

La relación entre plantas, polillas tigre y osos lanudos (árctinos): una historia de sexo, drogas y armas químicas

Las plantas utilizan parte de la enorme diversidad química de productos naturales que contienen para defenderse, principalmente de insectos herbívoros. Sin embargo, los insectos han desarrollado estrategias de adaptación que les permiten enfrentar el arsenal defensivo de las plantas. En esta revisión se describe la compleja relación evolutiva entre algunas plantas y sus productos químicos de defensa y las polillas tigre y osos lanudos (Lepidoptera: Erebiidae: Arctiinae) que a menudo secuestran productos naturales que obtienen de las plantas para protegerse de sus depredadores y, en algunos casos, para asegurar la comunicación entre sexos

Palabras clave: Alcaloides pirrolizidínicos, árcinos, interacción planta-animal, farmacofagia, feromonas.

KAERI YUKEI JIMÉNEZ-DOMÍNGUEZ Y
LUIS MANUEL PEÑA RODRÍGUEZ

Laboratorio de Química Orgánica, Unidad de Biotecnología,
Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Calle 43
No. 130 x 32 y 34, Colonia Chuburná de Hidalgo, 97205,
Mérida, Yucatán, México.

lmanuel@cicy.mx

Las plantas, como organismos sésiles, no tienen posibilidad de escapar de los ataques de sus depredadores, por lo que se han visto obligadas a desarrollar una gran variedad de estrategias de protección que les permitan defenderse, principalmente de insectos herbívoros. El arma más poderosa de las plantas es la enorme diversidad química de productos naturales que contienen, algunas con capacidad para sintetizar más de 200,000 de estos productos químicos especializados que incluyen glicósidos cianogénicos, glucosinolatos, cardenólidos, alcaloides y terpenoides (Mithöfer y Boland 2012). Aun cuando muchos de estos productos naturales son tóxicos, repelentes o antinutritivos para herbívoros de todo tipo, los insectos han aceptado el desafío y han desarrollado estrategias de adaptación que les permiten hacer frente al arsenal defensivo de las plantas. Uno de los linajes de insectos que ha desarrollado una compleja relación evolutiva con las plantas y su arsenal químico de defensa son los árcinos (Arctiinae, polillas tigre y osos lanudos, las larvas de las primeras). Este grupo de insectos es bien conocido por su coloración brillante y el espectacular mimetismo de adultos con avispas y otros insectos tóxicos (Figura 1), como parte de su estrategia de defensa contra depredadores (Simmons 2008). Adicionalmente, tanto los adultos como las larvas suelen contener aminos endógenas como las histaminas, que a menudo complementan secuestrando metabolitos secundarios como alcaloides pirrolizidínicos, cardenólidos o glicósidos iridoides presentes en las plantas que consumen (Opitz y Müller 2009).

