

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**Sincronía reproductiva en un sistema de polinización especializado:
Dieffenbachia oerstedii (Araceae) – *Cyclocephala* sp. (Scarabaeidae)**

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado
en Biología para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología

JERALDÍN SARET VERGARA RAVELO

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2025

Dedicatoria

A mi tía Consuelo Vergara Sánchez y a mi padre Francisco Vergara Sánchez, por aportarme las bases espirituales para la perseverancia.

Agradecimiento

Al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por su admisión al Programa Regional el cual cubrió todos mis gastos durante mi estadía en Costa Rica. A los profesores e investigadores de la Universidad de Panamá María Sánchez de Stapf, Enrique Medianero, Iván Valdespino y César Jaramillo por su apoyo durante el proceso de admisión. Al Sistema de Estudios de Posgrado (SEP), al cuerpo administrativo de la Escuela de Biología y al Mariposario por permitirme acceder a insumos y al área de estudio. A Junior Pastor Pérez Molina por su colaboración con el suministro de reactivos y procesamiento del material histológico, a Luis Sandoval por su apoyo con el reconocimiento de luz UV en las inflorescencias y a Mónica Springer por facilitarme el equipo para el monitoreo de escarabajos. Agradezco inmensamente a los miembros del comité de tesis: Alfredo Cascante Marín, Eduardo Chacón Madrigal y Paul Hanson por su apoyo y recomendaciones en todas las etapas de mi formación durante la maestría.

Gracias también a Marc Gibernau, Florian Etl, Orlando Ortiz, Marco Cedeño, Mario Blanco y Mauricio Fernández por sus oportunas recomendaciones durante diferentes etapas de la investigación. A Alejandra Serna, Christian Trejos, Eddy Camacho, Edwin Domínguez, Hannia Ramírez, Karla Martínez y Lidieth Moran por escucharme y acompañarme en la fascinante inmersión cultural que ofrece Costa Rica. Finalmente, y no menos importante, a mi tía Consuelo y a mi padre por su complicidad.

“Esta tesis fue aceptada por la Comisión del programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría Académica en Biología”



Dr. Sergio Jensen González

Representante de la Decanatura Sistema de Estudios de Posgr



Dr. Alfredo Cascante Marín

Director de tesis



Dr. Paul Hanson Snorton

Asesor



PhD. Eduardo Chacón Madrigal

Asesor



MSc. Christian Trejos Hernández

Representante del Director del Programa de Estudios de Posgrado



Jeraldín Vergara Ravelo

Candidato

Tabla de contenido

Dedicatoria	ii
Agradecimiento	iii
Resumen general	vi
Tablas	vii
Figuras	vii
Introducción.....	1
Referencias	4
Radiación solar, ¿aliada para la sincronía de una planta tropical con su polinizador?	10
Resumen	10
Palabras Claves	10
Introducción	11
Metodología.....	12
Resultados.....	16
Discusión	21
Conclusión.....	25
Agradecimiento.....	25
Referencias	26
Material suplementario.....	30
Mecanismos de atracción para la polinización nocturna empleados por una arácea (Araceae Juss.) neotropical.....	32
Resumen	32
Palabras Claves	32
Introducción	33
Materiales y Métodos.....	35
Mecanismos asociados a atracción de polinizadores.....	36
Resultados.....	39
Discusión	44
Conclusión.....	48
Agradecimiento.....	49
Referencias	49

Resumen general

Las plantas con flores han desarrollado mecanismos que garantizan su reproducción, de allí que muchas se hayan asociado con insectos polinizadores exclusivos. Para que estos mutualismos ocurran con éxito también es necesario que tanto las plantas como los polinizadores coincidan, debido a esto muchas plantas y polinizadores sincronizan sus eventos reproductivos para maximizar dicha interacción. Si no coinciden, ambas partes resultarían afectadas por la reducción en la producción de semillas y la dificultad del polinizador para obtener recursos.

Tanto el inicio de la floración como la emergencia de los polinizadores son activados por condiciones ambientales que deben estar presentes. Debido a las variaciones ambientales, producto del cambio climático, las condiciones ambientales requeridas fluctúan, en consecuencia, el ritmo de estos ciclos biológicos, lo que provoca una desincronización de la época de floración y la abundancia de los polinizadores.

En *Dieffenbachia oerstedii*, una planta herbácea de la familia Araceae, se estudiaron los mecanismos desarrollados para atraer a sus polinizadores del género *Cyclocephala* (Scarabaeidae) y el ajuste entre la época de floración con la emergencia de los polinizadores. Para comprender los mecanismos de atracción se analizó la composición química de la fragancia floral, el patrón térmico de sus inflorescencias, los tejidos productores de las fragancias florales mediante técnicas histológicas y la capacidad de atracción visual. Para estudiar el ajuste, se evaluó la sincronía entre la época de floración con la emergencia de los escarabajos *Cyclocephala*, la relación de los patrones anuales de precipitación, temperatura y radiación solar sobre la activación de la floración y la emergencia de sus polinizadores, y finalmente, se evaluó el éxito reproductivo de *D. oerstedii* a nivel poblacional y según la etapa fenológica (inicio, pico y final de floración).

Los resultados indican que *D. oerstedii* atrae a sus polinizadores mediante la difusión de fragancias florales originadas en tejidos llamados osmóforos y mediante el incremento de la temperatura en regiones específicas de sus inflorescencias. Una vez que los escarabajos están en las inflorescencias, aparentemente, son dirigidos hacia los estigmas mediante una luz ultravioleta reflejada a partir de la secreción estigmática. Por otro lado, la floración de la población estudiada presentó una estrecha sincronía con su polinizador. Tanto el inicio de la floración como, aunque con menor significancia, la emergencia de los escarabajos estuvo correlacionada con el incremento en la radiación solar presentada entre uno y dos meses previos al inicio de la floración. Finalmente, pese a la sincronía de

la planta con el polinizador el éxito reproductivo fue bajo, probablemente debido a intercambio de polen entre individuos clonales.

Tablas

Tabla 1. Valores obtenidos de los análisis de regresión lineal simple y múltiple de la frecuencia de las inflorescencias en antesis y abundancia de escarabajos en función de las variables ambientales a intervalos de cero, uno, dos y tres meses previos al inicio de del ciclo de floración. Las celdas en negrita corresponden a valores significativos. 20

Tabla 2. Patrones térmicos conocidos para diferentes especies de *Dieffenbachia*. 44

Tabla 3. Elementos diagnósticos para el reconocimiento de osmóforos en *D. oerstedii*. ... 47

Figuras

Fig. 1. Fenología floral de *Dieffenbachia oerstedii*. Los valores junto a las barras corresponden a los porcentajes de inflorescencias en antesis. **a)** Durante el 2023. Rayleigh (Z): 84.907, $p < 0.001$ Media del vector (μ): 147.188°; longitud del vector medio (r): 0.92. **b)** durante 1980, Rayleigh (Z) = 88.689, $p < 0.001$; vector medio (μ) = 152.617°; longitud del vector medio (r) = 0.946. 17

Fig. 2. Tasa de visitación y éxito reproductivo. Tasa de visitación y éxito reproductivo, **a)** proporción de escarabajos *Cyclocephala* observados en inflorescencias de *D. oerstedii* por cada mes del periodo de floración del 2023. Rayleigh (Z) = 67.59, $p < 0.001$, vector medio (μ) = 148.521; longitud del vector medio (r) = 0.818. **b)** proporción de inflorescencias que fructificaron según la etapa de floración del 2023. 18

Fig. 3. Patrones climáticos y frecuencia de inflorescencias visitadas durante el 2023, **a y b)** promedios de precipitación, temperatura y radiación solar, **a)** durante el periodo entre el 2019 y el 2022, **b)** durante el 2023, **C)** Temperatura máxima y mínima a 1.5 m de altura registrada durante los meses de floración, con relación a la temperatura exterior durante el mismo periodo, **d.** Gráfico de barras que compara las frecuencias de las inflorescencias totales en antesis con las inflorescencias totales visitadas por escarabajos *Cyclocephala*. Se observa que la frecuencia de escarabajos incrementa el pico de floración y durante el pico. Datos ambientales proporcionados por la estación meteorológica de San Pedro del Centro de Investigaciones Geofísicas de la Universidad de Costa Rica (CIGEFI). 18

Fig. 4. Gráficos de regresión lineal de la posible influencia de la radiación solar sobre la fenología floral de *D. oerstedii* y de emergencia de los escarabajos *Cyclocephala*, **a y c)** un mes previo al inicio de floración, **b y d)** dos meses previos al inicio de floración. 21

