



Aromas florales y su interacción con los insectos polinizadores

Floral scents and their interaction with insect pollinators

Julieta Grajales-Conesa¹, Virginia Meléndez-Ramírez¹✉ y Leopoldo Cruz-López²

¹Universidad Autónoma de Yucatán, Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Km. 15.5 carretera Mérida-Xmatkuil. Apartado postal 4-116, Col. Itzimná, 97100 Mérida, Yucatán, México.

²El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula. Carretera Antigua Aeropuerto Km. 2.5, 30700 Tapachula, Chiapas, México.

✉ virmelen@uady.mx

Resumen. Las plantas emplean diversas señales visuales y olfativas con la finalidad de atraer a los polinizadores que en su mayoría son insectos. Algunas plantas han desarrollado mecanismos, basándose en mensajes olfativos que los hacen únicos para sus polinizadores específicos. Estos mecanismos, así como las variaciones intra- e interespecíficas en el perfil de los aromas florales han evolucionado para determinadas especies. Los aromas florales son un conjunto de compuestos volátiles orgánicos y para su estudio hay varios métodos que requieren de técnicas que cada vez son más eficientes. El uso de estos aromas podría ser una opción en determinados sistemas de polinización, utilizándolos como atrayente de polinizadores o de depredadores y/o herbívoro para incrementar la producción y disminuir los daños por plagas. En este trabajo se revisan las distintas interacciones de los insectos y los aromas florales, los sistemas específicos planta-polinizador, los métodos de análisis, así como algunos patrones o tendencias de estas interacciones y su aplicación e importancia.

Palabras clave: aromas florales, polinizadores, interacción planta-insecto.

Abstract. Plants use visual and olfactory cues to attract pollinators and to allow them to detect the presence of flowers, which most of them are insects. Some plants have evolved with their pollinators, based on the olfactory messages, which make them unique for their specific pollinators. These mechanisms have evolved in certain plants in relation to their pollinators, and there are also inter and intra-specific variation in fragrance cues which show specific chemical profile for each plant species, so insects attracted are specific to them. Most of the floral scents are organic compounds identified with techniques and methodologies which become more specific and efficient along the time. The application of floral scent could be used as a tool in pollination and pest management. In these studies, insect interaction with floral scent is reviewed and specificity of plant-pollinator, additionally the method of analysis, some patterns and trends in these interactions, the application and its importance are examined.

Key words: floral scent, pollinators, insect-plant interaction.

El estudio de los aromas florales en diversas plantas ha permitido entender la relación existente entre éstos y sus polinizadores, así como las fuerzas evolutivas que conllevan a estas complejas interacciones. Sin embargo, es necesario entender que la respuesta de los polinizadores a los aromas florales es un sistema dinámico que depende del ambiente y del comportamiento de los visitantes (Raguso, 2008). En la naturaleza las diversas interacciones ecológicas son mediadas por señales visuales, olfativas, acústicas y térmicas. Específicamente, las plantas emplean la forma, el color, la estructura y textura, el néctar y los aromas florales para su defensa y reproducción (Raguso, 2004; Niemeyer y Teiller, 2007; Pacini et al., 2008).

Las sustancias químicas que producen las plantas se clasifican como compuestos primarios y secundarios. Los primarios tienen diversas funciones vitales y los secundarios son importantes para la defensa, como el látex y las resinas (debido al contenido de sustancias tóxicas y/o repelentes) o para la atracción de polinizadores, como el aroma y el néctar de las flores, teniendo un papel importante en la reproducción (Pichersky y Gershenzon, 2002; Hans-Walter, 2005; Gershenzon y Dudareva, 2007; Pacini et al., 2008). Las enzimas y los genes implicados en la biosíntesis de los compuestos secundarios asociados a la reproducción se expresan en los tejidos de los pétalos, el estigma y el estilo de las flores (Dudareva y Pichersky, 2000; Kolosova et al., 2001). Dentro de estos compuestos secundarios, los volátiles de los aromas florales constituyen una antigua e importante forma de comunicación entre las angiospermas

con sus polinizadores, enemigos naturales y herbívoros (Knudsen et al., 1993, 2001; Dobson, 1994; Dobson y Bergström, 2000; Pichersky y Gershenzon, 2002; Piechulla y Pott, 2003; Raguso, 2008). Generalmente los aromas florales están compuestos de mezclas de terpenos, derivados de ácidos grasos, compuestos aromáticos y otras sustancias emitidas por las flores (Pichersky y Gershenzon, 2002).

Los aromas florales, además de su función en la reproducción, pueden operar como defensa para repeler insectos o detener la colonización de bacterias y hongos fitopatógenos, y para atraer enemigos naturales de herbívoros (Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Hasta ahora, más de 1 700 compuestos orgánicos volátiles han sido identificados en cerca de 1 000 especies de plantas comprendidas en 100 familias (Knudsen et al., 2006), lo cual evidencia un gran avance en este tema. En particular, los estudios de las interacciones planta-polinizador y planta-herbívoro se han centrado en la atracción del polinizador a los caracteres florales o a la disuasión floral de los florívoros como defensa de la planta. Estas interacciones son importantes en términos evolutivos y ecológicos, y por su posible aplicación en la agricultura. Con este enfoque, este trabajo tuvo la finalidad de revisar las investigaciones realizadas de la interacción de los insectos polinizadores y los aromas florales; presentar algunos métodos de análisis; destacar algunos patrones o tendencias que se presentan en los sistemas de polinización más estudiados, e indicar las futuras aplicaciones que pueden existir en los sistemas de polinización.

Interacción de aromas florales y polinizadores. Cada especie de planta produce un aroma único que comprende una mezcla compleja de compuestos volátiles orgánicos, y el reconocimiento de este aroma por los insectos polinizadores optimiza esta interacción. Algunas veces, las distintas especies de plantas comparten muchos componentes químicos, aunque la combinación y concentración es distinta para cada especie, formando un “código de aroma” único (Dudareva y Pichersky, 2000; Cunningham et al., 2006). Debido a su diversidad y abundancia, la mayoría de organismos que interactúan con las plantas son insectos (Dobson 1994) que detectan los compuestos orgánicos volátiles por medio de sensilas localizadas en las antenas y ocasionalmente en las partes bucales (Pichersky, 2004). En algunos casos el reconocimiento de los aromas es “aprendido” lo que optimiza la eficiencia del forrajeo de los insectos (Cunningham et al., 2006).

Dentro de las interacciones de las plantas y los insectos se encuentran la depredación de las plantas, la relación de las plantas con ciertos animales para prevenir o reducir la depredación, la depredación de insectos por las plantas (plantas carnívoras), el mutualismo, e incluso el “engaño” a los animales por las plantas para la disper-

sión de estructuras reproductivas. Las plantas son presa de los animales, aunque la evolución de ciertas moléculas de éstas funcionan para reducir o evitar la depredación (Pacini et al., 2008). Algunos estudios han demostrado que la exhibición y las recompensas florales pueden atraer tanto a antagonistas como mutualistas (Ashman et al. 2004; Adler y Bronstein, 2004) y la mayoría de las plantas actúan recíproca y simultáneamente con una gran variedad de polinizadores y de herbívoros que podrían ejercer presiones selectivas que sitúan en conflicto los caracteres de la planta (Strauss y Whittall, 2006; Adler, 2007). Los estudios de estas interacciones de manera aislada carecen de una comprensión adecuada de los costos y ventajas de los caracteres fenotípicos que median interacciones con los herbívoros y los polinizadores (Gómez y Zamora 2000; Herrera, 2000; Adler et al., 2006). Consecuentemente, la atracción de polinizadores y repulsión de herbívoros es un reto para las plantas con flores que requieren de la polinización por animales para reproducirse.

