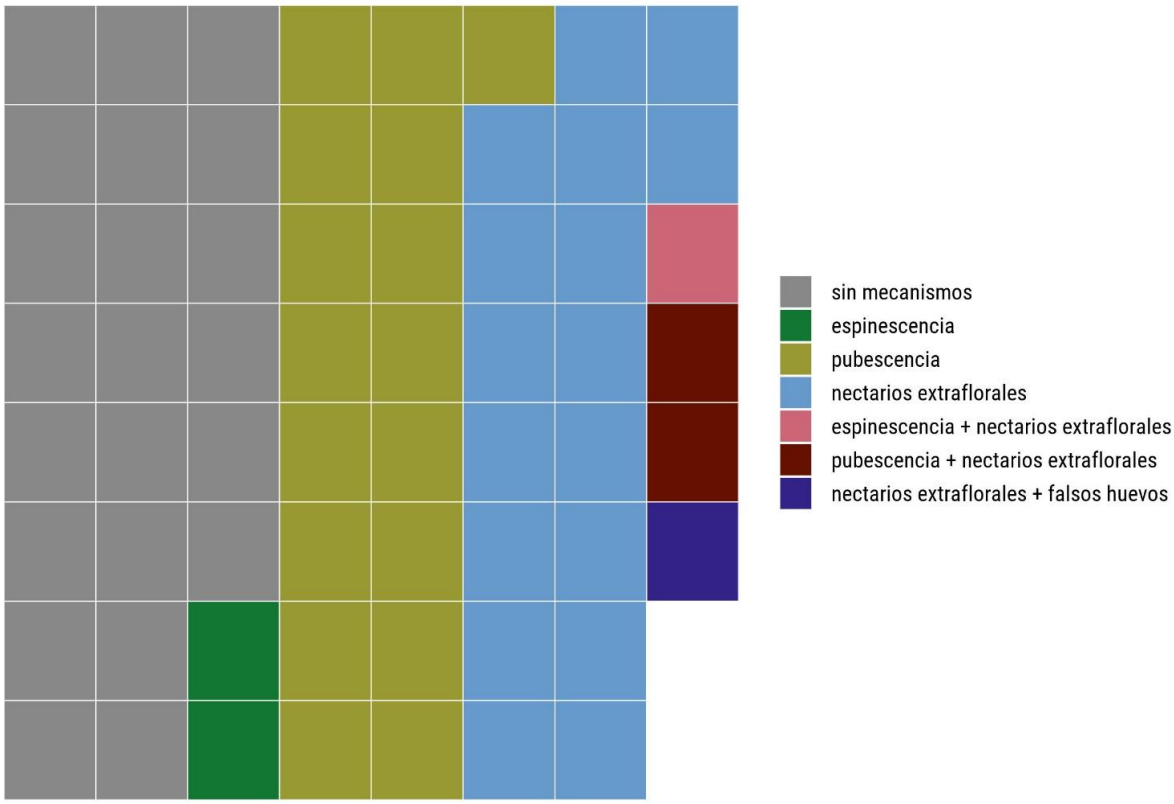


Figura 2. Ocurrencia de 4 mecanismos físicos de defensa anti-orugas en 62 géneros de plantas del orden Malpighiales. Cada cuadro representa un género de planta.

Un aumento en el número de especies de mariposas aumenta significativamente la probabilidad de que los géneros de Malpighiales desarrollen mecanismos físicos de defensa (Fig. 3, Tabla 1). Cada aumento de una unidad en el número de especies de mariposas se relaciona con un aumento de 3.46 en la probabilidad de que los géneros tengan mecanismos físicos de defensa. Esta probabilidad es similar (3.29) cuando la relación se analiza únicamente para las especies diurnas de mariposas. Sin embargo, en el caso de las especies nocturnas no existe una relación significativa entre su número y la presencia de mecanismos físicos anti-herbivoría.

Tabla 1. Parámetros de los modelos que exploran la relación de los mecanismos físicos de defensa anti-oruga en 62 géneros de Malpighiales con la cantidad de especies de mariposas que utilizan a esas plantas como hospederos. Se indican los límites inferior y superior del intervalo de confianza *bootstrap* al 95%.