@CICYoficial    

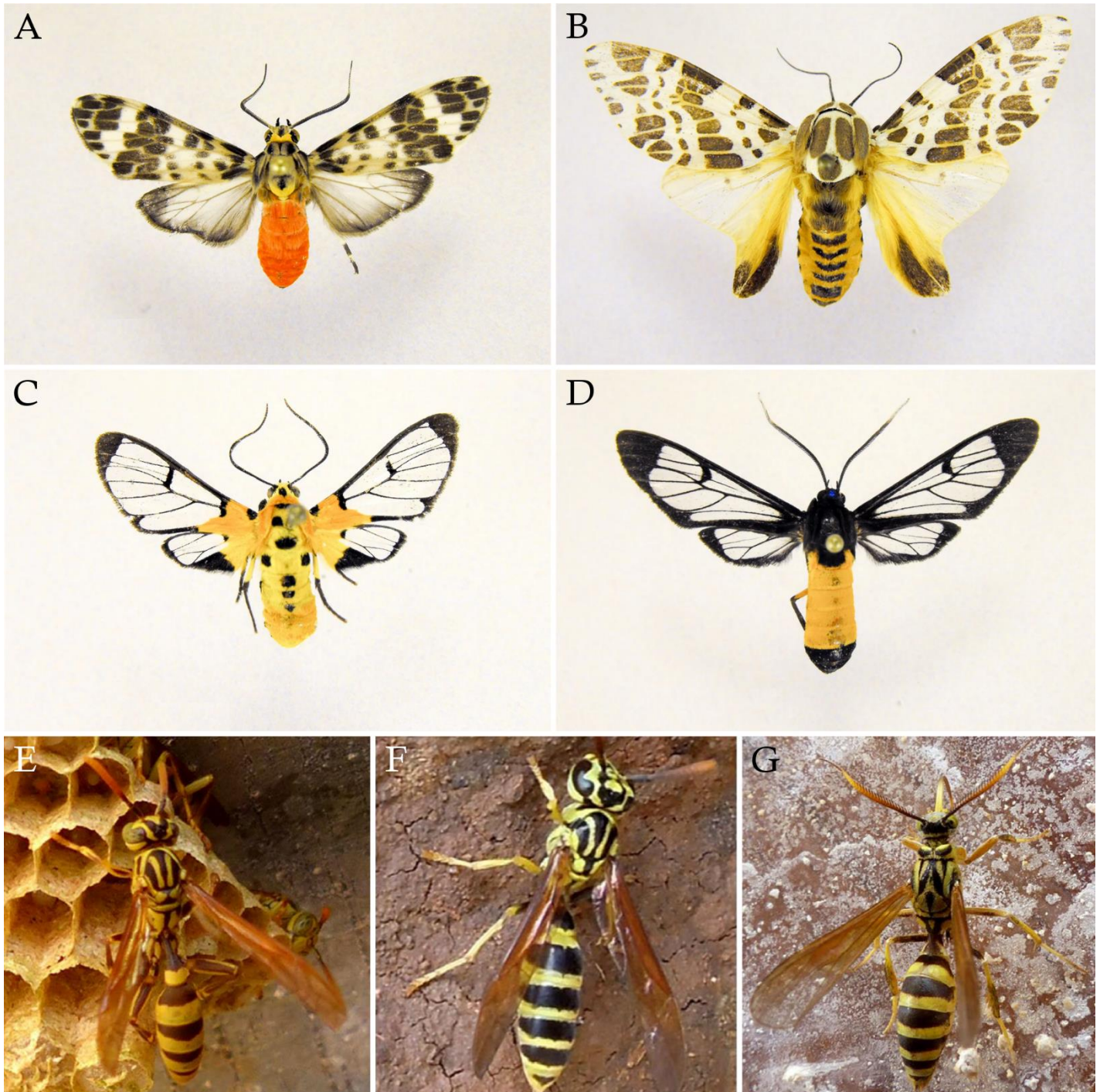
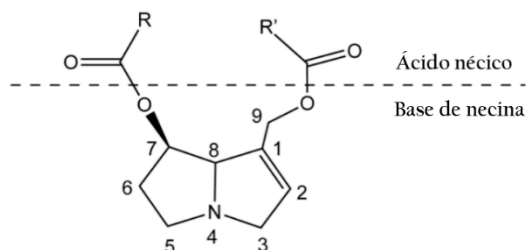


Figura 1. Especies de Arctiinae. **A.** *Euceron punctatum* Schrottky. **B.** *Hypercompe laeta* Walker. **C.** *Hyda basilutea* Walker. **D.** *Cosmosoma galeata* Schaus. Mimetismo entre avispas. **E.** *Mischocyttarus* sp. **F.** *Polybia* sp. (Hymenoptera: Vespidae) y una polilla de Arctiinae **G.** *Pseudosphex laticincta* Hampson. (Fotografías: A-D. F. Mosher, tomadas de www.panamainsects.org. E-G. Tomadas de Boppré *et al.* 2016).