En investigaciones recientes se indica que, dependiendo de la ontogenia del individuo, los compuestos volátiles de los aromas de las flores pueden variar y afectarse con la hora del día, la temperatura y humedad relativa del ambiente, la temperatura de la flor, su exposición al sol y si ha sido o no polinizada (Azuma et al., 1999; Terry et al., 2004; Niemeyer y Teiller, 2007). Algunos ejemplos se observan en el cardo cundidor (*Cirsium arvense*) y el cardo de montaña (*C. repandum*), donde la velocidad de emisión de volátiles disminuye en plantas que ya han sido polinizadas (Theis y Raguso, 2005), mientras que en otras especies, como la granada natural (*Ophrys sphegodes*), se observa un incremento de los componentes específicos, que actúan como repelentes de los polinizadores cuando ya han sido polinizadas (Schiestl y Ayasse, 2001).

Por otro lado, para direccionar el comportamiento de sus insectos asociados, las plantas han evolucionado una serie de estrategias paralelas a las señales que ya tienen un papel en los sistemas animales de comunicación (Dudareva y Pichersky, 2000; Schiestl, 2010). En el análisis de los patrones evolutivos de los 71 compuestos orgánicos volátiles florales más comunes, presentes en 96 familias de plantas y 87 familias de insectos, se indicó una superposición del 87%. Entre los órdenes de insectos polinizadores, los compuestos orgánicos aromáticos fueron más comunes en lepidópteros que en himenópteros, mientras que en monoterpenos no tuvieron diferencias (Schiestl, 2010).

Estos patrones sugieren que las plantas e insectos convergen en los patrones generales de la producción de compuestos volátiles, tanto para la atracción como para la defensa (Strauss y Whittall, 2006; Adler, 2007). Los monoterpenos parecen haber evolucionado principalmente para la defensa en la selección de los herbívoros, mientras

que los aromáticos evolucionaron en funciones de atracción en las plantas con flores (Adler, 2007; Raguso, 2008; Schiestl, 2010). Las preferencias preexistentes de los insectos pueden haber desempeñado un papel fundamental en la generación de patrones similares de volátiles en las plantas y los distintos polinizadores (Strauss y Whittall, 2006; Schiestl, 2010).

Métodos de análisis de aromas florales. Actualmente, para el análisis químico de los aromas florales se emplean diversos métodos de aislamiento y separación, que deben ser adecuados para el tipo de material biológico que se investiga. El material capturado es sólo una fracción de los aromas que se perciben y los métodos que se emplean van desde los más sencillos, como la extracción con solventes, hasta los más avanzados, como la cromatografía de gases *headspace* que permite identificar en laboratorio, en el mismo día, los compuestos volátiles que las flores liberan, siendo ésta una ventaja del método; no obstante, este método requiere mayor cantidad de material y de tiempo de muestreo (Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Otra técnica es la de microextracción en fase sólida (Tholl et al., 2006), con la que los volátiles se capturan en diferentes medios, como agua, aire, suelo, sin la necesidad de emplear solventes.

A la fecha, algunos trabajos han empleado diferentes técnicas para la obtención de aromas florales (de flores completas, tejidos de pétalos o anteras) con la finalidad de clasificar e identificar la composición química de los aromas de las flores de diversas especies de plantas (Dudareva et al., 1998; Knudsen, 2002; Bernhardt et al., 2003; Jürgens y Dötterl, 2004). Por ejemplo, la identificación química de cromatografía de gases y espectrometría de masas se ha empleado para determinar posibles variaciones entre poblaciones, como en el caso del aroma floral de *Geonoma macrostachys* (Arecaceae), el cual es importante en la atracción de polinizadores. De los 108 compuestos registrados en 5 poblaciones, 28 fueron compartidos, y aunque no hubo diferencias en los promedios, los resultados sugieren que son parte de una metapoblación en la cual hay flujo genético (Knudsen, 2002). De la misma forma, estudios realizados en poblaciones de *Magnolia kobus* (Magnoliaceae) (Azuma et al., 2001), *Silene latifolia* (Caryophyllaceae) (Dötterl et al., 2005) y *Yucca filamentosa* (Agavaceae) (Svensson et al., 2005) muestran que la mezcla de compuestos no difiere entre las poblaciones que cuentan con distintos polinizadores. En cambio, en 34 especies del género *Salix* sí se observó variabilidad intraespecífica en los componentes de los aromas florales (Füsel et al., 2007).

Otros estudios han tenido como objetivo observar las respuestas olfativas de los insectos a los volátiles de las plantas y una de las técnicas empleadas es la SCR GC (*single cell recording gas chromatography*), la cual consiste

en una celda sensorial unida a un cromatógrafo de gases, donde se registran las respuestas olfativas de los insectos (Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Para estudios de habilidades cognitivas en condiciones controladas con abejas se emplea la técnica PER (*proboscis extension response*), la cual consiste en observar el reflejo de la extensión de la proboscis a los estímulos de los aromas florales. Por ejemplo, en el trabajo de Mc Cabe et al. (2007) se evaluó la respuesta gustativa y la capacidad de aprendizaje para discriminar aromas florales de 3 especies de abejas altamente sociales, *Melipona quadrifasciata*, *Scaptotrigona* aff. *depilis* y *Apis mellifera*. Los resultados obtenidos con ese método mostraron diferencias entre las especies; *A. mellifera* discriminó más los aromas florales, que *M. quadrifasciata*, en tanto que *S. aff. depilis* no tuvo ningún tipo de discriminación.

Las anteriores son algunas de las técnicas empleadas para la identificación química de aromas florales y los métodos de evaluación en la interacción insecto-planta que permiten elucidar la importancia de los aspectos de la ecología química en la reproducción de las plantas. Actualmente, los métodos de análisis y de aislamiento químico son cada vez más eficaces y pueden modificarse y ajustarse de acuerdo con los objetivos de la investigación. *Especificidad de aromas-polinizadores.* La evolución de las plantas con flores, ha estado mediada por la capacidad del polinizador para aprender a asociar las señales de las flores con los recursos que ofrece. Es así que el aroma es un componente de alta complejidad del fenotipo floral, con patrones dinámicos de emisión y composición química. El contenido informativo de los compuestos volátiles es altamente dependiente del entorno ambiental, el aroma puede funcionar de manera directa o indirecta, desde escala de paisaje hasta la intrafloral (Raguso, 2008).

Algunos polinizadores están altamente relacionados con rasgos florales particulares, lo cual indica una especialización en la relación planta-polinizador. Esta interacción mutualista se observa claramente en la relación específica entre las especies de *Ficus* (Moraceae) y sus polinizadores (avispa de Chalcidoidea y Agaonidae) (Apéndice 1). (Hossaert-Mckey et al., 1994; Gibernau et al., 1998; Grisson et al., 1999; Grison-Pigé et al., 2002), donde el componente principal del aroma floral es diferente en cada especie de planta, y aunque la mezcla de compuestos se comparte, la proporción de cada uno varía entre las especies (Grisson-Pigé et al., 2002). Este patrón de especificidad también se observa en plantas como la yuca (*Yucca* spp.) y sus palomillas (*Tegeticula* y *Parategeticula*) (Pellmyr, 2003; Althoff et al., 2005; Svensson et al., 2005; 2006), las palomillas senita en el cactus senita (*Lophocereus scotti*) (Fleming y Holland, 1998) y las palomillas del género *Epicephala* en plantas de la fami-

lia Phylanthaceae (Kato et al., 2003; Kawakita y Kato, 2004).