Modelo **Variable**	**Estimación**	**Límite inferior**	**Límite superior**
mecanimos ~ ln (n_{especies} + 1)			
intercepto	-3.218	-5.168	-1.375
pendiente	3.455	1.807	5.023
mecanimos ~ ln ($n_{\text{especies diurnas}}$ + 1)			
intercepto	-2.633	-4.478	-1.030
pendiente	3.288	1.741	5.034
mecanimos ~ ln ($n_{\text{especies nocturnas}}$ + 1)			
intercepto	0.500	-0.105	1.124
pendiente	0.531	-0.365	1.837
pubescencia ~ ln (n_{especies} + 1)			
intercepto	-1.533	-3.011	-0.263
pendiente	0.587	-0.295	1.550
pubescencia ~ ln ($n_{\text{especies diurnas}}$ + 1)			
intercepto	-1.523	-3.004	-0.317
pendiente	0.666	-0.269	1.722
pubescencia ~ ln ($n_{\text{especies nocturnas}}$ + 1)			
intercepto	-0.717	-1.383	-0.112
pendiente	-0.075	-1.131	0.813
nectarios extraflorales ~ ln (n_{especies} + 1)			
intercepto	-2.176	-4.055	-0.666
pendiente	1.154	0.255	2.318
nectarios extraflorales ~ ln ($n_{\text{especies diurnas}}$ + 1)			
intercepto	-2.090	-3.858	-0.670
pendiente	1.201	0.208	2.446
nectarios extraflorales ~ ln ($n_{\text{especies nocturnas}}$ + 1)			
intercepto	-0.764	-1.774	0.221
pendiente	0.513	-0.355	1.529

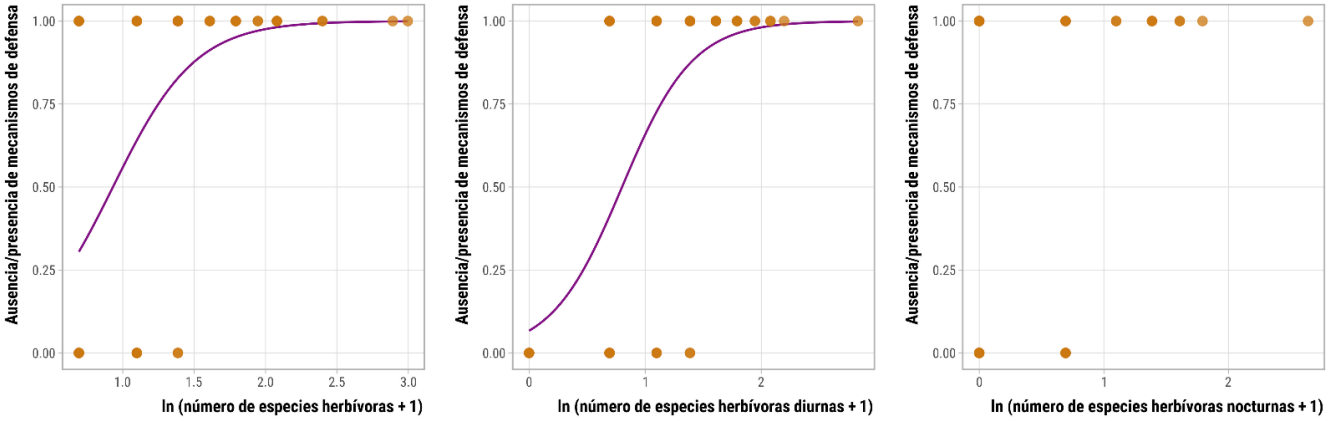


Figura 3. Relación entre la incidencia de mecanismos físicos de defensa anti-oruga y la cantidad de especies de mariposas en 62 géneros de plantas del orden Malpighiales.

El desarrollo de nectarios extraflorales se relaciona significativamente con el número de especies de mariposas (Fig. 4, Tabla 1). Específicamente, cada aumento de una unidad en el número de especies de mariposas diurnas se relaciona con un aumento de 1.2 (1.15 cuando se consideran tanto a las especies de mariposas diurnas como nocturnas) en la probabilidad de que los géneros de plantas hayan desarrollado nectarios extraflorales. No se encontró una relación significativa para la pubescencia (Fig. 4).

