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

Jean Karlo Delgado Florez[1*], 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

Se exploraron las complejas interacciones entre las plantas tropicales del orden Malpighiales y orugas herbívoras (Lepidoptera), centrándose en la evaluación de la diversidad de los mecanismos físicos de defensa anti-herbivoría con relación a la riqueza y periodo de actividad de las mariposas que las ovipositan. Se utilizó un enfoque filogenético y modelos de regresión logística para analizar datos recopilados de interacción planta-oruga de diversos géneros. Se encontró que, la presencia de estrategias físicas de defensa, como los nectarios extraflorales, pubescencia, espinescencia y falsos huevos están altamente relacionadas con la riqueza de mariposas que las usan de planta hospedera, así como el periodo de actividad diurno de una parte de estos lepidópteros herbívoros, mostrando una correlación significativa en los análisis. Por otro lado, al evaluar individualmente cada mecanismo, sólo la presencia de nectarios extraflorales obtuvo una correlación positiva significativa con la riqueza y periodo de actividad de las mariposas. 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.

Introducción

Las interacciones bióticas, fundamentales en la ecología, han sido objeto de estudio e interés continuo en la 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 bióticas, las relaciones antagónicas que involucran competencia, depredación, y defensa contra depredadores, han contribuido en las dinámicas de selección y adaptación 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).

Fundamentación teórica

Las plantas del orden Malpighiales, destacadas por su diversidad (Xi et al., 2012), han establecido complejas relaciones con los lepidópteros (Nylin et al., 2014). Este orden se distingue por mecanismos anti-herbivoría, como la espinescencia, proporcionando defensa física drástica con espinas (Weber y Keeler, 2013), y la pubescencia foliar, actuando como barrera con pelos o tricomas (Moles et al., 2020; Esser et al., 2023). Además, estrategias ecológicas, como nectarios extraflorales, han evolucionado para establecer asociaciones mutualistas con insectos defensores (Wurdack y Zartman, 2019). Especialmente, algunas Passifloras desarrollan falsos huevos en hojas, evitando la oviposición directa de mariposas (De Castro et al., 2018; Lev-Yadun, 2016). Las especies de lepidópteros, a su vez, han evolucionado mecanismos para superar las defensas de las plantas, variando desde estructuras bucales modificadas hasta sistemas digestivos altamente especializados (Wouters et al., 2014; Godfrey et al., 1989). Estas adaptaciones, relevantes para la co-evolución, podrían estar vinculadas al periodo de actividad de las mariposas.

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 si 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 se comunican de manera diferente, por ejemplo, pueden complementar sus patrones de 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 a nivel mundial, la investigación se ha centrado mayormente en interacciones individuales, limitándose a una especie de lepidóptero y planta específica (Yen, 2004; Kaminski y Freitas, 2010; Arantes-Garcia et al., 2021). Esta perspectiva aislada ha generado un vacío en la comprensión global de estas dinámicas, ya que la verdadera riqueza de patrones y adaptaciones co-evolutivas solo se revela al observar múltiples especies y familias en conjunto. En este contexto, el orden Malpighiales emerge como un sistema de estudio excepcionalmente valioso, dada su significativa diversidad botánica en los trópicos (Davis et al., 2005). El problema científico reside en la necesidad de ampliar este enfoque, explorando las interacciones planta-oruga de manera más amplia y comparativa. Este estudio se centra en las interacciones planta-herbívoro dentro del orden Malpighiales, que abarca 39 familias y 716 géneros de plantas (Cai et al., 2021). Al expandir el análisis a múltiples géneros y familias en este orden, se abre la oportunidad de identificar patrones emergentes y adaptaciones compartidas entre diferentes especies. Este enfoque holístico promete proporcionar un entendimiento más profundo de la variabilidad de los mecanismos físicos de

defensa anti-herbivoría en plantas, en relación con la riqueza y el periodo de actividad de las mariposas que las ovipositan.

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. 1).