El aroma floral también puede promover la polinización cruzada o el aislamiento reproductivo al promover la constancia de las visitas florales (Johnson et al., 2004). Esto se basa en diversos mecanismos, incluyendo la imitación de feromonas de insectos, la intensidad, complejidad y composición del aroma, y la asociación con los estímulos visuales (Salzmann et al., 2007, Raguso 2008). En particular, el aroma floral que imita las feromonas es una señal sexual sujeta a las mismas presiones selectivas y modos de evolución de los insectos, que depende de la intensidad de la señal, la unidad sensorial y la explotación sensorial (Jürgens et al. 2006; Edwards y Yu, 2007, Raguso 2008).

Como se puede apreciar, el aroma floral es importante en la especificidad de los polinizadores, el cual podría proporcionar una ventaja selectiva tanto para los polinizadores como para las plantas; por ejemplo, sobre aquellas que sólo usan la señal visual, lo que a su vez actuaría en la evolución del sistema de apareamiento de la planta, a través de los caracteres que rigen los patrones de conducta específica en las visitas florales por polinizadores (Raguso, 2008; Wright y Schiestl, 2009).

Aromas e insectos polinizadores. El aroma de las flores es una propiedad esencial para atraer a sus polinizadores y a menudo se correlaciona con el polinizador que la visita. Por ejemplo, las flores polinizadas por abejas suelen producir aromas que el ser humano percibe como dulces, suaves y agradables, las polinizadas por polillas suelen ser dulces y fuertes, y aquellas polinizadas por moscas suelen producir aromas que, al menos para el ser humano, son desagradables (Proctor et al., 1996; Niemeyer y Teiller, 2007; Marín-Loaiza y Céspedes, 2007). Enseguida se mencionan las características de la atracción de los aromas florales a los insectos polinizadores (Apéndice 1).

Abejas. Las abejas son atraídas por aromas de diversas especies de plantas y a la fecha se han realizado algunos estudios para entender como son atraídas por las flores, ya que los insectos las emplean en diferentes formas, principalmente en la ubicación de las flores y en la comunicación social (Robertson y Wanner, 2008). Las abejas seleccionan flores entre múltiples especies de plantas, todas con distintos patrones de colores y aromas. Después de una sola visita a las flores con recompensa, el aroma es asociado y consiguen identificarlo hasta un 90% de las veces (Galizia y Menzel, 2000, 2001). Lo anterior sugiere que pequeños cambios en los caracteres florales, aún aquellos producidos por mutación, pueden afectar substancialmente el comportamiento del polinizador (Chittka y Raine, 2006). El forrajeo está relacionado con la conducta de las abejas en el uso de estos aromas florales, como en el caso de las abejas que emplean los aromas como feromonas sexua-

les (aromas de las orquídeas), o los aceites que pueden emplearse en la elaboración de sus nidos.

Un tercio de todas las especies de orquídeas no producen recompensa (Jeksáková et al., 2006) y logran reproducirse engañando a los polinizadores; se les reconoce su alta variación inusual en las señales florales, como el color, la forma y el aroma (Salzmann et al., 2007). En estudios para la caracterización de aromas florales de especies de *Orchis* (*O. mascula*, *O. pauciflora*, y su híbrido *O. x colemanii*) y de *Anacamptis* (*A. coriophora* y *A. morio*) (Salzmann et al., 2007), se observó que presentan diferencias en las cantidades y tipos de compuestos que integran los aromas de las flores, los cuales son específicos para los polinizadores de estas orquídeas (Apéndice 1). Recientemente, un estudio realizado en la orquídea *Myrmecophila christinae* mostró el curso de la producción del aroma de las flores, la mayor producción se observó en la mañana y se relacionó con la visita de las abejas *Xilocopa* sp. (polinizadores) y la emisión fue disminuyendo en el transcurso del día (Parra-Tabla et al., 2009). Entre los principales compuestos de los aromas florales se registran salicilato de metilo, benzotiazol y p-cresol (Apéndice 1); de éstos, el salicilato de metilo en las orquídeas se considera atrayente a distancia para las abejas (Eltz y Lunau, 2005).

Algunas especies de orquídeas producen aromas que son atrayentes para polinizadores específicos. Los machos de las abejas de euglosinos (tribu Euglossini) colectan los volátiles de las flores y las almacenan en la parte trasera de sus patas, para posteriormente emplearlas como feromonas en el momento del cortejo (Schiestl y Roubik, 2003; Eltz et al., 2003, 2005; Zimmermann et al., 2006; Del Mazo y Damon, 2007). La polinización de algunas orquídeas de la familia Orchidaceae se realiza por medio del “engaño sexual” a los machos de las abejas. Se ha observado que las flores de *Orchis* imitan a las hembras de los polinizadores en forma, en color y principalmente en el aroma, por lo que los machos son atraídos a estas flores que confunden con las hembras, y al tratar de copular efectúan la polinización (Jersáková et al., 2006). En esta interacción, se identificó el ipsdienol, un compuesto que se relaciona con la feromona femenina de ciertas abejas euglosinas (Salzmann, 2007). También se ha registrado una relación altamente específica en diferentes especies del género (Ayasse et al., 2000, 2003; Ayasse, 2007; Stökl et al., 2005, 2007, 2008), así como en *Chiloglottis trapeziformis* (Schiestl et al., 2003) y especies del género *Cryptostylis* (*C. erecta*, *C. subulata*) (Schiestl et al., 2007). En este sistema de polinización, que ha sido estudiado por varios años, se observa la tendencia de los aromas de las flores y de las abejas a ser similares en sus componentes a las especies interactuantes. Los estudios realizados en estas interacciones de aromas florales y polinizadores sugieren que los cambios en los aromas podrían

llevar a una hibridación y posiblemente a la especiación (Stökl et al., 2008), lo cual es muy importante en términos evolutivos y por lo tanto una perspectiva de investigación.

Alrededor de 2 400 especies de plantas en 10 diferentes familias producen aceites florales por medio de órganos específicos denominados elaióforos, los cuales normalmente sustituyen a los nectarios (Dötterl y Schäffler, 2007). El aceite es la principal recompensa, lo colectan ca. 320 especies de abejas especializadas y junto con el polen es empleado para alimentar a las larvas y como material de construcción de los nidos (Cane et al., 1983). Las abejas del género *Macropis* (Mellitinae) colectan únicamente aceite y polen de las flores de las especies de género *Lysimachia* (Myrsinaceae); estas abejas son atraídas por los aromas florales de *L. punctata* que esta conformado por compuestos como (Z)-3-acetato de hexenilo y el (E)- β -occimeno, entre otros (Dötterl y Schäffler, 2007) (Apéndice 1).

En diversos estudios se han caracterizado los compuestos volátiles de los aromas florales relacionados con los sistemas de polinización y el desarrollo de frutos en plantas con importancia económica, como alfalfa (*Medicago sativa*) (Pecetti y Tava, 2000; Pecetti et al., 2002), café (*Coffea arabica*) (Vázquez et al., 2003), rambután (*Nephelium lappaceum*) (Mérida et al., 2003), cebolla (*Allium cepa*) (Silva et al., 2003), calabaza (*Cucurbita moschata*) (Andrews et al., 2007) y canola (*Brassica napus*) (Wright et al., 2002). Estos trabajos revelan el efecto de los volátiles en las abejas que son atraídas a las flores por recompensas como el polen, néctar o aceites. Por ejemplo, en la alfalfa (*M. sativa*), el occimeno se ha registrado como uno de los compuestos principales en la atracción de *Apis mellifera* (Pecetti et al., 2002), aunque además de occimeno se han registrado mirceno, linalol y fenilacetaldéido, entre otros, que intervienen en la atracción de las abejas (Apéndice 1). Sin embargo, no se puede afirmar que estos compuestos sean exclusivos para las abejas, o que exista un patrón asociado a éstos, ya que pueden percibirlos y ser importantes para otras especies de insectos.