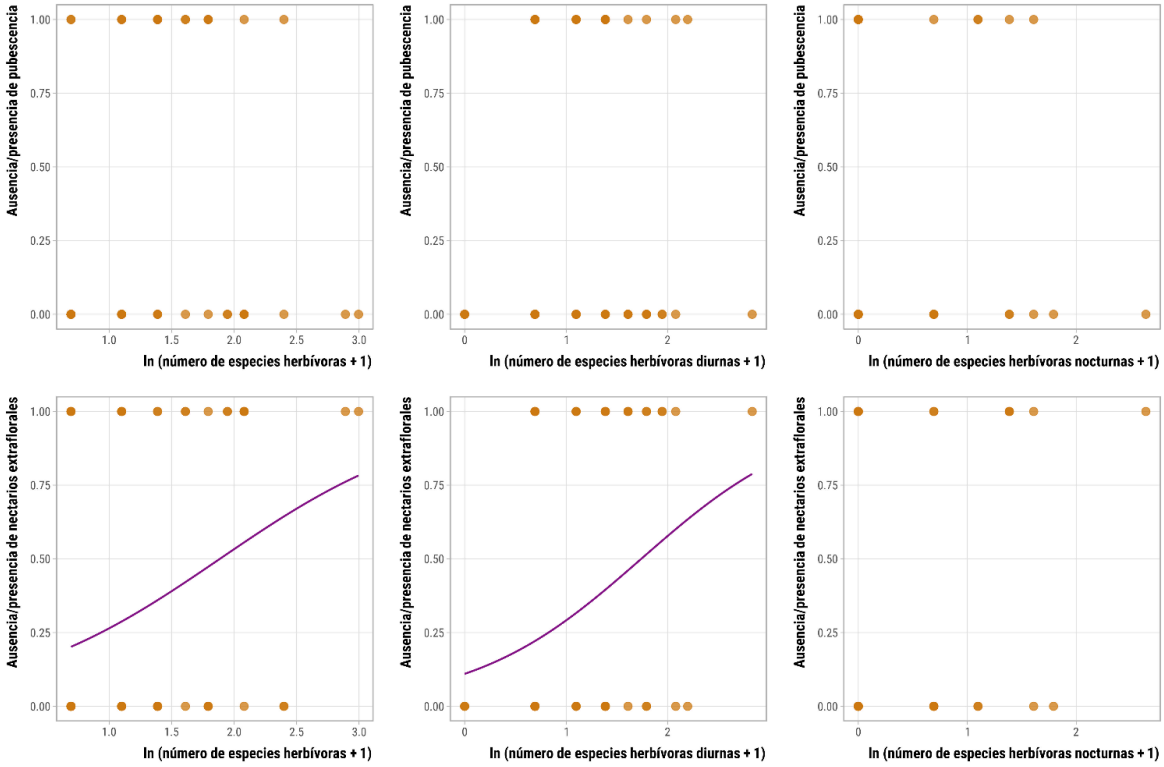


Figura 4. Relación entre la incidencia de dos mecanismos físicos de defensa anti-oruga y la cantidad de especies de mariposas en 62 géneros de plantas del orden Malpighiales.

DISCUSIÓN

Cuatro de los principales mecanismos físicos de defensa anti-herbivoría en angiospermas están presentes en las plantas del orden Malpighiales (ver Fig. 2). En particular, la incidencia encontrada de los nectarios extraflorales coincide con la predominancia de este mecanismo, no sólo en este orden, sino también en 33 de los 65 órdenes de plantas con flores, constituyendo aproximadamente el 1-2% de todas las especies de plantas vasculares y el 21% de las familias conocidas (Weber y Keeler, 2013). Esto sugiere que los nectarios extraflorales son una estrategia proactiva que protege a las plantas, especialmente contra los artrópodos herbívoros (Rudgers y Gardener, 2004), al proporcionar una fuente de néctar que atrae principalmente a hormigas oportunistas (Pires et al., 2017; Mehltreter et al., 2022). Además, este mecanismo físico de defensa demuestra una alta eficiencia en la prevención de ataques herbívoros debido a la territorialidad conocida de las hormigas (Dejean et al., 1997; Moura y Del-Claro, 2023). Es importante tener en cuenta que cualquier especie de hormiga capaz de buscar alimento en la vegetación puede acceder a los nectarios extraflorales, lo que resulta en una amplia variedad de especies de hormigas que visitan plantas portadoras de estos nectarios (Marazzi et al., 2013; Staab et al., 2017). Por otro lado, la presencia menos común de espinescencia pudiera explicarse porque durante la diversificación de las angiospermas varios linajes de insectos, incluidas las orugas de muchas especies de mariposas, han desarrollado adaptaciones que les permiten superar la espinescencia (Saarinen y Daniels, 2006; Agrawal et al., 2009). Ahora bien, la alta incidencia de pubescencia puede explicarse no solo como mecanismos anti-orugas al constituir estas estructuras una barrera física que puede dificultar la alimentación y, como ocurre en muchas especies de plantas, estar asociadas a sustancias urticantes. La pubescencia también puede explicarse por su función en el aislamiento térmico de las plantas, lo que se observa, por ejemplo, a grandes altitudes, donde la pubescencia es un fenómeno muy común. Por último, la presencia de falsos huevos en un solo género del orden botánico de interés resalta la rareza de esta estrategia específica en Malpighiales, lo que indica posiblemente que se trata de una adaptación específica a ciertos tipos de herbívoros. Las pasifloras (*Passiflora*), por ejemplo, ha desarrollado esta estrategia en respuesta a su estrecha relación con las mariposas del género *Heliconius* (Benson et al., 1975), siendo el género de plantas donde más frecuentemente se presenta esta estrategia (De Castro et al., 2018; ver Shapiro 1981).