Fig. 5. Termogénesis en *Dieffenbachia oerstedii*. **A** y **B** muestran patrones térmicos en diferentes regiones del espádice. **A.** en la región femenina, **B.** en la región masculina. (**C-E**) imágenes térmicas con hasta casi 9° por encima de la temperatura ambiente. **Clave:** en **A** y **B** La línea anaranjada representa la temperatura ambiente, la azul la temperatura floral y la gris a la diferencia a entre la temperatura ambiente y floral, los rectángulos de líneas continuas al periodo de antesis femenina y los de línea punteada a periodo de antesis masculina; en **C- E m:** región masculina, **e:** escarabajo; el rectángulo en **D** muestra la región femenina expuesta por remoción de la espata.40

Fig. 6. Epitelio de inflorescencia colectada previo a la emisión de fragancias y dejada en solución de rojo neutro (0.01%) durante cuatro días. (**A**) aspecto superficial de las flores masculinas. (**B-C**) epitelio de flores masculinas; (**B**) vista lateral de una célula glandular dilatada tras absorber líquido; (**C**) estoma de una flor masculina; (**D**) epitelio de un estaminodio el cual carece de células glandulares, pero presenta estoma; (**E**) aspecto superficial de las flores femeninas y estaminodios después de la tinción (**F**) epitelio de una flor estéril, la flecha señala un estoma, (**G**) epitelio del ovario donde se evidencia la ausencia de estomas y células glandulares; (**H**) Epitelio de una región desnuda del espádice a la altura de las flores estériles donde se expone la ausencia de estoma y células glandulares.....41

Fig. 7. Reconocimiento de osmóforos. (**A-H**) prueba de safranina y azul alcian. (**I-J, P, M**) prueba de lugol, (**L, O, P**) prueba de sudán. (**A y B, i, k, l**) región masculina, (**E**) corte longitudinal de una flor masculina, (**F, j, o**) corte longitudinal de una flor estéril, (**C, m, p**) corte longitudinal de un estaminodio, (**D, n**) corte transversal de la médula a la altura de la región masculina, (**G**) vista longitudinal de un estaminodio, (**H**) corte transversal de la médula a la altura de la región femenina. (**A, B, C, I, J, M, N**) fase de postantesis. (**D-H, K, L**), fase de preantesis. **Estructuras señaladas:** **st:** estomas, **cg:** células glandulares, **cr:** cristales; *: región de donde se tomó la imagen **B**, **X:** xilema, **F:** floema. Las barras internas en los recuadros de **E** y **F** equivalen a 50 µm; CR: cristales, A: almidón.....42

Fig. 8. Evaluación de atracción visual y química. (**A**) Bloqueo visual a larga distancia, (**E**) gráfico de caja y bigotes de los insectos atraídos por la trampa química, los valores en el extremo superior corresponden al número máximo de individuos atraídos, los números en blanco a los valores promedios y los inferiores a los valores mínimos. **F**) sistema de trampa con atrayente químico, (**B-D**) Reflexión de luz ultravioleta durante el periodo de antesis. **clave:** **e:** estigmas, **C:** escarabajos con secreción estigmática en las patas.43

Introducción

Para que la polinización ocurra con éxito, muchas plantas han desarrollado mecanismos de atracción para asociarse con sus polinizadores (Chartier et al., 2014; Quesada et al., 2012; Yadav, 1988). Uno de los mecanismos mejor conocidos es la producción de pigmentos que les confieren colores con longitudes de onda específicas para ser detectados por el grupo de polinizadores que quieren atraer (Chittka & Menzel, 1992). Otro mecanismo es la difusión de compuestos aromáticos cuyas composiciones varían igualmente para captar la atención de un grupo específico de polinizadores (Schiestl, 2010). En sistemas de polinización nocturnos, cuando la luz es limitada, los mecanismos de atracción por medio de aromas ganan protagonismo (Dötterl et al., 2012; Gibernau et al., 1999; Maia et al., 2022; Schiestl & Dötterl, 2012).

Las interacciones entre plantas y polinizadores pueden interrumpirse por factores geográficos, morfológicos, comportamentales, fisiológicos y temporales (Gérard et al., 2020). Por ejemplo, el éxito de este mutualismo depende de que el periodo receptivo de las flores y el de actividad de sus polinizadores coincidan. Un desajuste entre estos eventos podría reducir el éxito reproductivo de las plantas y la supervivencia de los polinizadores (Gérard et al., 2020; Inari et al., 2012; Kudo et al., 2008; Kudo & Cooper, 2019).

Los ajustes temporales de los eventos fenológicos no solo dependen de las interacciones bióticas sino también de las necesidades fisiológicas propias de cada especie en interacción con el ambiente físico. En regiones tropicales, los factores ambientales que activan los ciclos biológicos de plantas y animales son poco comprendidos, aunque tienden a ser más diversos en comparación con los que ocurren en regiones templadas o boreales. Para plantas, estos factores incluyen la humedad atmosférica (Cascante-Marín et al., 2017), las lluvias (Wycherley, 1973), la temperatura y la sequía (Chen et al., 2018), el fotoperiodo e irradiación solar (Wright & Calderón, 2018); en insectos influyen la lluvia (Bonal et al., 2015; Forrest, 2016; van Dijk et al., 2024), el fotoperiodo (Forrest, 2016) el calor acumulado y humedad del suelo (van Dijk et al., 2024).

Debido a esto, las variaciones climáticas ocasionadas por el cambio global podrían desajustar la época de floración y el periodo en que están presentes los polinizadores (Hudson & Keatley, 2010; Menzel, 2002, Schwartz, 2013). Por ejemplo, en zonas templadas de Europa, el inicio de la floración en algunas plantas se ha anticipado al inicio

del verano a un ritmo de 2.5 días por cada década (Byers, 2017; Menzel et al., 2006; Schwartz, 2013). Los cambios en la fenología floral y los desajustes en las interacciones mutualistas pueden afectar el funcionamiento de los ecosistemas (Morellato et al., 2016).

Las regiones tropicales albergan la mayoría de las interacciones de polinización especializada, en las cuales una planta interactúa con un polinizador o grupo restringido de polinizadores (Johnson et al., 2000). En estos mutualismos donde los organismos son altamente interdependientes su capacidad de adaptación a desajustes ocasionados por efecto del cambio climático podría ser menor en comparación con los sistemas de polinización generalistas (Gérard et al., 2020). Algunos casos de sistemas de polinización especializados los vemos dentro de la familia Araceae Juss. (Orden Alismatales), que presentan grupos cuya polinización involucra insectos, tales como escarabajos de la familia Scarabaeidae, (Maia et al., 2022; Milet-Pinheiro et al., 2017); moscas (Gibernau, 2016; Suetsugu, 2022) y abejas (Díaz et al., 2021).

Araceae es una familia de plantas herbáceas que presenta inflorescencias en forma de espádice, distintivas por presentar flores diminutas agrupadas a lo largo de un eje carnoso, el cual está cubierto por una hoja modificada que se sostiene desde la base del espádice, llamada espata (Gibernau, 2003). Todas las aráceas son protoginas, es decir, los estigmas alcanzan la madurez sexualmente (antesis femenina) antes de ser liberado el polen (antesis masculina), sin que ocurra superposición (Mayo et al., 1997). Además, presentan dos sistemas sexuales, el hermafroditismo, en las cuales las flores son bisexuales, y la monoecia, en la cual los órganos reproductivos masculinos y femeninos se encuentran en flores separadas, pero sobre una misma inflorescencia (Grayum, 1990).

En especies monoicas, las flores femeninas se encuentran en la región inferior del espádice, las flores masculinas en la región superior, y entre ambos tipos de flores se encuentran flores estériles, en algunas especies se extiende una porción por encima de la región masculina cuya función es la difusión de fragancias florales, llamada apéndice (Mayo et al., 1997). En estas especies la espata suele presentar una constricción que divide ya sea la región femenina de la masculina, o la región con flores de la del apéndice, y forma una cámara floral por debajo de esta constricción (Mayo et al., 1997). Dichas modificaciones que ajustan la espata a las diferentes regiones del espádice tienen implicaciones importantes en la polinización y permiten la retención de los polinizadores durante las antesis femenina y masculina (Gibernau, 2003; Mayo et al., 1997).