Palomillas. Comúnmente se sabe que las palomillas atraídas a las fuentes de néctar son guiadas a las flores por aromas específicos (Grant, 1983). Se conoce que *Clarkia breweri* y *C. concina* (Raguso y Pichersky, 1995), especies de tabaco (*Nicotiana*, Solanaceae) (Raguso et al. 2003), *Cestrum nocturnum* (Solanaceae) (Heath et al., 1992), especies de *Dianthus* y *Saponaria* (Caryophyllaceae) (Jürgens et al., 2003) y *Datura wrightii* (Riffel et al. 2004) son polinizadas por palomillas (Apéndice 1).

El análisis de los aromas florales de 13 especies del género *Silene* con floración nocturna (Caryophyllaceae) reveló que bencenoides junto con isoprenoides dominan el aroma en todas las especies y siguen el patrón general de los compuestos del aroma típico de las flores polinizadas

por palomillas, con componentes de alcoholes acíclicos, terpeno (linalol), alcoholes aromáticos (alcohol bencílico, 2-feniletanol) y ésteres derivados de éstos, así como pequeñas cantidades de compuestos que contienen nitrógeno (Jürgens et al., 2002) (Apéndice 1).

Entre otros estudios con *Helicoverpa armigera* se investigó el aprendizaje de las palomillas a las fuentes florales (Cunningham et al., 1998, 2004, 2006; Burquiere et al., 2001). Inicialmente se alimentó a las palomillas en determinadas plantas (tomate y tabaco), para después evaluar su preferencia al estar presentes las plantas hospederas (*Argyranthemum frutescens*, *Cajanus cajan* o *Nicotiana tabacum*). Los resultados mostraron que las palomillas con experiencia de alimentación en algunas especies de plantas hospederas en particular, prefirieron forrajear y ovipositar en éstas (Cunningham et al., 1998). Sin embargo, aún se requiere de investigaciones de campo que puedan aportar conocimientos sobre el aprendizaje del comportamiento de forrajeo y su influencia en el comportamiento de oviposición (Cunningham et al., 1998, 2004, 2006). La aplicación de este aprendizaje e identificación de aromas florales permitirá desarrollar trampas cebadas con compuestos atractivos para especies de palomillas consideradas plagas agrícolas (Meagher, 2002).

Escarabajos y moscas. Generalmente, a los insectos de los órdenes Coleoptera y Diptera (escarabajos y moscas respectivamente), para ovipositar o alimentarse, los atraen flores que emiten aromas desagradables (desde la percepción humana), parecidos a material orgánico descompuesto, carroña y estiércol (Proctor et al., 1996). La atracción de las moscas a sitios que semejan sitios de cría y alimento es un síndrome de polinización por engaño, denominado sapromiofilia (Jürgens et al., 2006). Las flores que presentan este mecanismo de atracción presentan adaptaciones en la forma, color, textura y aroma (Proctor et al., 1996). La mayoría de los estudios de análisis comparativos de aromas florales se han desarrollado en Araceae (Kite, 1995; Kite y Hettterscheid, 1997) y en 15 especies de 11 géneros de las subtribus Asclepiadoideae, Ceropegieae y Stapeliinae (Jürgens et al., 2006). A la fecha, también se han caracterizado los aromas florales en especies de Magnoliaceae (Azuma et al., 1999; Daffni et al., 2000) con la finalidad de entender la biología floral de las especies polinizadas por moscas, así como la naturaleza química de cada uno de estos aromas.

La interacción aroma floral-moscas también puede ejemplificarse con el trabajo de Beaman et al., (1988), quienes estudiaron la atracción de las flores de *Rafflesia* sp. que son polinizadas por las moscas de la especie *Lucilia papuensis* (Calliphoridae). En el estudio, las moscas estuvieron presentes un 95% de las veces cuando se encontraban las señales visuales y olfativas. Cuando se removió

el color y únicamente quedó la señal olfativa las moscas estuvieron presentes en un 35% de las veces, y cuando se removió ésta y permaneció el color, las moscas acudieron de 7 a 47% de las veces. Lo cual indica que para que los polinizadores sean atraídos y encuentren las flores se requiere tanto del color como del aroma de las flores.

Aplicación de los aromas florales. La importancia de identificar y caracterizar los compuestos volátiles de los aromas de las flores de distintos cultivos así como de realizar bioensayos en campo y laboratorio es que pueden emplearse como una opción en los sistemas de polinización. El reconocimiento de compuestos activos volátiles que favorezcan la atracción de polinizadores eficientes podría incrementar la tasa de visita y por ende la polinización y el número de frutos y semillas, ya sea por incrementar los volátiles específicos en los cultivos o por medio de la inducción de polinizadores a cultivos diferentes a los de su área de forrajeo (Ashman et al., 2004). Los herbívoros también pudieran ser atraídos por los aromas, y se necesitan experimentos cuidadosos antes de su aplicación, como en el caso que en seguida se expone.

Los llamados escarabajos rayados del pepino (*Acalymma vittatum*), se alimentan de cucurbitáceas y son atraídos por varios volátiles emitidos por las flores de la calabaza (*Cucurbita* spp.) (Apéndice 1). Con un experimento para determinar la atracción de las abejas (*Peponapis pruinosa*) así como del herbívoro *A. vittatum*, Andrews, et al. (2007) evaluaron 3 volátiles encontrados previamente para atraer escarabajos. Los resultados indicaron que uno de los compuestos (1, 2, 4-trimetoxibenceno) atrajo tanto al polinizador como al herbívoro; otro (indol), fue atractivo únicamente para el herbívoro y el último (E-cinamaldehído), sólo para el polinizador. No se encontraron interacciones entre los volátiles en la atracción del polinizador y los herbívoros. Los resultados también mostraron que la emisión reducida del indol podría beneficiar las plantas y disminuir la atracción del herbívoro sin la pérdida de la polinización, y sugieren que el compuesto atractivo para los herbívoros y polinizadores pudo estar bajo presión selectiva en el conflicto mutualista-antagonista. Aparentemente algunos compuestos tienen influencia sólo en un tipo de interacción, mientras que otros pueden afectar ambas interacciones y dar lugar a posibles compensaciones. Este tipo de estudios permite conocer el uso potencial de la fragancia floral para aumentar la producción agrícola.

Por otra parte, estudios con volátiles florales de *Alocasia odora* (Araceae) y sus polinizadores específicos, *Colocasiomyia alocasiae* y *C. xenalocasiae* (Drosophilidae), revelaron que al eliminar la fuente de los compuestos volátiles el desarrollo de los frutos disminuyó, puesto que la ausencia de aromas conlleva una polinización insu-

ficiente al no ser atraídos los polinizadores (Miyake y Yafuso, 2003, 2005). Roy y Raguso (1997) indican que las señales olfativas son importantes atrayentes. En sus experimentos observaron que los insectos visitantes acudieron a flores artificiales, y que el aroma puede ser un atrayente a larga distancia para las moscas.

Se ha analizado el aroma floral del mango (*Mangifera indica*). El aroma es una mezcla de 14 compuestos terpenoides, de los cuales, el más abundante fue el 3-careno, seguido por α -pineno y limoneno. Con un olfatómetro se probó la atracción de los compuestos en el escarabajo *Epirragus sallaei* (Tenebrionidae), que se alimenta de las flores del mango y se considera plaga del cultivo. El compuesto 3-careno fue el que más escarabajos atrajo, mientras que los otros compuestos tuvieron una baja respuesta. Lo anterior sugiere que el 3-careno puede tener aplicaciones para controlar los escarabajos herbívoros en las plantaciones de mango (Cruz-López et al., 2001).