A



B

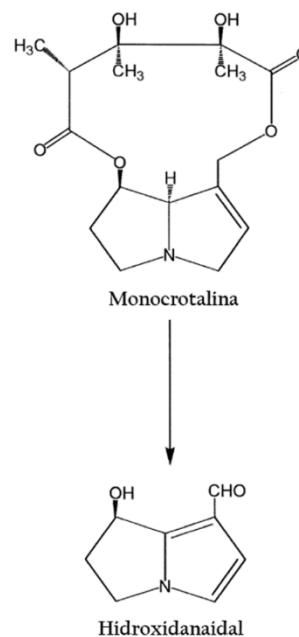


Figura 2. Alcaloides pirrolizidínicos y derivados. **A.** Estructura general de los alcaloides pirrolizidínicos. **B.** Estructura química de la monocrotalina, alcaloide pirrolizidínico utilizado por arctinos como precursor de la feromona hidroxidanaidal.

Polillas consumidoras de drogas: las buscadoras de alcaloides.

Las polillas, como la mayoría de los lepidópteros, consumen hojas cuando son larvas y cuando son adultos alados se alimentan de néctar de diferentes flores para cubrir sus necesidades energéticas; sin embargo, a menudo también se les observa succionando partes dañadas o secas de algunas plantas con el fin de coleccionar productos químicos que tienen como función principal, aumentar las posibilidades de supervivencia y de apareamiento. Este tipo especial de relación entre los insectos y las plantas se conoce como "farmacofagia" y esta relación está mediada exclusivamente por los productos químicos que produce una o un grupo de plantas y el o los insectos que los aprovechan (Boppré 1984). Un ejemplo de farmacofagia está dado por la relación entre insectos que secuestran y almacenan alcaloides pirrolizidínicos (Figura 2A), presentes en plantas de los géneros *Heliotropium* L. y *Tournefortia* L. (Boraginaceae), *Crotalaria* L. (Fabaceae) y *Eupatorium* L. y *Senecio* L. (Asteraceae). En este caso, las propiedades repelentes de los alcaloides pirrolizidínicos, que protegen a las plantas de sus depredadores, son aprovechadas por los insectos para su propia defensa. Cabe mencionar que, mientras que la farmacofagia de adultos se ha documentado en algunos lepidópteros,

la farmacofagia larvaria solo se ha documentado en Arctiinae.

Se ha reportado que las larvas de *Cretonotos* Hübner consumen y acumulan alcaloides pirrolizidínicos únicamente durante su etapa larval y que, a pesar de ser polífagas, las larvas muestran una particular predilección por especies vegetales que contienen estos alcaloides (Schneider *et al.* 1982). Este estímulo, inducido por los alcaloides pirrolizidínicos para el caso de las larvas de *Cretonotos*, es similar a la adicción mostrada por humanos al consumir algunas drogas. Actualmente se ha establecido que, en los vertebrados, los alcaloides pirrolizidínicos se unen a los receptores de serotonina involucrados en la regulación de la alimentación, la elección de alimentos y el sueño (Vleugels *et al.* 2015); hasta ahora no se sabe si este es también el caso en los insectos, pero los efectos de estos alcaloides podrían explicar el comportamiento de tipo adictivo que muestran las polillas tigres y osos lanudos hacia las plantas que los contienen.

De los armamentos a los ornamentos y los regalos nupciales: la relación entre la defensa química y el sexo. Diferentes especies de polillas tigre machos utilizan productos químicos como los alcaloides pirrolizidínicos, como precursores para la forma-