En esta familia, los mecanismos de atracción incluyen la producción de fragancias florales, la termogénesis, que se caracteriza por un incremento de la temperatura en las inflorescencias, usualmente asociado a la producción de fragancias, y por presentar colores atractivos en los espádices y espatas (Días et al., 2019; Gibernau, 2003). La expresión de estos mecanismos de atracción varía de acuerdo con el grupo de insectos que atraen. Por ejemplo, las especies que atraen escarabajos suelen presentar colores pardos en sus inflorescencias (Croat, 2004) y durante la antesis presentan picos de termogénesis al tiempo que emiten fragancias metoxiladas (Dötterl et al., 2012a; Gibernau et al., 2023). Las especies que atraen moscas suelen imitar sitios de oviposición (Angioy et al., 2004), o producir el compuesto metil eugenol en las inflorescencias (Lewis et al., 1988; Sinchaisri & Areekul, 1985; Tan & Nishida, 2012). Las especies polinizadas por abejas recompensan al polinizador mediante fragancias florales que son usadas para atracción sexual (Hentrich et al., 2010), y sus composiciones altamente complejas permiten la atracción especie de abeja específicas (Dodson, 1970; Hentrich et al., 2010).

Aunque son fenómenos independientes, la producción de fragancias florales y la termogénesis están relacionadas (Vogel, 1990), lo cual ha sido respaldado por diversos estudios (Croat, 2004; Díaz et al., 2019; Faegri & Pijl, 1979; Gibernau, 2015; Gibernau et al., 2004; Prieto & Cascante-Marín, 2017; Seymour & Gibernau, 2008). Pese a esta relación, ambos procesos suelen abordarse por separado, y mientras algunos estudios se centran en las fragancias (Etl et al., 2016, 2022; Schiestl & Dötterl, 2012), otros se enfocan en la termogénesis (Barabé et al., 2002; Barabé & Gibernau, 2000; Meeuse & Raskin, 1988; Seymour et al., 2009; Seymour & Gibernau, 2008). A pesar del interés sobre estos mecanismos las estructuras donde se producen las fragancias florales, llamadas osmóforos, han recibido poca atención (Raguso & Gottsberger, 2017; Vogel, 1990). El estudio de los osmóforos se ha centrado en especies polinizadas por moscas (Bröderbauer et al., 2014) y recientemente en especies sudamericanas polinizadas por escarabajos (Barbosa et al., 2018; Gonçalves-Souza et al., 2017).

En especies polinizadas por moscas, los osmóforos suelen corresponder al apéndice localizado en las inflorescencias que hace las funciones de una gran glándula (Vogel, 1990). Para especies polinizadas por abejas, se sabe poco acerca de la localización de los osmóforos, pero según la estructura de donde usualmente se percibe la fragancia (Hentrich et al., 2010; Vogel, 1990), podrían localizarse en la espata. En las pocas especies polinizadas por escarabajos en las que se han estudiado los osmóforos, estos

se han observado en pequeñas regiones glandulares localizadas en la epidermis de las flores masculinas estériles y fértiles (Barbosa et al., 2018; Gonçalves-Souza et al., 2017).

Entre las aráceas, las plantas del género *Dieffenbachia* Schott, polinizadas por escarabajos, los eventos involucrados en su polinización incluyen la producción de fragancias florales, la ocurrencia de termogénesis y la constricción de la espata para la retención de los polinizadores durante la antesis femenina y posterior liberación durante la antesis masculina (Gibernau, 2015). Pese a que la termogénesis y la producción de fragancias florales se ha documentado en diferentes especies de *Dieffenbachia*, hasta el momento ningún estudio ha caracterizado sus osmóforos. Por otro lado, los patrones fenológicos de floración se han estudiado en *D. oerstedii* (Valerio, 1984), *D. seguine*, *D. paludicola* (Gibernau, 2015) y *D. nitidiopetiolata* (Young, 1986), sin embargo, se desconoce el grado de sincronía entre la época de floración y el ciclo de vida y la actividad de sus polinizadores, así como el papel de variables climáticas para su desarrollo.

Se estudió cómo se integran los diferentes mecanismos de atracción en *Dieffenbachia oerstedii* para la polinización por escarabajos del género *Cyclocephala*. Además, se estudiaron los factores que activan su floración y el momento en que los adultos de sus polinizadores emergen del suelo para visualizar los posibles efectos de las variaciones climáticas sobre sistemas de polinización especializados. Primero, se evaluó el grado de ajuste entre la floración de *D. oerstedii* Schott (Araceae) y la cantidad de escarabajos polinizadores del género *Cyclocephala*, segundo, se evaluó algunos factores ambientales que promueven su floración y la emergencia de sus polinizadores, los cuales podrían influir sobre dicha interacción, y tercero, se evaluó el éxito reproductivo de inflorescencias que estuvieron receptivas durante el inicio, el pico y al final de la floración.

Referencias

- Angioy, A. M., Stensmyr, M. C., Urru, I., Puliafito, M., Collu, I., & Hansson, B. S. (2004). Function of the heater: the dead horse arum revisited. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(3), S13-S15. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0111>
- Arcangeli, G. (1886). *Osservazione sull'impollinazione in alcune Aracee*. 29–56.
- Barabé, D., Gibernau, M., & Forest, F. (2002). Zonal thermogenetic dynamics of two species of *Philodendron* from two different subgenera (Araceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139 (1), 79–86. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00040.x>

- Barabé, D., & Gibernau, M. (2000). Étude comparative de la production de chaleur chez quelques Araceae. *Adansoni*, 22(2), 253–263. <https://www.researchgate.net/publication/258846420>
- Barbosa, J. F., Paulino, J., Rodrigues, D., & Sakuragui, C. M. (2018). Floral structure of *Philodendron propinquum* (Araceae) and a comparative study of the *Philodendron* subgenera. *Flora*, 240, 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.12.007>
- Bonal, R., Hernández, M., Espelta, J. M., Muñoz, A., & Aparicio, J. M. (2015). Unexpected consequences of a drier world: Evidence that delay in late summer rains biases the population sex ratio of an insect. *Royal Society Open Science*, 2(9), 150198 <https://doi.org/10.1098/rsos.150198>
- Bröderbauer, D., Ulrich, S., & Weber, A. (2014). Adaptations for insect-trapping in brood-site pollinated *Colocasia* (Araceae). *Plant Biology*, 16(3), 659–668. <https://doi.org/10.1111/plb.12081>
- Byers, D. L. (2017). Studying plant–pollinator interactions in a changing climate: A review of approaches. *Applications in Plant Sciences*, 5(6), 1700012. <https://doi.org/10.3732/apps.1700012>
- Cascante-Marín, A., Trejos, C., & Alvarado, R. (2017). Association between rainfall seasonality and the flowering of epiphytic plants in a Neotropical montane forest. *Biotropica*, 49(6), 912–920. <https://doi.org/10.1111/btp.12478>
- Chartier, M., Gibernau, M., & Renner, S. S. (2014). The evolution of pollinator-plant interaction types in the Araceae. *Evolution*, 68(5), 1533–1543. <https://doi.org/10.1111/evo.12318>
- Chittka, L., & Menzel, R. (1992). The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *J Comp Physiol A*, 171, 171–181 <https://www.academia.edu/download/6775629/2.pdf>
- Croat, T. B. (2004). Revision of “*Dieffenbachia*” (Araceae) of Mexico, Central America, and the West Indies. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91(4), 668–772. <http://www.jstor.org/stable/3298554>
- Díaz Jiménez, P., Hentrich, H., Dötterl, S., Krömer, T., MacSwiney G, M. C., & Aguilar-Rodríguez, P. A. (2021). Reproductive biology of two *Spathiphyllum* (Araceae) species in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Flora*, 285: 151958. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151958>
- Díaz Jiménez, P., Hentrich, H., Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., Chartier, M., Macswiney, M., & Gibernau, M. (2019). A review on the pollination of aroids with bisexual flowers. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 104(1) 83–104. <https://doi.org/10.3417/2018219>
- Dötterl, S., David, A., Boland, W., Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G. (2012). Evidence for behavioral attractiveness of methoxylated aromatics in a dynastid scarab beetle-pollinated Araceae. *Journal of Chemical Ecology*, 38(12), 1539–1543. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0210-y>