Los aromas florales son importantes moduladores del comportamiento de los polinizadores, y una vez caracterizados e identificados los compuestos volátiles activos, el siguiente reto consistirá en la capacidad para manipular los genes que expresen a estos volátiles en beneficio de la humanidad (Pichersky, 2004).

Conclusiones

Las investigaciones sobre los aromas florales indican que la interacción de los volátiles de cada planta y sus polinizadores es muy estrecha y algunas veces específica. Sin embargo, aún se requieren estudios de estas asociaciones en una escala más fina; por ejemplo, entre especies de plantas del mismo género que permitan explicar la magnitud y los patrones de las respuestas evolutivas de las señales químicas en las plantas y los insectos.

Además, son necesarios estudios experimentales donde se pruebe la respuesta de los insectos a los aromas de las flores y cómo esto influye en la adecuación de las plantas y de los insectos. Así, una visión más completa e integradora de la evolución de las señales florales en respuesta a los polinizadores podría explicar los procesos evolutivos que intervinieron en las interacciones planta-insecto.

Los métodos para el estudio de los aromas son variados y cada uno requiere de técnicas específicas. En años recientes se ha progresado mucho, cada vez son más eficientes y con gran potencial para adaptarse a diversos estudios. Ahora son más sofisticados, los resultados más precisos y se obtienen en corto tiempo.

El uso de los aromas florales tiende a ser una opción en algunos sistemas de polinización con importancia económica. Sin embargo, es necesario identificar los polinizadores, así como colectar y caracterizar los compuestos

volátiles de los aromas florales y realizar bioensayos en condiciones de laboratorio y campo. Finalmente, se puede destacar que hay compuestos clave en los aromas florales para determinados insectos que pueden utilizarse como atrayente de polinizadores, de depredadores y/o herbívoros, para incrementar la producción agrícola y disminuir los daños por determinadas plagas.

Agradecimientos

A los revisores anónimos por todas sus sugerencias y valiosos comentarios en una versión temprana de este documento. De manera especial al Dr. Andreas Jürgens, por toda la literatura facilitada para esta revisión. Al CONACYT y a la Universidad Autónoma de Chiapas, por la beca otorgada a J. Grajales Conesa durante la formación de doctorado en la Universidad Autónoma de Yucatán.

Literatura citada

- Adler, L. S. y J. L. Bronstein. 2004. Attracting antagonists: Does floral nectar increase leaf herbivory? *Ecology* 85:1519-1526.
- Adler, L. S., M. Wink, M. Distl y A. Lentz. 2006. Leaf herbivory and nutrients increase nectar alkaloids. *Ecological Letter* 9:960-967.
- Adler, L. S. 2007. Selection by pollinators and herbivores on attraction and defence. *In* Specialization, speciation and radiation: the evolutionary biology of herbivorous insects, K. J. Tilmon (ed.). University of California Press, Berkeley. p. 162-173.
- Althoff, D., K. Segraves y O. Pellmyr. 2005. Community context of an obligate mutualism: pollinator and florivore effects on *Yucca filamentosa*. *Ecology* 86:905-913.
- Andrews, E., N. Theis y L. Adler. 2007. Pollinator and herbivore attraction to *Cucurbita* floral volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 33:1682-1691.
- Ashman, T. L., D. H. Cole y M. Bradburn. 2004. Sex-differential resistance and tolerance to herbivory in a gynodioecious wild strawberry. *Ecology* 85:2550-2559.
- Ayasse, M., F. Schiestl, H. Paulus, C. Löfsftedt, B. Hansson, F. Ibarra y W. Francke. 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*; how does flower-specific variation for odor signals influence reproductive success?. *Evolution* 54:1995-2006.
- Ayasse, M., F. Schiestl, H. Paulus, F. Ibarra y W. Francke. 2003. Pollinator attraction in a sexually deceptive orchid by means of unconventional chemicals. *Proceedings of the Royal Society of London* 270:517-522.
- Ayasse, M. 2007. Chemical mimicry in sexually deceptive orchids of the genus *Ophrys*. *Phyton* 46:221-223.
- Azuma, H., L. Thien y S. Kawano. 1999. Floral scents, leaf volatiles and therogenic flowers in Magnoliaceae. *Plant Species Biology* 14:121-127.
- Beaman, R. S., P. J. Decker y J. H. Beaman. 1988. Pollination of *Rafflesia* (Rafflesiaceae). *American Journal of Botany* 75:1148-1162.
- Bernhardt, P., T. Sage, P. Weston, H. Azuma, M. Lam, L. Thien y J. Bruhl. 2003. The pollination of *Trimenia moorei* (Trimeniaceae): floral volatiles, insect/wind pollen vectors and stigmatic self-incompatibility in basal angiosperm. *Annals of Botany* 92:445-458.
- Blight, M., M. Le Métayer, M. Pham Delégue, J. Picket, F. Marion-Poll y L. Wadhams. 1997. Identification of floral volatiles involved in recognition of oilseed rape flowers, *Brassica napus* by honeybees, *Apis mellifera*. *Journal of Chemical Ecology* 23:1715-1727.
- Burquiere, L., F. Marion-Pool y A. Cork. 2001. Electrophysiological responses of female *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic host odours. *Journal of Insect Physiology* 47:509-514.
- Caissard, J. C., A. Meekijjronroj, S. Baudino y M. Anstett. 2004. Localization of production and emission of pollinator attractant on whole leaves of *Chamaerops humilis* (Arecaceae). *American Journal of Botany* 91:1190-1199.
- Cane, J., G. Eickwort, F. Wesley y J. Spielholz. 1983. Foraging, grooming and mate-seeking behaviors of *Macropis nuda* (Hymenoptera, Melittidae) and use of *Lysimachia ciliata* (Primulaceae) oils in larval provisions and cell linings. *American Midland Naturalist* 110:257-264.
- Chittka, L. y N. Raine. 2006. Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology* 9:428-435.
- Cruz-López, L., J. A. Jiménez-Zúñiga, A. Santiésteban-Hernández y A. Virgen-Sánchez. 2001. Response of *Epitragus sallaei* (champion) (Coleoptera: Tenebrionidae) to the odor of *Mangifera indica* flowers. *Southwestern Entomologist* 26:165-170.
- Cunningham, J., S. West y D. Wright. 1998. Learning in the nectar foraging behaviour of *Helicoverpa armigera*. *Ecological Entomology* 23:363-369.
- Cunningham, J., C. Moore, M. Zalucki y S. West. 2004. Learning, odour preference and flower foraging in moths. *The Journal of Experimental Biology* 207:87-94.
- Cunningham, J., C. Moore, M. Zalucki y B. Cribb. 2006. Insect odour perception: recognition of odour components by flower foraging moths. *Proceedings of the Royal Society* 273:2035-2040.
- Dafni, A., M. Hesse y E. Pacini. 2000. Pollen and pollination. Springer, Wien, New York. 336 p.
- Del Mazo, A. y A. Damon. 2007. Fragrance analysis of Euglossinae bee pollinated orchids from Soconusco South-East Mexico. *Plant Species Biology* 22:129-134.
- Dobson, H. E. M. 1994. Floral volatiles in insect biology. *In* Insect-plant interactions, E. A. Bernays (ed.). CRC,