El análisis de regresión logística reveló una relación significativa entre la riqueza de especies herbívoras por género vegetal y la presencia de mecanismos físicos de defensa en las especies de plantas que lo conforman (ver Fig. 3). Esta relación parece ser especialmente importante en el caso de la presencia o no de nectarios extraflorales (ver Fig. 4). Este hallazgo se alinea con la teoría ecológica que postula que las plantas en ambientes tropicales, ricos en biodiversidad, desarrollan diversos mecanismos para hacer frente a las presiones de herbivoría (Becerra, 2015; Spicer et al., 2022). La relación positiva observada

entre la riqueza de orugas y la diversidad de mecanismos de defensa sugiere un proceso dinámico de coevolución. A medida que las orugas desarrollan estrategias específicas para alimentarse de ciertas plantas, estas últimas evolucionan mecanismos para repeler o mitigar estos ataques. Este fenómeno arroja luz sobre las complejidades de las interacciones biológicas en este sistema específico, proporcionando una valiosa perspectiva sobre las dinámicas de coevolución entre las plantas y sus herbívoros. La existencia de un mayor número de mecanismos de defensa en respuesta a una mayor riqueza de orugas sugiere que la diversidad de herbívoros puede impulsar la diversidad de las plantas. La competencia por recursos y la presión herbívora han llevado a las plantas a diversificar sus estrategias de defensa, creando así un entorno donde la coexistencia de numerosas especies vegetales se ve facilitada. Este fenómeno puede tener implicaciones significativas para la conservación, ya que resalta la importancia de mantener la diversidad de herbívoros para preservar la diversidad de las plantas en las regiones (Ramírez-Mejía y Mendoza, 2010).

La fuerte asociación entre las especies diurnas de mariposas y la presencia de nectarios extraflorales puede estar vinculada a los patrones de oviposición de las mariposas, que podrían ser más abundantes durante el día (Nowicki et al., 2009). No obstante, hay que considerar que las mariposas diurnas resultan más atractivas y en general despiertan más interés que las nocturnas (son más carismáticas, se utilizan en el turismo de naturaleza y la zoocría, entre otras razones) (Aiello, 1992). Además, su patrón diurno de actividad facilita el estudio de su biología reproductiva por parte de los investigadores. A esto se une que su biología reproductiva es más fácil de estudiar que en las especies nocturnas, y que a diferencia de estas, aquellas suelen pertenecer a unas pocas familias de fácil reconocimiento taxonómico (Fenemore, 1988; Ramírez y MacGregor, 2016). Todos estos elementos explicarían porqué se ha detectado un mayor número de interacciones entre plantas y orugas para las mariposas diurnas. Sin embargo, es crucial tener en cuenta que, según estimaciones de diversidad de especies en todo el orden, aproximadamente entre el 75% y el 85% de los lepidópteros son nocturnos (Kawahara et al., 2018), lo que pone de manifiesto la enorme urgencia de realizar más estudios en este tipo de lepidópteros.

En tal contexto, resulta importante reconocer las limitaciones de este estudio. En primer lugar, los datos se encuentran restringidos a un sistema específico, el orden Malpighiales, y dentro de este, a los géneros para los que se obtuvo información. Aunque esto proporciona un acercamiento incompleto, los resultados significativos de esta investigación incluyen la mayoría de los datos que hay disponibles para este orden de plantas en todos los trópicos. No obstante, es fundamental tener presente que este sistema en particular no abarca todas las interacciones en la naturaleza. La naturaleza es intrincada y diversa, con innumerables variables y conexiones que influyen en los procesos biológicos. Esta limitación subraya la necesidad de futuras investigaciones que abarquen una gama más amplia de sistemas y contextos para obtener una comprensión más completa de las interacciones entre plantas y orugas, de ser posible incorporando también no sólo los mecanismos físicos de defensa, sino también los químicos.