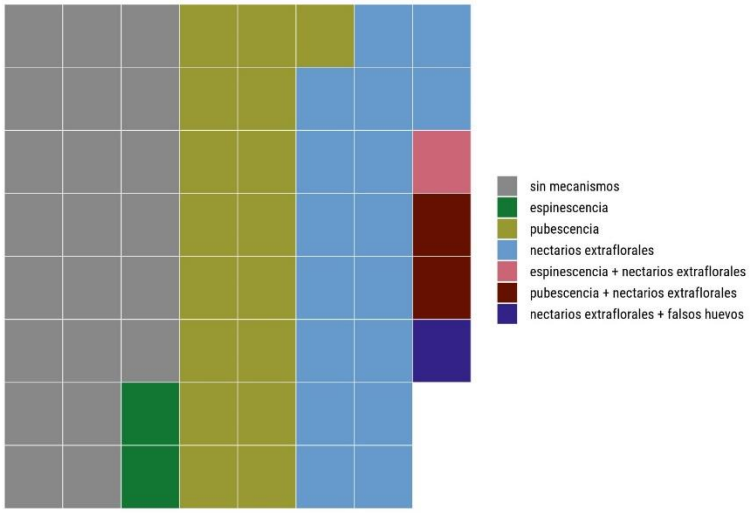

Figura 1. Ocurrencia de 4 mecanismos físicos de defensa anti-orugas en 62 géneros de plantas del orden Malpighiales. Cada cuadro representa un género de planta.

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. 2). 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.

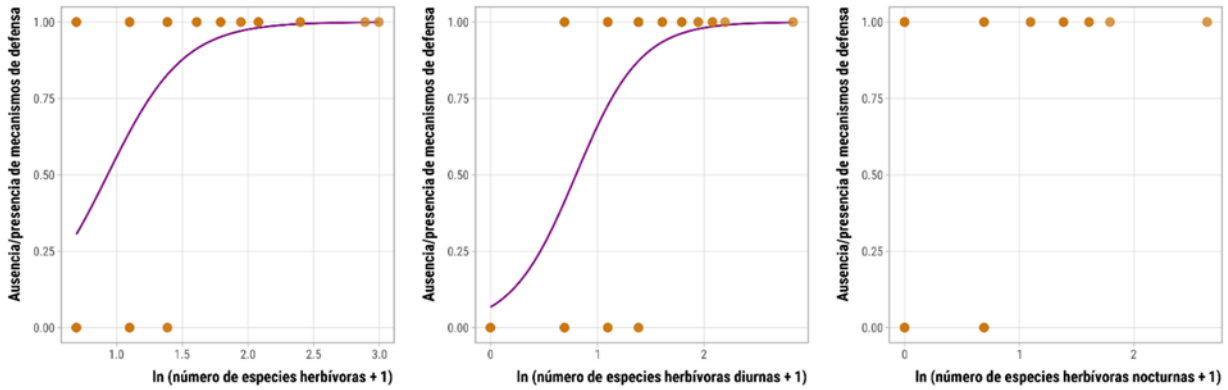

Figura 2. Relación entre la incidencia de mecanismos físicos de defensa anti-oruga y la cantidad de especies de mariposas en 62 géneros de plantas del orden Malpighiales.

El desarrollo de nectarios extraflorales se relaciona significativamente con el número de especies de mariposas (Fig. 3). 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. 3).