- Dodson, C. H. (1970). The role of chemical attractants in orchid pollination. In K. L. Chamber (Ed.), *Biochemical coevolution* (pp. 83–107).
- Etl, F., Berger, A., Weber, A., Schönenberger, J., & Dötterl. (2016). Nocturnal plant bugs use cis-jasmone to locate inflorescences of an Araceae as feeding and mating site. *J Chem Ecol* 42(1):300–304. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10886-016-0688-9>
- Faegri, K., & Pijl, L. V. D. (1979). *The principles of pollination ecology*. (3rd ed.). <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19790561579>
- Forrest, J. R. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49–54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., & Michez, D. (2020). Global warming and plant-pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4(1) 77–86. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190139>
- Gibernau, M., Gomes Gonçalves, E., Do Amaral Navarro, D. M., & Dália Maia, A. (2023). Chemical diversity of floral scents in 9 species of *Philodendron* (Araceae) from French Guiana. *Botany Letters*, 170(1), 53–64. <https://doi.org/10.1080/23818107.2022.2144445>
- Gibernau, M. (2016). Pollinators and visitors of aroid inflorescences III. *Aroideana*, 39(3), 4–22. <https://hal.science/hal-01439127/>
- Gibernau, M. (2015). Floral biology, pollination ecology & genetics of *Dieffenbachia* (Araceae) - A review. *Aroideana*, 38, 19–28. <https://hal.science/hal-01206280/>
- Gibernau, M., Macquart, D., & Przetak, G. (2004). Pollination in the Genus *Arum* - a Review. *Aroideana*, 27, 148–165. <http://www.aroid.org/gallery/gibernau/aroidiana/0270009.pdf>
- Gibernau, M., Barabé, D., Cerdan, P., & Dejean, A. (1999). Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *Int. J. Plant Sci*, 160(6). <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/314195>
- Gonçalves-Souza, P., Schlindwein, C., Dötterl, S., & Paiva, E. A. S. (2017). Unveiling the osmophores of *Philodendron adamantinum* (Araceae) as a means to understanding interactions with pollinators. *Annals of Botany*, 119(4), 533–543. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw236>
- Grayum, M. H. (1990). Evolution and phylogeny of the Araceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77(4), 628–697.
- Hadacek, F., & Weber, M. (2002). Club organ *Sauromatum* additional osmophore. *Plant Biolo*, 4 (1), 267–383.
- Hentrich, H., Kaiser, R., & Gottsberger, G. (2010). Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant Biology*, 12(4), 587–596. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00256.x>
- Hudson, I. L., & Keatley, M. R. (2010). Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis. In *Phenological Research: Methods for Environmental*

- and *Climate Change Analysis*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2>
- Inari, N., Hiura, T., Toda, M. J., & Kudo, G. (2012). Pollination linkage between canopy flowering, bumble bee abundance and seed production of understory plants in a cool temperate forest. *Journal of Ecology*, *100*(6), 1534–1543. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02021.x>
- Johnson, S. D., Steiner, K. E., & Johnson, S. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, *15*(4), 140–143. [https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347\(99\)01811-X](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(99)01811-X)
- Kudo, G., & Cooper, E. J. (2019). When spring ephemerals fail to meet pollinators: Mechanism of phenological mismatch and its impact on plant reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286*(1904). <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0573>
- Kudo, G., Ida, T. Y., & Tani, T. (2008). Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology*, *89*(2), 321–331. <https://doi.org/10.1890/06-2131>.
- Lewis, J. A., Moore, C. J., Fletcher, M. T., Drew, R. A., & Kitching~, W. (1988). Volatile compounds from the flowers of *Spathiphyllum cannaefolium*. *Phytochemistry*, *27*(9), 2755-2757. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(88\)80656-3](https://doi.org/10.1016/0031-9422(88)80656-3)
- Maia, A. C. D., Dötterl, S., Gonçalves, E. G., Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G. (2022). Sympatric species of *Philodendron* (Araceae) share a common pollinator in the fragmented coastal Atlantic forest of Southeastern Brazil. *SSRN Electronic Journal*. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4200026>
- Mayo, S. J., Bogner, J., & Boyce, P. C. (1997). *The genera of Araceae*. Royal Botanic Gardens.
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aaasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Å., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., Zust, A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, *12*(10), 1969–1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Menzel, A. (2002). Phenology: Its importance to the global change community. *Climatic Change*, *54*, 379–385. DOI:10.1023/A:1016125215496
- Milet-Pinheiro, P., Gomes Gonçalves, E., do Amaral Ferraz Navarro, D. M., Nuñez-Avellaneda, L. A., & Maia, A. C. D. (2017). Floral scent chemistry and pollination in the Neotropical aroid genus *Xanthosoma* (Araceae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *231* (1), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.006>
- Meeuse, B. J. D., & Raskin, I. (1988). Sexual plant sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity. *Sex Plant Reprod*, *1*, 3–15. <https://link.springer.com/article/10.1007/bf00227016>

- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L. F., Carstensen, D. W., Escobar, D. F. E., Leite, P. T. P., Mendoza, I., Rocha, N. M. W. B., Soares, N. C., Silva, T. S. F., Staggemeier, V. G., Streher, A. S., Vargas, B. C., & Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, 195, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>
- Prieto, D., & Cascante-Marín, A. (2017). Pollination by nitidulid beetles in the hemiepiphytic aroid *Monstera lantii* (Araceae: Monsteroideae). *Flora*, 231(1), 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.04.010>
- Quesada, M., Rosas, F., López, M., Mikel, A., Aguilar, R., Ashworth, L., Guerrero, R., & Sánchez Montoya, G. (2012). Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. In D. E. Val & K. Boege (Eds.), *Ecología y evolución las interacciones bióticas* (pp. 76–101).
- Raguso, R. A., & Gottsberger, G. (2017). An ode to osmophores: Stefan Vogel's seminal contributions to the study of scent. *Flora*, 232, 150–152. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.014>
- Seymour, R. S., Gibernau, M., & Pirlintzos, S. A. (2009). Thermogenesis of three species of arum from crete. *Plant, Cell and Environment*, 32(10), 1467–1476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02015.x>
- Seymour, R. S., & Gibernau, M. (2008). Respiration of thermogenic inflorescences of *Philodendron melinonii*: Natural pattern and responses to experimental temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 59(6), 1353–1362. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern042>
- Schiestl, F. P., & Dötterl, S. (2012). The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: Coevolution or pre-existing bias? *Evolution*, 66(7), 2042–2055. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01593.x>
- Schiestl, F. P. (2010). The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters*, 13:643-656. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01451.x
- Schwartz, M.D. (Ed.) (2013). *Phenology: An integrative environmental science*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Sinchaisri, P., & Areekul, S. (1985). Natural attractants in Colocasia esculenta blossom for the Oriental fruit fly, *Dacus dorsalis* Hendel. *Thai Agricultural Research Journal*, 3 (1), 182-190.
- Skubatz, H., Kunkel, D. D., Howald, W. N., Trenkle, R., & Mookherjee, B. (1996). The *Sauromatum guttatum* appendix as an osmophore: Excretory pathways, composition of volatiles and attractiveness to insects. *New Phytologist*, 134(4), 631–640. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04928.x>
- Suetsugu, K. (2022). *Arisaema*: Pollination by lethal attraction. *Plants People Planet*, 4(3), 196–200. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10261>
- Tan, K. H., & Nishida, R. (2012). Methyl eugenol: Its occurrence, distribution, and role in nature, especially in relation to insect behavior and pollination. *Tan and Nishida*

Journal of Insect Science | www.Insectscience.Org, 12(56), 1–74.
<http://jinsectscience.oxfordjournals.org/>

- Valerio, C. (1984). Insect visitors of the inflorescence of the aroid *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae) in Costa Rica. *Brenesia*, 22, 139–146.
- van Dijk, L. J. A., Fisher, B. L., Miraldo, A., Goodsell, R. M., Iwaszkiewicz-Eggebrecht, E., Raharinjanahary, D., Rajoelison, E. T., Łukasik, P., Andersson, A. F., Ronquist, F., Roslin, T., & Tack, A. J. M. (2024). Temperature and water availability drive insect seasonality across a temperate and a tropical region. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 291(2025). <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.0090>
- Vogel, S. (1990). *The role of scent glands in pollination*.
- Wycherley, P. R. (1973). The phenology of plants in the humid tropics. *Micronesica*, 9(1), 75–96.
https://www.micronesica.org/sites/default/files/phenology_of_plants_in_the_humid_tropics_wycherley_p.r._-micronesica_vol._9_no._1_jul._1973_o.pdf
- Wright, S. J., & Calderón, O. (2018). Solar irradiance as the proximate cue for flowering in a tropical moist forest. *Biotropica*, 50(3), 374–383. <https://doi.org/10.1111/btp.12522>
- Yadav S. R. (1998). Adaptive significance of phenology and spadix architecture in Araceae of western Ghats of India. *Acta Botanica Yunnanica, Suppl. 10*, 31–40

Formato para revista: Plant Biology

Radiación solar, ¿aliada para la sincronía de una planta tropical con su polinizador?