AGRADECIMIENTOS. Quiero dedicar un primer agradecimiento a mi familia, quienes me han apoyado incondicionalmente a lo largo de mi trayectoria académica, especialmente a mi madre, padre, hermano, abuelas y primos. Además, deseo agradecer profundamente a cada docente que formó parte de mi proceso de aprendizaje y contribuyó a mis conocimientos actuales. Asimismo, quiero mostrar mi más sincera gratitud a los profesores Dr. Ángel Vale y Dr. Danny Rojas, no sólo por su excelente dirección en mi trabajo de grado, sino también por la inmensa calidad humana que los caracteriza y por haberme apoyado en más de una ocasión fuera del ámbito académico. Agradezco a todos y cada uno de mis compañeros de la carrera, con quienes compartí todo tipo de momentos que de alguna manera me impulsaron en este proceso académico, especialmente a un gran amigo cercano como David Ruiz. Por último, también quiero expresar mi agradecimiento a Maria Tamayo, Alejandro del Valle y todo el personal del Museo Natural Fundación Andoke, por abrirme las puertas de su santuario, lo cual fue vital para mi inspiración en este trabajo de grado, así como por respaldar las iniciativas de investigación en diversos aspectos de la Biología, permitiendo continuar mi labor científica.

REFERENCIAS

Aiello, A. (1992). Nocturnal butterflies in Panama, Hedylidae (Lepidoptera: Rhopalocera). *In Insects of Panama and Mesoamerica*.

Agrawal, A. A. (2007). Macroevolution of plant defense strategies. *Trends in ecology y evolution*, 22(2), 103-109.

Agrawal, A. A., Fishbein, M., Jetter, R., Salminen, J. P., Goldstein, J. B., Freitag, A. E., y Sparks, J. P. (2009). Phylogenetic ecology of leaf surface traits in the milkweeds (*Asclepias* spp.): chemistry, ecophysiology, and insect behavior. *New Phytologist*, 183(3), 848-867.

Arantes-Garcia, L., Maia, R. A., Valadão, P., Oki, Y., y Fernandes, G. W. (2021). *Dryas iulia* (Lepidoptera, Nymphalidae) larval preference and performance on four sympatric *Passiflora* hosts. *European Journal of Ecology*, 7(1).

Becerra, J. X. (2015). On the factors that promote the diversity of herbivorous insects and plants in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(19), 6098-6103.

Benkman, C. W. (2013). Biotic interaction strength and the intensity of selection. *Ecology Letters*, 16(8), 1054-1060.

Benson, W. W., Brown Jr, K. S., y Gilbert, L. E. (1975). Coevolution of plants and herbivores: passion flower butterflies. *Evolution*, 659-680.

Brockhurst, M. A., y Koskella, B. (2013). Experimental coevolution of species interactions. *Trends in ecology y evolution*, 28(6), 367-375.

Cai, L., Xi, Z., Lemmon, E. M., Lemmon, A. R., Mast, A., Buddenhagen, C. E., y Davis, C. C. (2021). The perfect storm: gene tree estimation error, incomplete lineage sorting, and ancient

gene flow explain the most recalcitrant ancient angiosperm clade, Malpighiales. *Systematic Biology*, 70(3), 491-507.

Davis, C. C., Webb, C. O., Wurdack, K. J., Jaramillo, C. A., y Donoghue, M. J. (2005). Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist*, 165(3), E36-E65.

De Castro, E. C., Zagrobelny, M., Cardoso, M. Z., y Bak, S. (2018). The arms race between Heliconiine butterflies and *Passiflora* plants–new insights on an ancient subject. *Biological Reviews*, 93(1), 555-573.

De Avila, R. S., y Freitas, L. (2011). Frequency of visits and efficiency of pollination by diurnal and nocturnal lepidopterans for the dioecious tree *Randia itatiaiae* (Rubiaceae). *Australian Journal of Botany*, 59(2), 176-184.

Dejean, A., Bourgoin, T., y Gibernau, M. (1997). Ant species that protect figs against other ants: result of territoriality induced by a mutualistic homopteran. *Ecoscience*, 4(4), 446-453.

Esser, H. J., Stuppy, W. H., y Van Welzen, P. C. (2022). Three new species and several typifications of *Breynia* (Phyllanthaceae) from Malesia. *Blumea-Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants*, 67(2), 132-138.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125(1), 1-15.