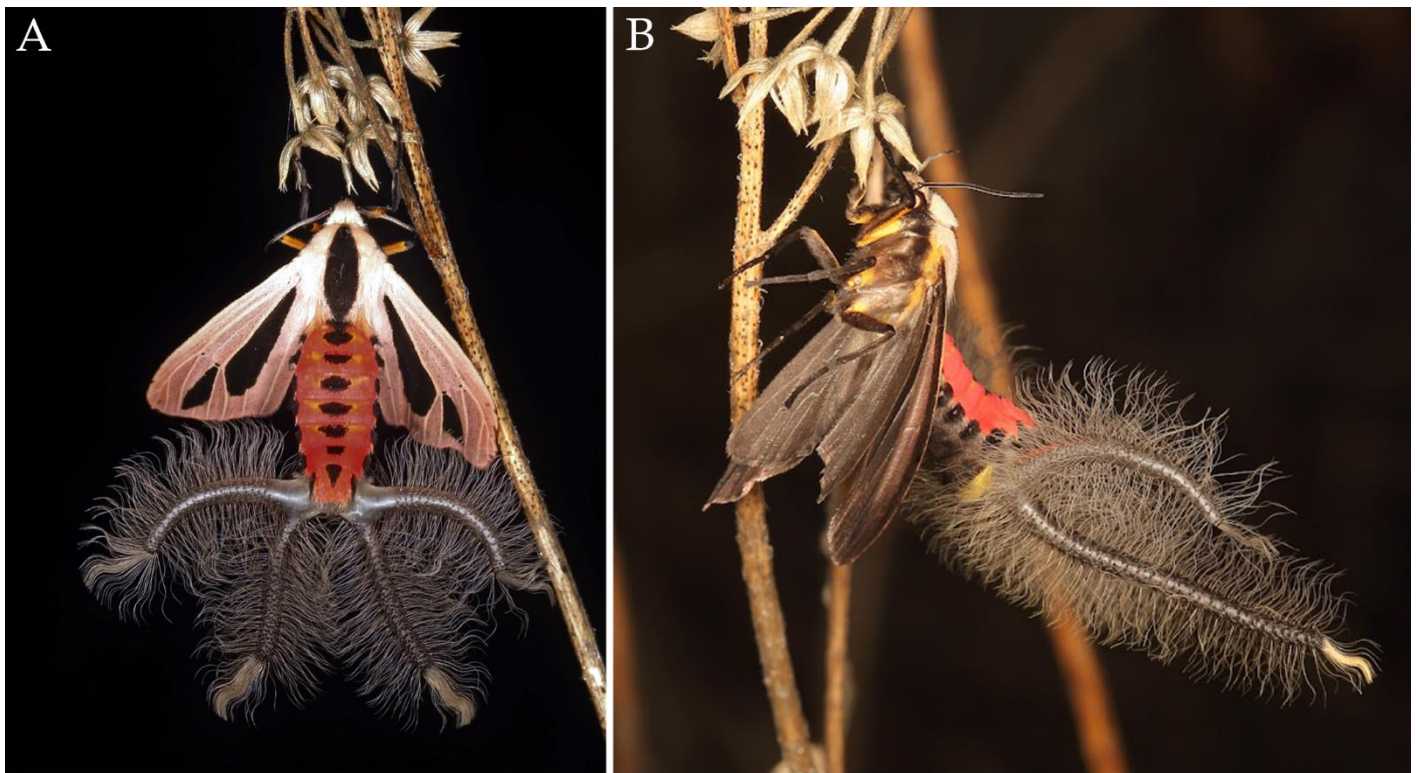


Figura 3. Macho de *Creatonotos gangis* L. con su coremata expandido. (Fotografías: Dave Rentz; utilizadas con autorización del autor).

ción de componentes principales de sus “perfumes” conocidos como feromonas. La estructura química general de los alcaloides pirrolizidínicos puede descomponerse fácilmente para generar dos componentes relativamente volátiles: una base de necina y un ácido néxico (Figura 2A); sin embargo, las polillas utilizan únicamente la base de necina para la formación de hidroxidanaidal (Figura 2B), el principal componente aromático de sus feromonas. El hecho de que tantas especies usen el hidroxidanaidal como componente de sus feromonas se debe a que, mientras la parte del ácido néxico en la estructura de los alcaloides pirrolizidínicos muestra una variabilidad importante, la base de necina se mantiene relativamente uniforme entre las diferentes especies productoras de estos productos naturales. Las feromonas de hidroxidanaidal y otras funcionan como afrodisiacos durante el cortejo de las hembras y juegan un papel clave en la comunicación sexual de algunos de los sistemas de apareamiento más elaborados que se conocen en las polillas, e.g. los machos del género *Creatonotos* producen órganos de olor conocidos como corematas (sacos inflables en el abdomen cubiertos de vellosidades), que se expanden durante el cortejo