Jeraldín S. Vergara Ravelo¹, Eduardo Chacón Madrigal², Paul Hanson Snortun², Alfredo Cascante-Marín²

¹Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica

²Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro Montes de Oca 11501-2060, Costa Rica

Resumen

En interacciones mutualistas como la polinización, las plantas y sus polinizadores sincronizan sus eventos reproductivos para maximizar dicha interacción, y de no coincidir, resultarían afectados por la reducción en la producción de semillas y la dificultad del polinizador para obtener recursos como alimentos y refugio. Para que se active tanto la floración como la emergencia de insectos polinizadores es necesario que algunas condiciones ambientales, que podrían variar entre especies, estén presentes. Debido a las variaciones ambientales, producto del cambio climático, las condiciones ambientales requeridas fluctúan, en consecuencia, pueden alterar el ritmo de estos ciclos biológicos y la sincronía entre la época de floración y la abundancia de sus polinizadores. Se evaluó (1) la sincronía entre la floración de *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae) con la emergencia de su polinizador del género *Cyclocephala* (Scarabaeidae), (2) la relación de los patrones anuales de precipitación, temperatura y radiación solar sobre la activación de la floración y la emergencia de sus polinizadores, (3) el éxito reproductivo de *D. oerstedii* a nivel poblacional y según la etapa fenológica (inicio, pico y final de floración). Los resultados sugieren que la población estudiada conserva la sincronía con su polinizador, además, que el inicio de la floración y aunque con menor significancia, la emergencia de los escarabajos está correlacionada con el incremento en la radiación solar presentada entre uno y dos meses previos al inicio de la floración. Pese a la sincronía de la planta con el polinizador, el éxito reproductivo fue bajo, probablemente debido a intercambio de polen entre individuos clonales.

Palabras Claves

Fenología, polinización, factor próximo, trópicos, cantarofilia.

Introducción

La mayoría (94%) de las plantas tropicales con flores son polinizadas por animales (Ollerton et al., 2011). Sin embargo, factores geográficos, morfológicos, comportamentales, fisiológicos y temporales pueden llevar al fallo de esa interacción (Gérard et al., 2020). Por ejemplo, el éxito de estas interacciones depende de que el periodo receptivo de las flores y el de actividad de sus polinizadores coincidan. El desajuste entre estos eventos podría reducir el éxito reproductivo de las plantas y la supervivencia de los polinizadores (Gérard et al., 2020; Inari et al., 2012; Kudo et al., 2008; Kudo & Cooper, 2019).

Sin embargo, los ajustes temporales a los eventos fenológicos no solo dependen de las interacciones bióticas sino también de las necesidades fisiológicas propias de cada especie en interacción con el ambiente físico. En regiones tropicales, los factores ambientales que activan los ciclos biológicos de plantas y animales son poco comprendidos, aunque tienden a ser más diversos en comparación con los que ocurren en regiones templadas o boreales. Para plantas, estos factores incluyen la humedad atmosférica (Cascante-Marín et al., 2017), las lluvias (Wycherley, 1973), la temperatura y la sequía (Chen et al., 2018), el fotoperiodo e irradiación solar (Wright & Calderón, 2018); en insectos influyen la lluvia (Bonal et al., 2015; Forrest, 2016; van Dijk et al., 2024), el fotoperiodo (Forrest, 2016) el calor acumulado y humedad del suelo (van Dijk et al., 2024).

Debido a esto, las variaciones climáticas ocasionadas por el cambio global podrían producir un desajuste temporal entre la época de floración y el periodo en que están presentes los polinizadores (Hudson & Keatley, 2010; Menzel, 2002; Schwartz, 2013). Por ejemplo, en zonas templadas de Europa, el inicio de la floración en algunas plantas se ha anticipado al inicio del verano a un ritmo de 2.5 días por cada década (Byers, 2017; Menzel et al., 2006; Schwartz, 2013). Los cambios en la fenología floral y los desajustes en las interacciones mutualistas pueden afectar el funcionamiento de los ecosistemas (Morellato et al., 2016).

Las regiones tropicales albergan la mayoría de las interacciones de polinización especializada, en las cuales una planta interactúa con un polinizador o grupo restringido de polinizadores (Johnson et al., 2000). En estos mutualismos, donde los organismos son altamente interdependientes su capacidad de adaptación a desajustes ocasionados por efecto del cambio climático podría ser menor en comparación con los sistemas de polinización generalistas (Gérard et al., 2020). Un sistema de polinización especializado

se presenta entre especies del género *Dieffenbachia* (Araceae) y coleópteros de los géneros *Cyclocephala* y *Erioscelis* (Dynastinae: Cyclocephalini) (Gibernau, 2015; Valerio, 1984; Young, 1986). En estos escarabajos, parte del ciclo de vida ocurre en el suelo como larvas fitófagas de raíces, mientras que los adultos se alimentan de polen (Ratcliffe, 2003; Souza et al. 2014). Se ha estudiado la diversidad de polinizadores y patrones fenológicos de floración en *D. oerstedii*, *D. longispatha*, *D. seguine*, y *D. paludicola* (Gibernau, 2015; Valerio, 1984; Young, 1986), sin embargo, no se ha estudiado el grado de sincronía entre las fenofases de floración y el ciclo de vida y actividad de sus polinizadores, ni el papel de variables climáticas para su desarrollo.

Se estudió la relación entre algunos factores ambientales y la floración en plantas polinizadas por insectos y el momento en que los adultos de los insectos polinizadores emergen del suelo, para visualizar los posibles efectos de las variaciones climáticas sobre sistemas de polinización especializados. Primero se evaluó el grado de ajuste entre la floración de *Dieffenbachia oerstedii* Schott (Araceae) y la cantidad de escarabajos polinizadores del género *Cyclocephala*, segundo, se evaluaron los factores ambientales que promueven su floración y la emergencia de sus polinizadores, los cuales podrían influir sobre dicha interacción, y tercero, se determinó el éxito reproductivo de inflorescencias que estuvieron receptivas durante el inicio, el pico y al final de la floración.

Metodología

Sitio de estudio

El estudio se realizó durante el 2023 en un área de 10,300.65 m² de bosque urbano en estadio de sucesión secundaria avanzada localizada en la Reserva Ecológica Leonelo Oviedo, de la Universidad de Costa Rica, cantón de Montes de Oca, provincia de San José, en el Valle Central del país (WGS84, 09°56'15" N & 84°03'00" O), a 1200 m s. n. m. El área experimenta una estación seca de enero a abril, recibe una precipitación anual de entre 2000 a 4000 mm y una temperatura que varía entre 17 °C y 24 °C, por lo que según las zonas de vida de Holdridge corresponde a un bosque muy húmedo subtropical (Holdridge, 1987, Murillo-Hiller et al., 2019).

Especies de estudio

Dieffenbachia oerstedii Scott (Araceae) es una hierba terrestre monoica, distribuida desde México hasta Panamá (Croat, 2004; Croat & Ortiz, 2020). Según Croat (2004), la floración de estas plantas está presente durante todo el año, pero con mayor abundancia al final de la época seca y los primeros meses de la época lluviosa, desde abril hasta septiembre,

sin embargo, en un estudio realizado en dos poblaciones de Costa Rica se registró la floración entre los meses de marzo y junio (Valerio, 1983).

Sus inflorescencias consisten en espádices que sostienen flores femeninas rodeadas de estaminodios en la porción inferior y flores masculinas en la porción superior, además de una región intermedia cubierta de algunas flores estériles (Gibernau, 2015; Valerio 1984). La espata presenta una constricción débil a la altura de las flores estériles, la cual aísla las flores femeninas de las flores estériles y masculinas (Croat, 2004). Cuando las inflorescencias inician el periodo reproductivo durante la antesis femenina, se abre únicamente la porción superior de la espata exponiendo las flores masculinas, mientras que la porción inferior de la espata permanece cerrada y se engloba sobre las flores femeninas, formando un entorno llamado cámara floral (Valerio, 1984). Al tercer día, luego de la antesis masculina, la espata se cierra durante 11 a 13 meses cuando se desintegra exponiendo los frutos maduros (Valerio, 1984).