Fenemore, P. G. (1988). Host-plant location and selection by adult potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae): a review. *Journal of Insect Physiology*, 34(3), 175-177.

Fraser, D., Soul, L. C., Tóth, A. B., Balk, M. A., Eronen, J. T., Pineda-Munoz, S., y Lyons, S. K. (2021). Investigating biotic interactions in deep time. *Trends in Ecology y Evolution*, 36(1), 61-75.

Godfrey, G. L., Miller, J. S., y Carter, D. J. (1989). Two mouthpart modifications in larval Notodontidae (Lepidoptera): their taxonomic distributions and putative functions. *Journal of the New York Entomological Society*, 455-470.

Jones, E. I., y Gomulkiewicz, R. (2012). Biotic interactions, rapid evolution, and the establishment of introduced species. *The American Naturalist*, 179(2), 28-36.

Kaminski, L. A., y Freitas, A. V. (2010). Natural history and morphology of immature stages of the butterfly *Allosmaitia strophius* (Godart)(Lepidoptera: Lycaenidae) on flower buds of Malpighiaceae. *Studies on neotropical Fauna and Environment*, 45(1), 11-19.

Kawahara, A. Y., Plotkin, D., Hamilton, C. A., Gough, H., St Laurent, R., Owens, H. L., y Barber, J. R. (2018). Diel behavior in moths and butterflies: a synthesis of data illuminates the evolution of temporal activity. *Organisms Diversity y Evolution*, 18, 13-27.

Lev-Yadun, S. (2016). Caterpillar Mimicry. In: Defensive (anti-herbivory) Coloration in Land Plants. *Springer, Cham.* https://doi.org/10.1007/978-3-319-42096-7_56

Mehltreter, K., Tenhaken, R., y Jansen, S. (2022). Nectaries in ferns: their taxonomic distribution, structure, function, and sugar composition. *American Journal of Botany*, 109(1), 46-57.

Marazzi, B., Bronstein, J. L., y Koptur, S. (2013). The diversity, ecology and evolution of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Annals of botany*, 111(6), 1243-1250.

Moles, A. T., Laffan, S. W., Keighery, M., Dalrymple, R. L., Tindall, M. L., y Chen, S. C. (2020). A hairy situation: Plant species in warm, sunny places are more likely to have pubescent leaves. *Journal of Biogeography*, 47(9), 1934-1944.

Moura, R. F., y Del-Claro, K. (2023). Plants with extrafloral nectaries share indirect defenses and shape the local arboreal ant community. *Oecologia*, 201(1), 73-82.

Moreira, M. M., Miranda, A. S., de Sa-Haiad, B., Santiago-Fernandes, L. R., y de Lima, H. A. (2019). Diurnal versus nocturnal pollinators and the effect of anthesis onset on the reproductive success of *Agarista revoluta* (Ericaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 305, 375-384.

Nelson, A. C., y Kursar, T. A. (1999). Interactions among plant defense compounds: a method for analysis. *Chemoecology*, 9, 81-92.

Nowicki, P., Bonelli, S., Barbero, F., & Balletto, E. (2009). Relative importance of density-dependent regulation and environmental stochasticity for butterfly population dynamics. *Oecologia*, 161, 227-239.

Nuismer, S. L., y Thompson, J. N. (2006). Coevolutionary alternation in antagonistic interactions. *Evolution*, 60(11), 2207-2217.

Nylin, S., Slove, J., y Janz, N. (2014). Host plant utilization, host range oscillations and diversification in nymphalid butterflies: a phylogenetic investigation. *Evolution*, 68(1), 105-124.

Pires, M. S., Calixto, E. S., Oliveira, D. C., y Del-Claro, K. (2017). A new extrafloral nectary-bearing plant species in the Brazilian savanna and its associated ant community: nectary structure, nectar production and ecological interactions. *Sociobiology*, 64(3), 228-236.

Quintero, I., y Landis, M. J. (2020). Interdependent phenotypic and biogeographic evolution driven by biotic interactions. *Systematic biology*, 69(4), 739-755.

R Core Team. (2023). R: A lenguage and enviroment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: http://www.r-project.org/

Ramírez-Mejía, D., y Mendoza, E. (2010). El papel funcional de la interacción planta-mamífero en el mantenimiento de la diversidad tropical. *Biológicas*, 12(1), 8-13.