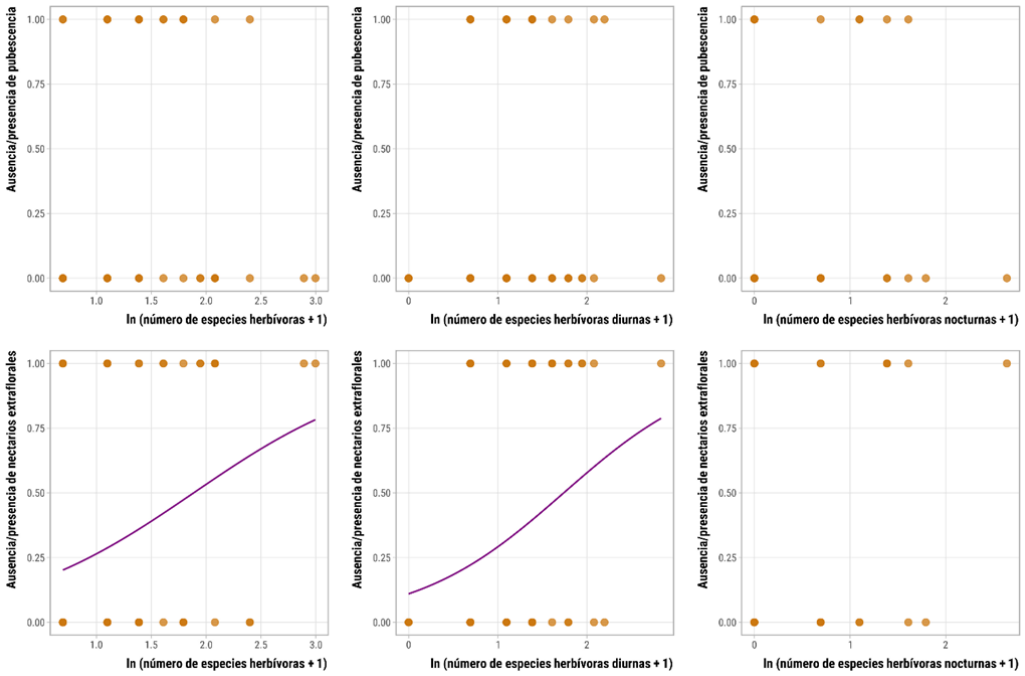

Figura 3. Relación entre la incidencia de dos mecanismos físicos de defensa anti-oruga y la cantidad de especies de mariposas en 62 géneros de plantas del orden Malpighiales.

Discusión y conclusiones

Los resultados revelaron una diversidad destacada en los mecanismos físicos de defensa en las plantas de Malpighiales, siendo los nectarios extraflorales predominantes en este orden y en la mayoría de angiospermas modernas (Weber y Keeler, 2013). Este mecanismo proporciona una defensa proactiva contra herbívoros al atraer hormigas oportunistas (Pires et al., 2017; Mehltreter et al., 2022) y demostrar eficiencia contra ataques herbívoros debido a la territorialidad de las hormigas (Dejean et al., 1997; Moura y Del-Claro, 2023). La pubescencia y espinescencia, menos comunes, sugieren estrategias físicas adicionales, aunque insectos han desarrollado adaptaciones para superarlas (Saarinen y Daniels, 2006; Agrawal et al., 2009). La presencia única de falsos huevos en *Passiflora* indica una adaptación específica a ciertos herbívoros (De Castro et al., 2018; Shapiro, 1981).

El análisis de regresión logística reveló una relación significativa entre la riqueza de especies herbívoras y la presencia de mecanismos físicos de defensa en las plantas de Malpighiales, especialmente los nectarios extraflorales. Este hallazgo respalda la teoría ecológica de que las plantas en ambientes tropicales desarrollan diversas estrategias contra la herbivoría (Becerra, 2015; Spicer et al., 2022). La correlación positiva entre la riqueza de orugas y la diversidad de mecanismos de defensa sugiere una coevolución dinámica, donde las plantas desarrollan estrategias contra las orugas, y viceversa. La existencia de más mecanismos de defensa en respuesta a una mayor riqueza de orugas destaca la importancia de mantener la diversidad de herbívoros para conservar la biodiversidad de plantas en la región (Ramírez-Mejía y Mendoza, 2010). Es esencial reconocer las limitaciones del estudio, que se centra en Malpighiales, y se sugiere investigar sistemas más amplios y contextos para obtener una comprensión más completa de estas interacciones.

Referencias

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.

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), E28-E36.

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.

Kumar, S.M. Suleski, J.E. Craig, A.E. Kasprowicz, M. Sanderford, M. Li, G. Stecher, and S.B. Hedges. (2023). TimeTree 5: An Expanded Resource for Species Divergence Times. Molecular Biology and Evolution, DOI: 10.1093/molbev/msac174.

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.

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.

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.

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.

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.

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.