Aunque la producción de fragancias florales y la termogénesis son fenómenos reportados en otras especies de *Dieffenbachia* (Croat, 2004; Gibernau, 2015), para *D. oerstedii* no ha sido reportada ni la producción de fragancias florales ni la ocurrencia de termogénesis. Valerio (1984) en su estudio llevado a cabo en 1980, reportó no haber percibido ningún tipo de fragancia.

Los escarabajos del género *Cyclocephala* Dejean, 1821 son insectos voladores entre 10 y 20 mm de largo, con el cuerpo robusto. En general suelen vivir hasta un año bajo el suelo en etapas inmaduras alimentándose de raíces de diferentes plantas (Saldanha et al., 2020; Souza et al., 2023). Estos escarabajos presentan abundancias estacionales durante la época lluviosa cuando emergen los adultos en mayor cantidad y que son atraídos a la luz (Gonçalves et al., 2020). Al emerger los adultos del suelo, se alimentan de polen y estructuras florales, y pueden vivir desde 19 días hasta un mes (Nogueira et al., 2013; Saldanha et al., 2020; Souza et al., 2015).

Las plantas de *D. oerstedii* presentan un sistema de polinización especializado marcado por una serie de adaptaciones morfológicas y fisiológicas para atraer a sus polinizadores. Una de estas adaptaciones es la termogénesis (por publicar), un incremento térmico de las flores masculinas por encima de la temperatura ambiente, que aparentemente potencia la difusión de fragancias florales. Por otra parte, los escarabajos *Cyclocephala* están adaptados para interceptar las fragancias florales mediante receptores presentes en

sus antenas (Dötterl et al., 2012; Nagamine et al., 2022; Rodrigues & Cocco, 2024). En escarabajos de la especie *Erioscelis emarginata*, polinizadores de otra especie de planta de la misma familia, *Thaumatococcus bipinnatifidum* (Schott ex Endl.) Sakur., Calazans & Mayo, responden también a estímulos visuales que les permiten detectar la inflorescencia a corta distancia (Gottsberger & Silbehauer-Gottsberger, 1991). Al arribar a la inflorescencia los escarabajos bajan hasta la cámara floral donde copulan y se alimentan de cuerpos alimenticios llamados estaminodios y permanecen hasta la siguiente noche cuando es liberado el polen (datos sin publicar, Valerio, 1984). Durante este periodo, la secreción estigmática se adhiere a sus cuerpos (datos sin publicar) y antes de abandonar la inflorescencia, los escarabajos escalan hasta las flores masculinas donde se les adhiere grandes cantidades de polen a la secreción estigmática (datos sin publicar; Valerio, 1984).

Valerio (1983), en su estudio de la fenología floral de *D. oerstedii* desarrollado en 1980 observó que el inicio de la floración se presenta en marzo y el momento con mayor abundancia de inflorescencias se presenta en mayo y junio. Mediante nuestro trabajo pretendemos dar continuidad al estudio de Valerio en una población del Valle Central de Costa Rica.

Fenología

Se registró el número de inflorescencias en antesis entre enero y diciembre del 2023. Para esto, se llevaron a cabo inspecciones de dos a cinco metros de distancia de un sendero no lineal que se recorrió a diario durante los picos de floración (mayo y junio) y dos veces por semana durante los meses restantes, incluyendo los meses de poca floración (febrero hasta abril y de julio a octubre). Las inflorescencias en antesis fueron reconocidas por presentar la porción superior de la espata extendida y por exudar secreción estigmática como indicativo del inicio de antesis.

Para conocer en qué periodo del año se presenta la mayor frecuencia de escarabajos adultos, se emplearon trampas de luz negra dos veces por semana (marzo y julio) siguiendo la metodología sugerida por Solís (2020), empleada también en Hilje (1996). Se utilizó una manta blanca de 2 x 1.8 m extendida en forma de pantalla, frente a la cual se colocaron dos fuentes de luz ultravioleta y en el suelo una segunda manta con las mismas dimensiones para recuperar los insectos caídos al suelo. Se muestreó durante la época seca y lluviosa (marzo hasta julio) del año 2023, la trampa estuvo activa entre las 17:00-20:00 h y se examinó cada 30 minutos. Complementariamente se anotó el número de

escarabajos del género *Cyclocephala* dentro de inflorescencias registradas durante el monitoreo de floración, en ocasiones cuando el elevado número de escarabajos dificultaba su conteo, algunos fueron extraídos de las inflorescencias y regresados al terminar el conteo. Ninguno de los escarabajos fue marcado.

Para evaluar el éxito reproductivo se marcaron 709 inflorescencias de manera individual y se monitoreó cuáles produjeron frutos. Las infrutescencias fueron clasificadas de acuerdo con el tiempo de floración en que presentaron antesis en: inicio, aquellas que se presentaron entre febrero y abril; durante el pico, las que se presentaron durante mayo y junio y al final de la floración, las que se presentaron entre julio y octubre. Las infrutescencias desarrolladas fueron colectadas entre tres y cinco meses después de haber culminado la antesis para su examinación en un laboratorio próximo al sitio de estudio. A las infrutescencias maduras, al tener la espata desintegrada, se les contó directamente el número de frutos, a aquellas aún inmaduras se les removió la espata para poder acceder a los frutos. Se reconoció como fruto a los ovarios que presentaron incremento de su volumen y desarrollaron una semilla.

Variables climáticas

Con ayuda de la estación meteorológica del Centro de Investigaciones Geofísicas de la Universidad de Costa Rica (CIGEFI), ubicada a 275 m del área de estudio, se registró la precipitación acumulada por mes, la temperatura promedio por mes y la radiación solar promedio por mes. Se elaboró un climograma con los valores históricos entre el 2019 y 2022 y se comparó con los valores alcanzados durante el 2023 con el fin de visualizar qué tan típicos fueron las variables climáticas durante el año de estudio. Además, considerando que *D. oerstedii* crece en el sotobosque, se incluyó la temperatura a nivel a 1.5 m de altura del suelo entre febrero hasta septiembre del 2023 a modo de contrastar su equivalencia con la temperatura externa al área boscosa.

Análisis de datos

Para comprender el patrón de floración se comparó el patrón resultante del presente estudio con el patrón de floración registrado por Valerio durante su estudio en 1980 (Valerio, 1983) mediante estadística circular y se aplicó la prueba de Rayleigh con el programa Oriana (Kovach Computing Services, 2011). Para obtener un estimado de las frecuencias registradas por Valerio se empleó la herramienta de medición incluida en el editor gráfico Inkscape versión 1.3 (Inkscape Project, 2023) aplicada en los gráficos

presentados en Valerio (1983). La sincronía entre el patrón de floración y de emergencia de escarabajos *Cyclocephala* adultos se analizó mediante la comparación de la frecuencia tanto de inflorescencias en antesis como de escarabajos observados en las inflorescencias por mes. Se probó si existe estacionalidad con una prueba de Rayleigh con el programa Oriana (Kovach Computing Services, 2011). Los resultados obtenidos mediante las trampas lumínicas se presentan descriptivamente.

Para evaluar cuál variable climática podría estar participando en la activación de la floración de *D. oerstedii* y de la emergencia de sus polinizadores se realizó para cada caso una correlación lineal cruzada con cada variable ambiental para estimar la mayor correlación a intervalos de 1 a 3 meses previos al inicio de la floración y del registro de los escarabajos. El éxito reproductivo se calculó mediante la proporción de infrutescencias y frutos derivados de cada etapa de floración, además, las variaciones observadas fueron respaldadas con una prueba Z para comparar dos proporciones.

Resultados

Fenología

El tiempo transcurrido para que una inflorescencia alcanzara su madurez sexual varió aproximadamente de entre una semana a un mes. La fase reproductiva tardó de dos a tres días, durante el primer día transcurrió la antesis femenina, durante el segundo día la antesis masculina y en ocasiones hasta un tercer día para completar el cierre de la espata.

Se registró un total de 708 inflorescencias durante el 2023. La floración se presentó entre febrero y agosto con una alta estacionalidad direccionada entre mayo y junio con mayor tendencia hacia el mes de mayo (Rayleigh $Z = 84.907$, $p < 0.01$; $r > 0.5$; media del vector (μ) = 147.188° ; 99 % de intervalo de confianza; Fig. 1a). El patrón de floración registrado por Valerio (1983), también presentó una alta estacionalidad direccionada entre mayo y junio, pero con mayor tendencia al mes de junio (Rayleigh $Z = 88.689$, $p < 0.01$; $r > 0.5$; media del vector (μ) = 152.617° ; Fig. 2b).