Ramírez-Restrepo, L., y MacGregor-Fors, I. (2016). Butterflies in the city: a review of urban diurnal Lepidoptera. *Urban Ecosystems*, 20(1), 171–182. doi:10.1007/s11252-016-0579-4

Rasmann, S., y Agrawal, A. A. (2009). Plant defense against herbivory: progress in identifying synergism, redundancy, and antagonism between resistance traits. *Current opinion in plant biology*, 12(4), 473-478.

Renwick, J. A. A., y Chew, F. S. (1994). Oviposition behavior in Lepidoptera. Annual review of entomology, 39(1), 377-400.

Rudgers, J. A., y Gardener, M. C. (2004). Extrafloral nectar as a resource mediating multispecies interactions. *Ecology*, 85(6), 1495-1502.

Saarinen, E. V., y Daniels, J. C. (2006). Miami blue butterfly larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymeoptera: Formicidae): new information on the symbionts of an endangered taxon. *Florida Entomologist*, 89(1), 69-74.

Scoble, M. J. (1992). The Lepidoptera. Form, function and diversity. *Oxford University Press*. 404

Shapiro, A. M. (1981). Egg-mimics of *Streptanthus* (Cruciferae) deter oviposition by *Pieris sisymbrii* (Lepidoptera: Pieridae). *Oecologia*, 48(1), 142–143. doi:10.1007/bf00347003

Spicer, M. E., Radhamoni, H. V. N., Duguid, M. C., Queenborough, S. A., y Comita, L. S. (2022). Herbaceous plant diversity in forest ecosystems: patterns, mechanisms, and threats. *Plant Ecology*, 223(2), 117-129.

Staab, M., Methorst, J., Peters, J., Blüthgen, N., y Klein, A. M. (2017). Tree diversity and nectar composition affect arthropod visitors on extrafloral nectaries in a diversity experiment. *Journal of Plant Ecology*, 10(1), 201-212.

Stevens, M., y Ruxton, G. D. (2019). The key role of behaviour in animal camouflage. *Biological Reviews*, 94(1), 116-134.

Weber, M. G., y Keeler, K. H. (2013). The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of botany*, 111(6), 1251-1261.

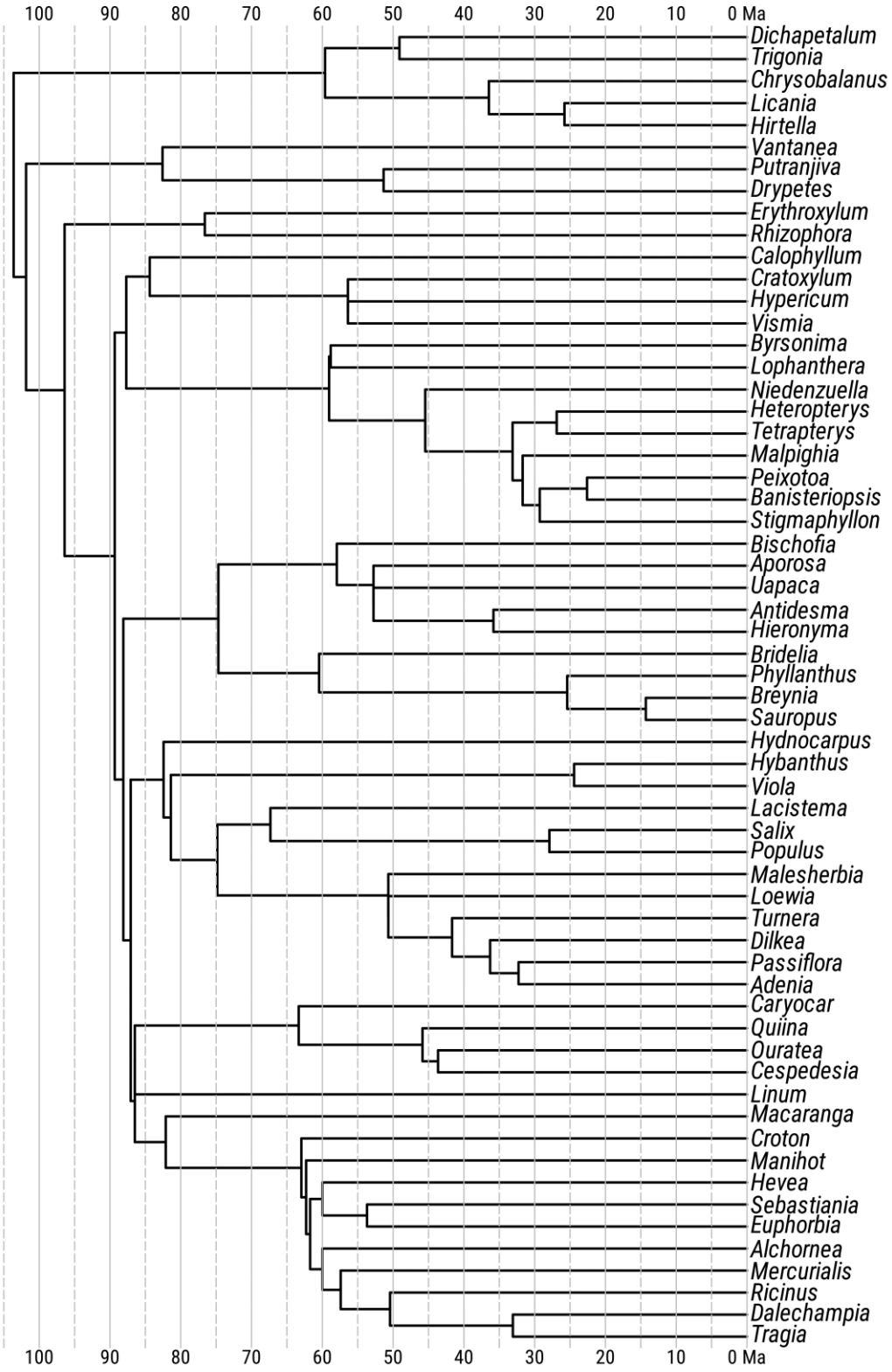
Wurdack, K. J., y Zartman, C. E. (2019). Insights on the systematics and morphology of Humiriaceae (Malpighiales): androecial and extrafloral nectary variation, two new combinations, and a new *Sacoglottis* from Guyana. *PhytoKeys*, 124, 87.