- London. p. 47-81.
- Dobson, H. y G. Bergström. 2000. The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Systematics and Evolution*. 222:63-87.
- Dötterl, S., L. Wolfe y A. Jürgens. 2005. Qualitative and quantitative analyses of flower scent in *Silene latifolia*. *Phytochemistry* 66:203-213.
- Dötterl, S. y I. Schächler. 2007. Flower scent of floral oil-producing *Lysimachia punctata* as attractant for the oil-bee *Macropis fulvipes*. *Journal of Chemical Ecology* 33:441-445.
- Dudareva, N. y E. Pichersky. 2000. Biochemical and molecular genetic aspects of floral scents. *Plant Physiology* 122:627-633.
- Dudareva, N., R. Raguso, J. Wang, J. Ross y E. Pichersky. 1998. Floral scent production in *Clarkia breweri*. III. Enzymatic synthesis and emission of benzenoid esters. *Plant Physiology* 116:599-604.
- Edwards, D. P. y D. Yu. 2007. The roles of sensory traps in the origin, maintenance and breakdown of mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1321-1327.
- Eltz, T. y K. Lunau. 2005. Antennal response to fragrance compounds in male orchid bees. *Chemoecology* 15:135-138.
- Eltz, T., D. Roubik y M. Whitten. 2003. Fragrance, male display and mating behaviour of *Euglossa hemiclora*: a flight cage experiment. *Physiological Entomology* 28:251-260.
- Fleming, T. y J. Holland. 1998. The evolution of obligate pollination mutualisms: senita cactus and senita moth. *Oecologia* 114:368-375.
- Füssel, U., S. Dötterl, A. Jürgens y G. Aas. 2007. Inter- and intraspecific variation in floral scent in the genus *Salix* and its implication for pollination. *Journal of Chemical Ecology* 33:749-765.
- Galizia, C. G. y R. Menzel. 2001. The role of glomeruli in the neural representation of odours: results from optical recording studies. *Journal of Insect Physiology* 47:115-130.
- Gershenzon, J. y N. Dudareva. 2007. The function of terpene natural products in the natural world. *Nature Chemical Biology* 3:408-414.
- Gibernau, M., M. Hossaert-Mckey, J. Frey y F. Kjellberg. 1998. Are olfactory signals sufficient to attract fig pollinators? *Ecoscience* 5:306-311.
- Gómez, J. M. y R. Zamora. 2000. Spatial variation in the selective scenarios of *Hormathophylla spinosa* (Cruciferae). *American Naturalist* 155:657-668.
- Grant, V. 1983. The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate North American flora. *Botanical Gazette* 144:439-449.
- Grison, L., A. Edwards y M. Hossaert-Mckey. 1999. Interspecific variation in floral fragrances emitted by tropical *Ficus* species. *Phytochemistry* 52:1293-1299.
- Grison-Pigé, L., J. Bessière y M. Hossaert-Mckey. 2002. Specific attraction of fig-pollinating wasps: role of volatile compounds released by tropical figs. *Journal of Chemical Ecology* 28:283-295.
- Hans-Walter, H. 2005. *Plant biochemistry*. Elsevier, New York. 657 p.
- Heath, R., B. Landolt, B. Dueben y B. Lenczewski. 1992. Identification of floral compounds of night-blooming jessamine attractive to cabbage looper moths. *Environmental Entomology* 21:854-859.
- Herrera, C. M. 2000. Measuring the effects of pollinators and herbivores: Evidence for non-additivity in a perennial herb. *Ecology* 81:2170-2176.
- Hossaert-Mckey, M., M. Gibernau y J. Frey. 1994. Chemosensory attraction of fig wasps to substaces produced by receptive figs. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 70:185-191.
- Johnson, S., C. Peter y J. Agren. 2004. The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the nonrewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proceedings of the Royal Society* 271:803-809.
- Jürgens, A., T. Witt y G. Gottsberger. 2002. Flower scent composition in night-flowering *Silene* species (Caryophyllaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 30:383-397.
- Jürgens, A., T. Witt y G. Gottsberger. 2003. Flower scent composition in *Dianthus* and *Saponaria* species (Caryophyllaceae) and its relevance for pollination biology and taxonomy. *Biochemical Systematics and Ecology* 31:345-357.
- Jürgens, A. y S. Dötterl. 2004. Chemical composition of anther volatiles in Ranunculaceae: genera-specific profiles in *Anemone*, *Aquilegia*, *Caltha*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*, and *Trollius* species. *American Journal of Botany* 91:1969-1980.
- Jürgens, A., S. Dötterl y U. Meve. 2006. The chemical nature of fetid floral odours in stapeliads (Apocynaceae-Asclepiadoideae-Ceropegieae). *New Phytologist* 172:452-468.
- Kato, M., A. Takimura y A. Kawakita. 2003. An obligate pollination mutualism and reciprocal diversification in the tree genus *Glochidion* (Euphorbiaceae). *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100:5264-5267.
- Kawakita, A. y M. Kato. 2004. Obligate pollination mutualism in *Breynia* (Phyllanthaceae): further documentation of pollination mutualism involving *Epicephala* moths (Gracillariidae). *American Journal of Botany* 91:1319-1325.
- Kite, G. C. 1995. The floral odour of *Arum maculatum*. *Biochemical Systematics and Ecology* 23:343-354.
- Kite, G. C. y W. Hettterscheid. 1997. Inflorescence odours of *Amorphophallus* and *Pseudodracontium* (Araceae). *Phytochemistry* 46:71-75.
- Knudsen, J. T. y L. Tollsten. 1993. Trends in floral scent chemistry