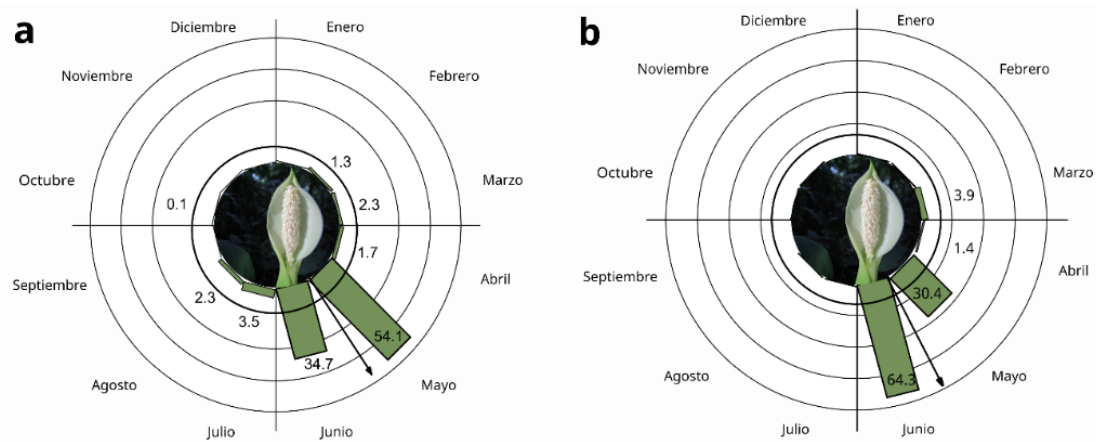


Fig. 1. Fenología floral de *Dieffenbachia oerstedii*. Los valores junto a las barras corresponden a los porcentajes de inflorescencias en anthesis. **a)** Durante el 2023, Rayleigh (Z): 84.907, $p < 0.001$ Media del vector (μ): 147.188°; longitud del vector medio (r): 0.92. **b)** durante 1980, Rayleigh (Z) = 88.689, $p < 0.001$; vector medio (μ) = 152.617°; longitud del vector medio (r) = 0.946.

La trampa de luz atrajo más de 300 escarabajos de diferentes grupos, incluyendo subfamilias de la familia Scarabaeidae, sin embargo, sólo 12 individuos de *Cyclocephala* spp. Se recolectaron durante el mes de mayo, y entre ellos solo tres de la especie polinizadora de *D. oerstedii*. Entre los escarabajos *Cyclocephala* observados directamente en inflorescencias receptivas, se registraron 726 individuos, 55 al inicio de la floración, 109 al final y 562 durante el pico de floración. Se registraron 198 inflorescencias con un máximo de 5 escarabajos y 29 inflorescencias con un rango de 6 a 15 escarabajos (Fig. 2a). La proporción de escarabajos registrados durante la floración se incrementó con el aumento en la proporción de inflorescencias (Figs. 1a y 2a), sin embargo, el número total de inflorescencias visitadas con relación al número total de inflorescencias en anthesis durante el pico de floración es inferior al presentado durante el inicio de la floración y al final de la floración (pico = diferencia 1.01, $\text{Chi}^2 = 10.68$, g.l: 2; $p = 0.005$; inicio = diferencia 1.62, $\text{Chi}^2 = 10.68$, g.l. = 2; $p = 0.005$; final = diferencia 5.46, $\text{Chi}^2 = 10.68$, g.l: 2; $p = 0.005$) (Fig. 3d).

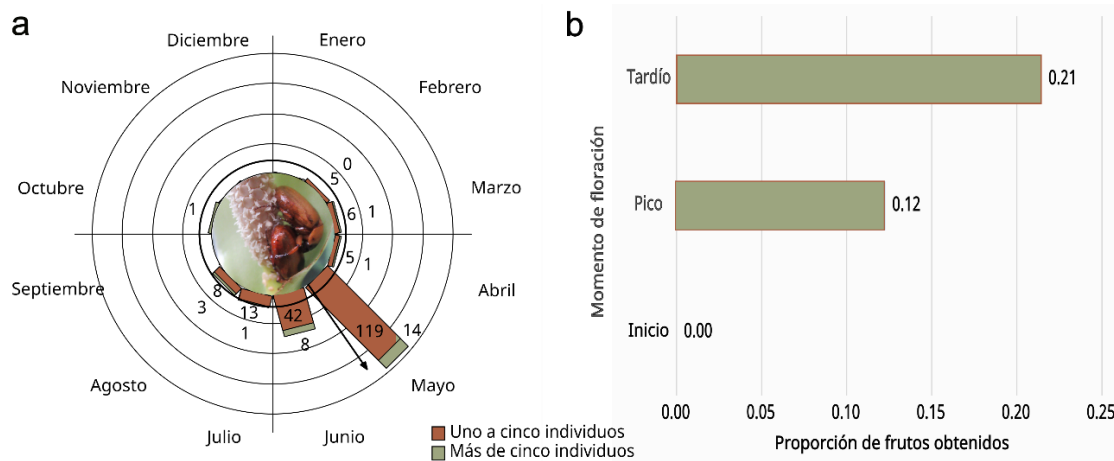


Fig. 2. Tasa de visitación y éxito reproductivo. Tasa de visitación y éxito reproductivo, **a)** proporción de escarabajos *Cyclocephala* observados en inflorescencias de *D. oerstedii* por cada mes del periodo de floración del 2023. Rayleigh (Z) = 67.59, $p < 0.001$, vector medio (μ) = 148.521; longitud del vector medio (r) = 0.818. **b)** proporción de inflorescencias que fructificaron según la etapa de floración del 2023.

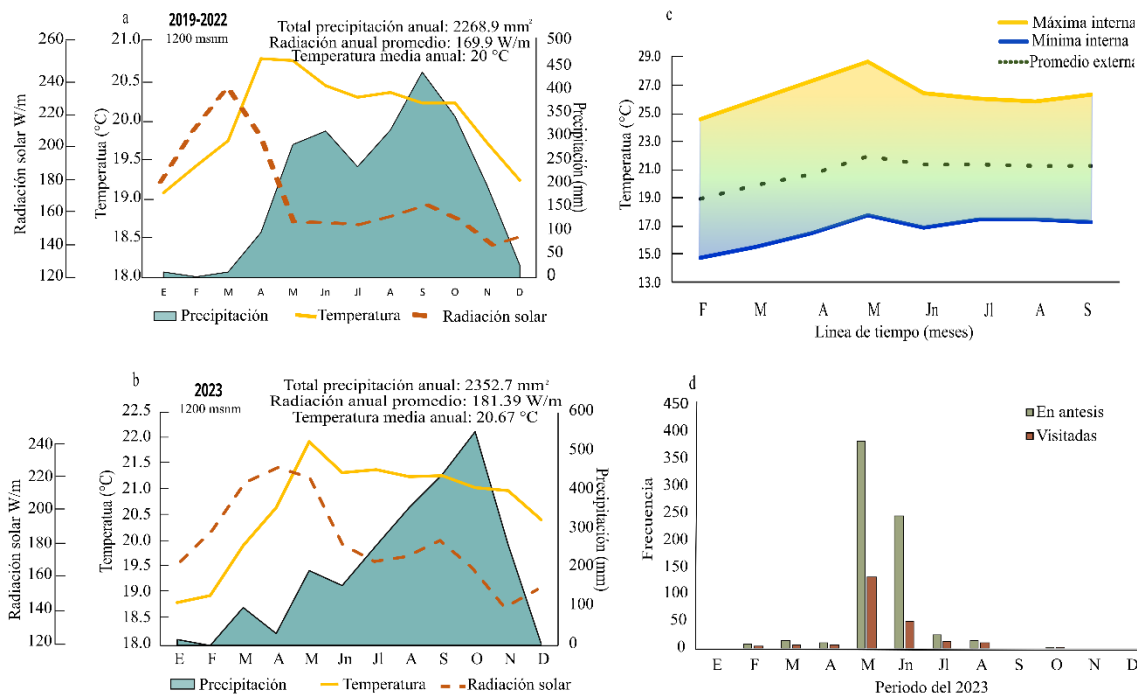


Fig. 3. Patrones climáticos y frecuencia de inflorescencias visitadas durante el 2023, **a y b)** promedios de precipitación, temperatura y radiación solar, **a)** durante el periodo entre el 2019 y el 2022, **b)** durante el 2023, **c)** Temperatura máxima y mínima a 1.5 m de altura registrada durante los meses de floración, con relación a la temperatura exterior durante el mismo periodo, **d).** Gráfico de barras que compara las frecuencias de las inflorescencias totales en antesis con las inflorescencias totales visitadas por escarabajos *Cyclocephala*. Se observa que la frecuencia de escarabajos incrementa el pico de floración y durante el pico. Datos ambientales proporcionados por la estación meteorológica de San Pedro del Centro de Investigaciones Geofísicas de la Universidad de Costa Rica (CIGEFI).