y liberan feromonas para atraer a las hembras (Figura 3); sin embargo, el tamaño de los coremata en los machos depende de la cantidad de alcaloides pirrolizidínicos ingeridos durante su etapa larval. Así pues, la intensidad del “perfume” de feromonas de los machos está directamente relacionada con la cantidad de alcaloides consumidos. Esta comunicación sexual mediada por feromonas derivada del consumo de alcaloides pirrolizidínicos, también está relacionada con la defensa química pues un macho puede, con su espermatóforo (estructura que se utiliza para la transmisión de espermatozoides), transferir grandes cantidades de alcaloides pirrolizidínicos como regalo nupcial a la hembra, que obtiene de esta forma protección para sí misma y para su descendencia, al incorporar los alcaloides a sus huevos (Conner y Jordan 2008). El uso de alcaloides pirrolizidínicos como “regalo nupcial” también se ha descrito para otras polillas tigre como *Utetheisa ornatrix* L. y *Cosmosoma myrodora* Dyar; estos últimos cuentan con un par de bolsas abdominales que contienen finos filamentos impregnados con alcaloides que se liberan para cubrir a la hembra con un “velo nupcial” protector du-

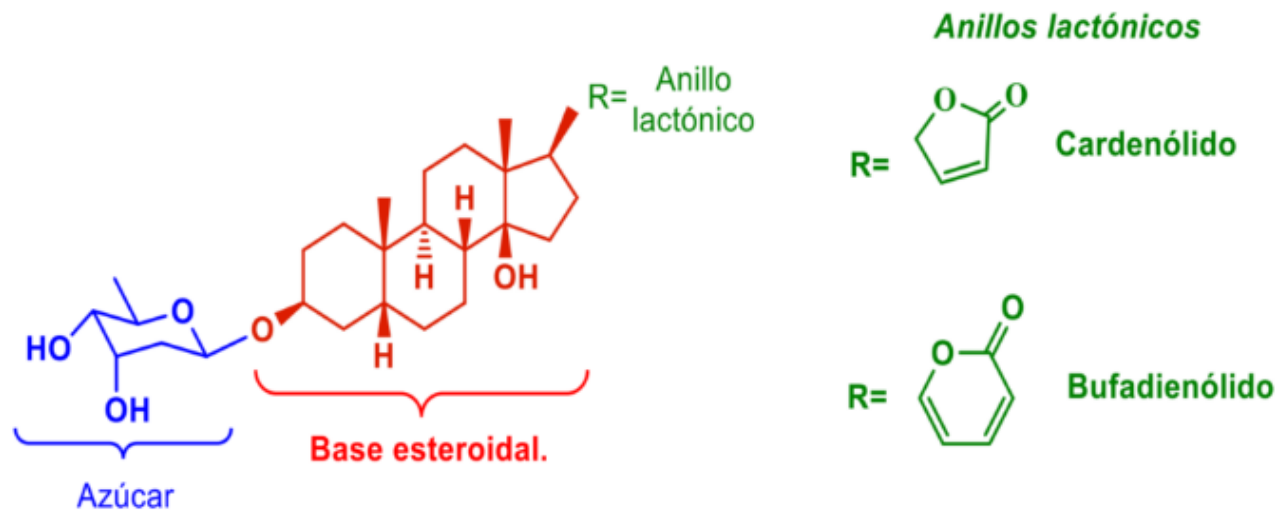


Figura 4. Estructura química general de los cardenólidos.

rante el cortejo (Dussourd *et al.* 1991, Conner *et al.* 2000).