- in pollination syndromes: floral scent composition in moth-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113:63-284.
- Knudsen, J. T., L. Tollsten y F. Ervik. 2001. Flower scent and pollination in selected neotropical palms. *Plant Biology* 3:642-653.
- Knudsen, J. 2002. Variation in floral scent composition within and between populations of *Geonoma macrostachys* (Arecaceae) in the western Amazon. *American Journal of Botany* 89:1772-1778.
- Knudsen, J., R. Eriksson, J. Gershenzon y B. Stahl. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *The Botanical Review* 72:1-120.
- Kolosova, N., D. Sherman, D. Karlson y N. Dudareva. 2001. Cellular and subcellular localization of S-adenosyl-1-methionine benzoic acid carboxyl methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methyltransferase, the enzyme responsible for biosynthesis of the volatile ester methylbenzoate in snapdragon flowers. *Plant Physiology* 1216:956-964.
- Malo-Rivera, E., L. Cruz-López, J. Toledo, A. Del Mazo, A. Virgen y J. C. Rojas. 2005. Behavioural and electrophysiological responses of the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) to guava volatiles. *Florida Entomologist* 88:364-371.
- Marín-Loaiza, J. y C. Céspedes. 2007. Compuestos volátiles de plantas. Origen, emisión, efectos, análisis y aplicaciones al agro. *Revista Fitotécnica Mexicana* 30:327-351.
- McCabe, S. I., K. Hartfelder y W. Santana. 2007. Odor discrimination in classical conditioning proboscis extension in two stingless bee species in comparison to Africanized honeybees. *Journal of Comparative Physiology A*. 193:1089-1099.
- Meagher, R. 2002. Trapping noctuid moths with synthetic floral volatile lures. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 103:219-226.
- Mérida, J., M. Rincón, E. Malo, J. Rojas y L. Cruz-López. 2003. Volátiles emitidos por las flores del rambután (*Nephelium lappaceum* L.) y su efecto sobre la abeja sin aguijón *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Meliponinae). III Seminario Mesoamericano sobre abejas sin aguijón, 6-9, noviembre, Tapachula, Chiapas. p. 83-85.
- Miyake, T. y M. Yafuso. 2003. Floral scents affect reproductive success in fly-pollinated *Alocasia odora* (Araceae). *American Journal of Botany* 90:370-376.
- Miyake, T. y M. Yafuso. 2005. Pollination of *Alocasia cucullata* (Araceae) by two *Colocasiomyia* flies known to be specific pollinators for *Alocasia odora*. *Plant Species Biology* 20:201-208.
- Niemeyer, H. y S. Teillier. (2007). Aromas de la flora nativa de Chile. Gobierno de Chile. Fundación para la innovación agraria. Ministerio de agricultura. 448 p.
- Omata, A., S. Nakamura, S. Hashimoto y K. Furukawa. 2006. Volatile components of *Plumeria* flowers. Part 2. *Plumeria rubra* L. CV. "Irma Bryan". *Flavour and Fragrance Journal*. 7:33-35.
- Pacini, E., L. Viegi y G. Franchi. (2008). Types, evolution and significance of plant-animal interactions. *Rendiconti Lincei* 19:75-101.
- Parra-Tabla, V., L. Abdala-Roberts, J. Rojas, J. Navarro y L. Salinas-Peba. 2009. Floral longevity and scent respond to pollen manipulation and resource status in the tropical orchid *Myrmecophila christinae*. *Plant Systematics and Evolution*. 282:1-11.
- Pecetti, L. y A. Tava. 2000. Effect of flower color and sampling time on volatile emanation in alfalfa flowers. *Crop Science* 40:126-130.
- Pecetti, L., A. Tava, A. Felicioli, M. Pinzauti y E. Piano. 2002. Effect of three volatile compounds from lucerne flowers on their attractiveness towards pollinators. *Bulletin of Insectology* 5:21-27.
- Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 90:35-55.
- Pichersky, E. 2004. Plant Scents. *American Scientist* 92:514-521.
- Pichersky, E. y J. Gershenzon. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology* 5:237-243.
- Piechulla, B. y M. Pott. 2003. Plant scents – mediators of inter- and intraorganismic communication. *Planta* 217:687-689.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins, London. 479 p.
- Raguso, R. A. 2004. Flowers as sensory billboards: progress towards an integrated understanding of floral advertisement. *Current Opinion in Plant Biology* 7:434-440.
- Raguso, R. A. 2008. Wake up and smell the roses: The ecology and evolution of floral scent. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics* 39:549-569.
- Raguso, R. y E. Pichersky. 1995. Floral volatiles from *Clarkia breweri* and *C. concinna* (Onagraceae): recent evolution of floral scent and moth pollination. *Plant Systematics and Evolution* 194:55-67.
- Raguso, R., R. Levin, S. Foose, M. Holmberg y L. McDade. 2003. Fragrance chemistry, nocturnal rhythms and pollination "syndromes" in *Nicotiana*. *Phytochemistry* 63:265-284.
- Riffel, J., R. Alarcón, L. Abrell, G. Davidowitz, J. Bronstein y J. Hilderand. 2004. Behavioral consequences of innate preferences and olfactory learning in hawkmoth-flower interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:3404-3409.
- Robertson, H. y K. Wanner. 2008. The chemoreceptor superfamily in the honey bee, *Apis mellifera*: expansion of the odorant, but not gustatory, receptor family. *Genome*

- Research 16:1395-1403.
- Roy, B. A. y R. A. Raguso. 1997. Olfactory versus visual cues in a floral mimicry system. *Oecologia* 109:414-426.
- Salzmann, C., A. Nardella, S. Cozzolino y F. Schiestl. 2007. Floral scent in food-deceptive orchids: species specificity and sources of variability. *Plant Biology* 9:720-729.
- Schiestl, F. 2010. The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters* 13:643-656.
- Schiestl, F. P. y M. Ayasse. 2001. Post-pollination emission of a repellent compound in a sexually deceptive orchid: new mechanism for maximising reproductive success? *Oecologia* 126:531-534.
- Schiestl, F. y D. Roubik. 2003. Odour compound detection in male Euglossine bees. *Journal of Chemical Ecology* 29:253-257.
- Schiestl, F., R. Peakall, J. Mant, F. Ibarra, C. Schulz, S. Franke y W. Francke. 2003. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science* 302:437-438.
- Strauss, S. Y. y B. Whittall. 2006. Non-pollinator agents of selection on floral traits. In *Ecology and Evolution of Flowers*, L. D. Harder y S. C. H. Barrett (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 120-138.
- Stökl, J., H. Paulus, A. Dafni, C. Schulz, W. Francke y M. Ayasse. 2005. Pollinator attracting odour signals in sexually deceptive orchids of the *Ophrys fusca* group. *Plant Systematics and Evolution* 254:105-120.
- Stökl, J., R. Twele, D. Erdmann, W. Francke y M. Ayasse. 2007. Comparison of the flower scent of the sexually deceptive orchid *Ophrys iricolor* and the female sex pheromone of its pollinator *Andrena morio*. *Chemoecology* 17:231-233.
- Stökl, J., P. Schlüter, T. Stuessy, H. Paulus, G. Assum y M. Ayasse. 2008. Scent variation and hybridization cause the displacement of a sexually deceptive orchid species. *American Journal of Botany* 95:472-481.
- Svensson, G., O. Pellmyr y R. Raguso. 2006. Strong conservation of floral scent composition in two allopatric Yuccas. *Journal of Chemical Ecology* 32:2657-2665.
- Svensson, G., M. Hickman, S. Bartram, W. Boland, O. Pellmyr y R. Raguso. 2005. Chemistry and geographic variation of floral scent in *Yucca filamentosa* (Agavaceae). *American Journal of Botany* 92:1624-1631.
- Terry, I., C. Moore, G. Walter, P. Forster, R. Roemer, J. Donaldson y P. Machin. 2004. Association of cone thermogenesis and volatiles with pollinator specificity in *Macrozamia cycads*. *Plant Systematics and Evolution* 8:159-173.
- Theis, N. y R. Raguso. 2005. The effect of pollination on floral fragrance in thistles. *Journal of Chemical Ecology* 31:2581-2600.
- Tholl, D., W. Boland, A. Hansel, F. Loreto, U. Röse y J. Schnitzler. 2006. Practical approaches to plant volatile analysis. *The Plant Journal* 45:540-560.
- Vázquez, R., M. Rincón, J. Rojas, E. Malo y L. Cruz-López. 2003. Respuesta electrofisiológica y conductual de la abeja *Scaptotrigona mexicana* a los volátiles florales de *Coffea canephora* var. *robusta*. III Seminario Mesoamericano sobre abejas sin aguijón. Tapachula, Chiapas. p. 79-82.
- Wright, G. A. y F. P. Schiestl. 2009. Floral scent in a whole-plant context. The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signaling of floral rewards. *Functional Ecology* 23:841-851.
- Wright, G. A., B. Skinner y B. Smith. 2002. Ability of honeybee *Apis mellifera* to detect and discriminate odours of varieties of canola (*Brassica rapa* and *Brassica napus*) and snapdragon flowers (*Antirrhinum majus*). *Journal of Chemical Ecology* 28:721-740.
- Zimmermann, Y., D. Roubik y T. Eltz. 2006. Species-specific attraction to pheromonal analogues in orchid bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60:833-843.