Wouters, F. C., Reichelt, M., Glauser, G., Bauer, E., Erb, M., Gershenzon, J., y Vassão, D. G. (2014). Reglucosylation of the benzoxazinoid DIMBOA with inversion of stereochemical configuration is a detoxification strategy in lepidopteran herbivores. *Angewandte Chemie International Edition*, 53(42), 11320-11324.

Xi, Z., Ruhfel, B. R., Schaefer, H., Amorim, A. M., Sugumaran, M., Wurdack, K. J., y Davis, C. C. (2012). Phylogenomics and a posteriori data partitioning resolve the Cretaceous angiosperm radiation Malpighiales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(43), 17519-17524.

Yen, S. H. (2004). Nomenclatural and Systematic Problems Surrounding *Eterusia aedea* (Linnaeus, 1763)(Lepidoptera: Zygaenidae: Chalcosiinae). *Zoological Studies*, 43(1), 20-34.

Anexo 1. Filogenia podada de los géneros de plantas Malpighiales calibrada en el tiempo. Tomada de: https://timetree.org



Anexo 2. Mecanismos físicos de defensa anti-herbivoría en 62 géneros de plantas tropicales del orden Malpighiales.

Mecanismo físico de defensa	Género
Espinescencia	*Cratoxylum*
	Croton
	Euphorbia
Pubescencia	*Antidesma*
	Aporosa
	Bischofia
	Breynia
	Bridelia
	Byrsonima
	Dalechampia
	Drypetes
	Erythroxylum
	Hypericum
	Linum
	Malesherbia
	Manihot
	Populus
	Salix
	Stigmaphyllon
	Tetrapterys
	Tragia
	Viola
Nectarios extraflorales	*Adenia*
	Alchornea
	Banisteriopsis
	Caryocar
	Chrysobalanus
	Croton
	Dilkea
	Hevea

Mecanismo físico de defensa	Género
	Hirtella
	Licania
	Loewia
	Macaranga
	Manihot
	Ouratea
	Passiflora
	Peixotoa
	Phyllanthus
	Ricinus
	Stigmaphyllon
	Turnera
	Vantanea
Falsos huevos	*Passiflora*
Sin reporte	*Buchnerodendron*
	Calophyllum
	Cespedesia
	Dichapetalum
	Heteropterys
	Hieronyma
	Hybanthus
	Hydnocarpus
	Lacistema
	Lophanthera
	Malpighia
	Mercurialis
	Niedenzuella
	Putranjiva
	Quiina
	Rhizophora
	Sauropus
	Sebastiania

Mecanismo físico de defensa	Género
	Trigonia
	Uapaca
	Vismia
	Xylotheca