Mientras que las defensas químicas adquiridas durante la alimentación de las larvas son características ancestrales de las polillas tigre y osos lanudos, la búsqueda de alcaloides por parte de los adultos evolucionó más tarde. Una vez que las polillas tigre obtienen el armamento alcaloide con el que se protegen, utilizan con frecuencia sus armas químicas como ornamentos (e.g. corematas), lo que se ha confirmado mediante estudios filogenéticos que han demostrado que la dirección de la evolución es de los armamentos a los ornamentos (Simmons *et al.* 2012). No obstante, es importante mencionar que algunas especies de polillas que han perdido su “gusto” por las plantas que contienen alcaloides pirrolizidínicos, han tenido que modificar su sistema de comunicación basado en el “perfume” de sus feromonas. La alimentación de las larvas con plantas productoras de alcaloides pirrolizidínicos a menudo se reemplaza con plantas productoras de cardenólidos (Figura 4), otro grupo de productos naturales que las polillas tigre emplean para su defensa (Conner y Weller 2004). A diferencia de los alcaloides pirrolizidínicos, los cardenólidos no son utilizados como precursores para la producción de feromonas; en su lugar, algunas especies de polillas tigre que en su etapa larval consumen plantas que contienen cardenólidos, utilizan el ultrasonido como forma de cortejo (Simmons y Conner 1996). El ultrasonido, además de formar

parte de los “cantos de amor” durante el cortejo de algunas polillas tigre, es también una estrategia de defensa de las polillas dirigida a murciélagos insectívoros que las cazan con un sofisticado sonar ultrasónico. La evidencia experimental indica que los murciélagos aprenden a asociar los clics ultrasónicos, con las defensas químicas típicas (e.g. cardenólidos) de muchas polillas tigre, lo que asegura la supervivencia de las polillas (Hristov y Conner 2005, Barber y Conner 2007). Una especie que divergió de la asociación ancestral de Arctiinae con los alcaloides pirrolizidínicos para su defensa química es *Syntomeida epilais* Walker; esta polilla se especializa en el consumo de especies de la familia Apocynaceae (e.g. *Nerium oleander* L., *Adenium obesum* (Forssk.) Roem. & Schult. y *Pentalinon andrieuxii* Müll. Arg.) que contienen cardenólidos, utilizándolos para protegerse de sus depredadores. Ante su incapacidad para producir feromonas de apareamiento, tanto la polilla macho como la hembra de *S. epilais* utilizan un órgano timbal para producir sonidos ultrasónicos durante el cortejo en el llamado antifonal, que puede continuar durante largos períodos de tiempo antes de la cópula (Sanderford y Conner 1990).

Sin duda la desintegración y el reensamblaje de alcaloides pirrolizidínicos en su paso por el cuerpo del insecto, la “invención” de las feromonas de pirrolizidina a partir de estos alcaloides y el importante papel de estos y otros productos naturales en la vida social y en el cortejo de las polillas tigre, es particu-

larmente fascinante. No es raro que las polillas tigre sean un grupo interesante debido al virtuosismo con el que utilizan los productos naturales de las plantas y las complejas relaciones entre sus defensas y el sexo. La farmacofagia es un síndrome con muchas facetas y no hay un ejemplo típico que pueda ilustrar todos los aspectos de las múltiples adaptaciones. Considerar todo el espectro de casos de farmacofagia revela sistemas complejos y de importancia para ayudar a nuestra comprensión de la diversidad en un contexto evolutivo.