Apéndice 1. Principales compuestos de los aromas florales en diferentes familias y especies de plantas e insectos polinizadores

<i>Familia de planta</i>	<i>Especie de planta</i>	<i>Aroma floral-compuesto (s) principal (es)</i>	<i>Especie de insectos Orden-Familia</i>	<i>Referencia</i>
Agavaceae	<i>Yucca filamentosa</i>	(E) - 4, 8 – dimetil-1,3,7-nonatrieno	<i>Tegeticula casandra</i> Lepidoptera-Prodoxidae	Svensson et al., 2005
Anacardiaceae	<i>Manguifera indica</i>	3-careno	<i>Epitagus sallaei</i> Coleoptera-Tenebrionidae	Cruz-López et al., 2001
Apocynaceae	<i>Apteranthes joannis</i> <i>Desmidorchis flava</i> <i>Duvalia corderyoi</i> <i>Echidnopsis leachii</i> <i>E. montana</i> <i>Hoodia currorii</i> <i>H. gordonii</i> <i>Monolluma hexagona</i> <i>Orbea semota</i> <i>O. variegata</i> <i>Pseudolithos cubiformis</i> <i>Stapelia asterias</i> <i>Plumeria rubra</i>	Octanal, <i>p</i> -cresol Acido hexanoico Fenol Acido isovalerico Acido hexanoico, 3-isopentil-2, 5-piracino, dimetilo 2-heptanol Trisulfido dimetilo <i>p</i> -cresol Acido butanoico, <i>p</i> -cresol Trisulfido dimetilo Octanal Fenilacetaldehído, (β)-fenil, etil alcohol, cinamato de melito	Diptera- Sarcophagidae Muscidae Calliphoridae Drosophilidae <i>Manduca sexta</i> Lepidoptera-Sphingidae	Jürgens et al., 2006 Omata et al., 2006
Araceae	<i>Alocasia odora</i> <i>A. cucullata</i>	Metil salicilato, (β)-cariofileno, 4,8-dimetil-1,3,7-nonatrieno, biciclogermacreno, benzoato de metilo, (α)-humuleno	<i>Colocasiomyia alocasiae</i> <i>C. xenalocasiae</i> Diptera -Drosophilidae	Miyake y Yafuso, 2005
Asclepiadaceae	<i>Huernia boleana</i> <i>H. keniensis</i> <i>Piранthus decorus</i>	Octanal Disulfido dimetilo, ácido benzoico Acido benzoico, heptanal, octanal	Diptera- Sarcophagidae Muscidae Calliphoridae Drosophilidae	Jürgens et al., 2006
Asteraceae	<i>Argyranthemum frutescens</i>	Fenilacetaldehído	<i>Helicoverpa armigera</i> Lepidoptera- Noctuidae	Cunningham et al., 2006
Caryophyllaceae	<i>Silene chlorantha</i> <i>S. chlorantha</i> , <i>S. italica</i> <i>S. dichotoma</i> <i>S. dichotoma</i> , <i>S. italica</i> , <i>S. nutans</i> <i>S. latifolia</i> <i>S. latifolia</i> , <i>S. otites</i> , <i>S. subconica</i> , <i>S. vulgaris</i> <i>S. nutans</i> , <i>S. sericea</i> <i>S. nutans</i> , <i>S. sericea</i> , <i>S. subconica</i> , <i>S. succulenta</i> , <i>S. vulgaris</i> <i>S. saxifrage</i> , <i>S. succulenta</i> <i>S. viscosa</i> <i>S. vallesia</i> <i>Silene latifolia</i>	Mirceno, fenchil acetato β-linalol <i>p</i> -Cresol Benzil acetato Aldehídos lilac <i>trans</i> -β-occimeno Benzaldehído Metilbenzoato Benzil alcohol Sesquiterpenos (isoprenoides) B-bourboneno, γ-muuroleno Aldehídos lilac	Lepidoptera-Noctuidae Sphingidae <i>Hadena bicruris</i> Lepidoptera- Noctuidae	Jürgens et al., 2002 Dötterl y Jürgens, 2005
Cruciferaceae	<i>Brassica napus</i>	Fenilacetaldehído, linalol, (E,E)-(α)-farneseno	<i>Apis mellifera</i> Hymenoptera-Apidae	Blight et al., 1997

Apéndice 1. Continúa

<i>Familia de planta</i>	<i>Especie de planta</i>	<i>Aroma floral-compuesto (s) principal (es)</i>	<i>Especie de insectos Orden-Familia</i>	<i>Referencia</i>
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita moschata</i>	(E)-cinamaldehído 1,2,4-trimetoxibenceno	<i>Peponapis pruinosa</i> Hymenoptera-Apidae <i>Acalymna vittatum</i> * Coleoptera- Chrysomelidae	Andrews et al., 2007
Fabaceae	<i>Cajanus cajan</i>	Linalol, (β)-cariofileno, (α)pineno, (β)-mirceno, limoneno	<i>Helicoverpa armigera</i> Lepidoptera-Noctuidae	Cunningham et al., 2006
Labiaceae	<i>Medicago sativa</i>	Occimeno	<i>Apis mellifera</i> Hymenoptera-Apidae	Peceti et al., 2002
Myrsinaceae	<i>Lysimachia punctata</i>	(Z)-3-acetato de hexenilo, (E)-β-occimeno	<i>Macropis fulvipes</i> Hymenoptera-Melittidae	Dötterl y Schaffler, 2007
Moraceae	<i>Ficus fulva</i> flor femenina <i>F. microcarpa</i> <i>F. condensa</i> <i>F. deltoidea</i> flor masculina	(β)-cariofileno (α)-copaeno Germacreno D Linalol, germacreno D, (β)-cariofileno	Hymenoptera-Chalcidoidea Agaonidae	Grison-Pigè et al., 2002
Onagraceae	<i>Clarkia breweri</i> <i>C. concinna</i>	Linalol, oxido de linalol, acetato de bencilo, benzoato de bencilo, eugenol, salicilato de metilo, vanillina <i>trans</i> -(β)-occimeno, mirceno, (α)-pineno, limoneno	<i>Hyles lineata</i> Lepidoptera-Sphingidae <i>Manduca sexta</i> Lepidoptera-Sphingidae Hymenoptera-Apoidea Diptera y Lepidoptera	Raguso y Pichersky, 1995
Orchidaceae	<i>Orchis mascula</i> <i>O. pauciflora</i> <i>Myrmecophila christinae</i>	Ipsdienol, limoneno, occimeno, linalol, mirceno Metilsalicilato, benzotiazol, <i>p</i> -cresol	<i>Euglossa</i> sp. Hymenoptera- Apidae <i>Euglossa</i> sp. <i>Xilocopa</i> sp. Hymenoptera-Apidae	Salzmann et al., 2007 Parra-Tabla et al., 2009
Salicaceae	<i>Salix acutifolia</i> , <i>S. apennina</i> , <i>S. babylonica</i> , <i>S. bicolor</i> , <i>S. daphnoides</i> , <i>S. glabra</i> , <i>S. gracilistyla</i> , <i>S. repens</i> , <i>S. triandra</i> , <i>S. viminalis</i> <i>S. antrocinerea</i> , <i>S. aurita</i> , <i>S. caprea</i> , <i>S. cinerea</i> . <i>S. mielichhoferi</i> , <i>S. myrsinifolia</i> , <i>S. silesiaca</i> <i>S. pentandra</i> , <i>S. starkeana</i> <i>S. eleagnos</i>	<i>trans</i> -(β)-occimeno 1,4-dimetoxibenceno α- pineno <i>cis</i> -3-hexenil acetato Linalol	Hymenoptera Diptera Coleoptera Lepidoptera	Füssel et al., 2007
Solanaceae	<i>Nicotina tabacum</i>	Linalol, (β)-cariofileno	<i>Helicoverpa armigera</i> Lepidoptera-Noctuidae	Cunningham et al., 2006
Trimeniaceae	<i>Trimenia moorei</i>	8-heptadecano, 2-feniletanol	<i>Exoneura</i> sp. Himenoptera-Apidae <i>Macroglossa itamura</i> Himenoptera-Apidae <i>Lassioglossum</i> spp. Hymenoptera-Halictidae Diptera-Syrphidae Hymenoptera-Pergidae	Bernhardt et al., 2003

* Herbívoro