Referencias

- Barber J.R. y Conner W.E. 2007. Acoustic mimicry in a predator–prey interaction. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(22): 9331–9334.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0703627104>
- Boppré M. 1984. Redefining “pharmacophagy”. *Journal of Chemical Ecology* 10(7): 1151–1154.
- Boppré M., Vane-Wright R.I. y Wickler W. 2016. A hypothesis to explain accuracy of wasp resemblances. *Ecology and Evolution* 7(1): 73–81.
<https://doi.org/10.1002/ece3.2586>
- Conner W.E., Boada R., Schroeder F.C., González A., Meinwald J. y Eisner T. 2000. Chemical defense: Bestowal of a nuptial alkaloidal garment by a male moth on its mate. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97(26): 14406–14411.
<https://doi.org/10.1073/pnas.260503797>
- Conner W.E. y Jordan A.T. 2008. From armaments to ornaments: The relationship between chemical defense and sex in tiger moths. In: Conner W.E. (Ed.). *Tiger moths and woolly ears: Behavior, Ecology, and Evolution of the Arctiidae*, pp. 155–172. Oxford University Press. USA.
- Conner W.E. y Weller S.J. 2004. A quest for alkaloids: The curious relationship between tiger moths and plants containing pyrrolizidine alkaloids. In: Cardé R.T. y Millar J.G. (Eds.). *Advances in insect chemical ecology*, pp. 248–282. Cambridge University Press. UK.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511542664.008>
- Dussourd D.E., Harvis C.A., Meinwald J. y Eisner T. 1991. Pheromonal advertisement of a nuptial gift by a male moth (*Utetheisa ornatrix*). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 88(20): 9224–9227.
- Hristov N.I. y Conner W.E. 2005. Sound strategy: acoustic aposematism in the bat–tiger moth arms race. *Naturwissenschaften* 92(4): 164–169.
<https://doi.org/10.1007/s00114-005-0611-7>
- Mithöfer A. y Boland W. 2012. Plant defense against herbivores: Chemical aspects. *Annual review of plant biology* 63: 431–450.
<https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- Mosher F. 2021. Insects of Panama. <<http://www.panamainsects.org>> (consultado: 6 septiembre 2021).
- Opitz S.E.W. y Müller C. 2009. Plant chemistry and insect sequestration. *Chemoecology* 19(3): 117–154.
<https://doi.org/10.1007/s00049-009-0018-6>
- Sanderford M.V. y Conner W.E. 1990. Courtship sounds of the polka-dot wasp moth, *Syntomeida epilais*. *Naturwissenschaften* 77(7): 345–347.
<https://doi.org/10.1007/BF01138395>
- Schneider D., Boppré M., Zweig J., Horsley S.B., Bell T.W., Meinwald J., Hansen K. y Diehl E.W. 1982. Scent organ development in *Cretonotos* moths: regulation by pyrrolizidine alkaloids. *Science* 215(4537): 1264–1265.
<https://doi.org/10.1126/science.215.4537.1264>
- Simmons R.B. 2008. Adaptive coloration and mimicry. In: Conner W.E. (Ed.) *Tiger moths and woolly bears: Behavior, ecology, and evolution of the Arctiidae*, pp. 115–126. Oxford University Press. USA.
- Simmons R.B. y Conner W.E. 1996. Ultrasonic signals in the defense and courtship of *Euchaetes egle* Drury and *E. bolteri* Stretch (Lepidoptera: Arctiidae). *Journal of Insect Behavior* 9(6): 909–919.
<https://psycnet.apa.org/doi/10.1007/BF02208978>
- Simmons R.B., Weller S.J. y Johnson S.J. 2012. The evolution of androconia in mimetic tiger moths (Noctuoidea: Erebidae: Arctiinae: Ctenuchina and Euchromiina). *Annals of the Entomological Society of America* 105(6): 804–816.
<https://doi.org/10.1603/AN11166>
- Vleugels R., Verlinden H. y van den Broeck J. 2015. Serotonin, serotonin receptors and their action in insects. *Neurotransmitter* 2(1): e314.
<http://dx.doi.org/10.14800/nt.314>

Desde el Herbario CICY, 13: 244–250 (16-diciembre-2021), es una publicación semanal editada por el Herbario CICY del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., con oficinas en Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Tel. 52 (999) 942-8330 Ext. 110, www.cicy.mx/Sitios/Desde_Herbario/, webmas@cicy.mx. Editores responsables: Germán Carnevali Fernández-Concha y José Luis Tapia Muñoz. Reserva de Derechos al Título Exclusivo No. 04-2016-041413195700-203, otorgado por el Instituto Nacional del Derecho de Autor, ISSN: 2395-8790. Responsable de la publicación: José Fernely Aguilar Cruz, Calle 43 x 32 y 34 No. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, C.P. 97205, Mérida, Yucatán, México. Fecha de última modificación: 16 de diciembre de 2021. Las opiniones expuestas por los autores no necesariamente expresan la postura de los editores de la publicación. De la misma manera, la responsabilidad sobre la veracidad y la precisión de los contenidos, le corresponde totalmente a los autores de los ensayos.