Variables climáticas

Durante el periodo comprendido entre el 2019 y el 2022 la precipitación total anual fue de 2268.9mm, (prom = 189.07, DS = 154.34) la radiación solar anual media de 196.9 W/m² (Desviación estándar = 30.97) y la temperatura anual media de 20 °C (DS = 0.57). El patrón de precipitación presentó dos picos de precipitación, uno en mayo y otro en septiembre; la temperatura alcanzó un pico entre abril y mayo, mientras que la radiación solar alcanzó el pico en marzo (Fig. 3a).

Durante el 2023 la precipitación total anual fue de 2352.7 mm (prom. = 196.06, DS = 182.55), la radiación anual promedio de 181.39 W/m² (desviación estándar = 26.79) y la temperatura media anual fue de 20.67 °C (desviación estándar = 0.98). El patrón de precipitación presentó tres picos, los dos primeros de poca magnitud durante marzo y mayo, el tercer pico en octubre; los picos de temperatura y radiación solar se presentaron entre abril y mayo, igual a registrado durante los años previos (Fig. 3b). Durante los meses de floración, la temperatura máxima interna en el área de estudio estuvo entre 24.6 y 28.6 °C, mientras que la temperatura mínima estuvo entre 14.8 y 17.8 °C (Fig. 3c).

Ni la temperatura ni la precipitación del mismo mes, del mes previo y dos meses previos a la floración estuvo relacionada con la cantidad de plantas con flores ni con la emergencia de escarabajos. La radiación solar del mismo mes tampoco estuvo relacionada con la floración ni con la emergencia de los escarabajos (tabla 1). Sin embargo, los niveles de radiación solar del mes previo y de dos meses previos al inicio de la floración estuvieron relacionados de manera positiva con la floración (un mes: r^2 0.52, $p = 0.01$; dos meses: r^2 0.41, $p = 0.02$; Fig. 4 a y b), esta tendencia también se presentó con la emergencia de los escarabajos, aunque en este caso la relación fue débil (un mes: r^2 0.47, $p = 0.01$; dos meses: r^2 0.37, $p = 0.03$; Fig. 4 c y d). La combinación de la precipitación, la radiación solar y la temperatura no influyó a cero ni dos o más meses previos a la floración, la combinación de estas variables presentadas durante un mes previo a la floración tendió a influir positivamente sobre el inicio de la floración (un mes: p 0.04, r^2 0.63; tabla 1).

Tabla 1. Valores obtenidos de los análisis de regresión lineal simple y múltiple de la frecuencia de las inflorescencias en antesis y abundancia de escarabajos en función de las variables ambientales a intervalos de cero, uno, dos y tres meses previos al inicio de del ciclo de floración. Las celdas en negrita corresponden a valores significativos.

	Tiempo	Estadístico	Múltiple	Precipitación	Temperatura	Radiación
Inflorescencias	Cero meses	F	2.69	0.03	3.17	1.93
		P	0.12	0.87	0.10	0.19
		r ²	0.50	0.00	0.24	0.16
	Un mes	F	4.54	0.89	0.66	10.72
		P	0.04	0.37	0.43	0.01
		r ²	0.63	0.08	0.06	0.52
	Dos meses	F	3.11	1.41	0.10	7.17
		P	0.09	0.26	0.76	0.02
		r ²	0.59	0.12	0.01	0.41
	Tres meses	F	2.69	2.71	2.47	1.19
		P	0.12	0.13	0.15	0.30
		r ²	0.50	0.21	0.20	0.11
Escarabajo	Cero meses	F	3.16	0.00	3.70	2.61
		P	0.08	0.97	0.08	0.14
		r ²	0.54	<0.01	0.27	0.14
	Un mes	F	3.70	1.07	0.45	8.87
		P	0.06	0.33	0.52	0.01
		r ²	0.58	0.10	0.04	0.47
	Dos meses	F	2.49	1.29	0.09	6.01
		P	0.13	0.28	0.77	0.03
		r ²	0.48	0.11	0.01	0.37
	Tres meses	F	2.17	3.29	3.29	1.13
		P	0.17	0.10	0.10	0.25
		r ²	0.45	0.25	0.31	0.10

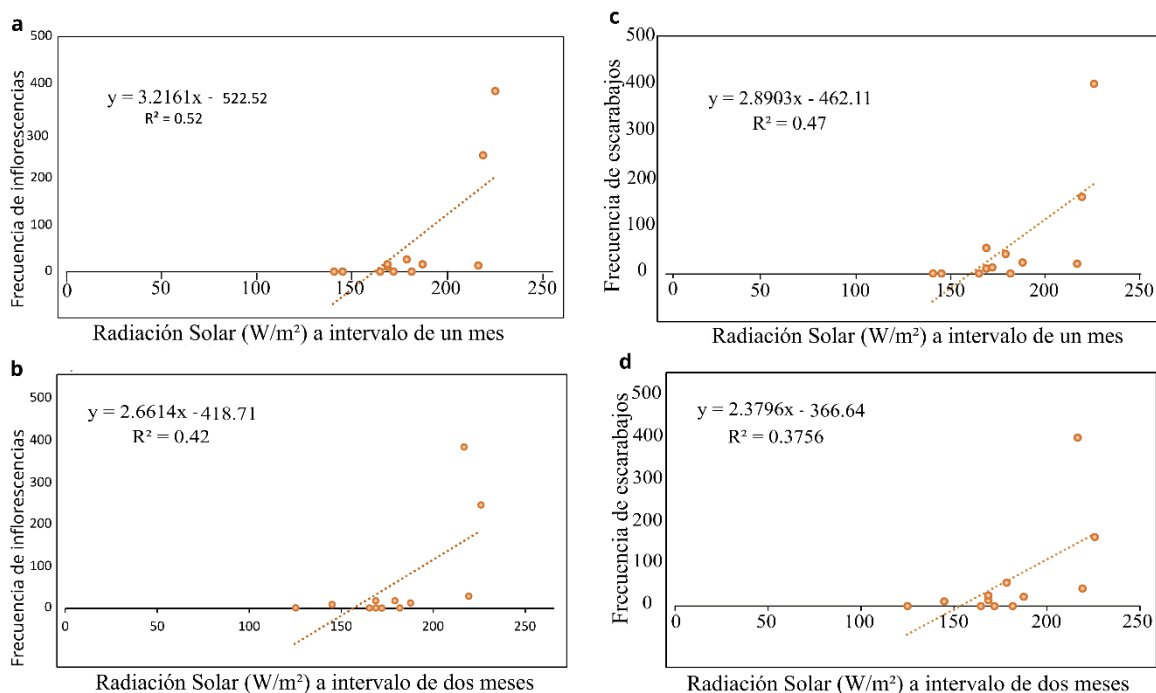


Fig. 4. Gráficos de regresión lineal de la posible influencia de la radiación solar sobre la fenología floral de *D. oerstedii* y de emergencia de los escarabajos *Cyclocephala*, **a y c)** un mes previo al inicio de floración, **b y d)** dos meses previos al inicio de floración.

Éxito reproductivo

De las 708 inflorescencias registradas, el 12 % ($n = 86$) desarrollaron frutos, de las cuales el 89 % provienen de las inflorescencias desarrolladas durante el pico de floración ($n = 77$). Se contabilizaron las flores y los frutos desarrollado a partir de 72 infrutescencias provenientes de diferentes etapas fenológicas, las cuales presentaron 32 flores femeninas en promedio (desviación estándar = 8) y 21 frutos en promedio (desviación estándar = 8). La proporción de infrutescencias desarrolladas por cada etapa fenológica (inicio, pico y final de floración) fue de cero al inicio, 0.12 del pico de floración (77 infrutescencias de 629 inflorescencias) y 0.21 al final de la floración (9 de 42). No se observaron diferencias significativas entre las proporciones presentadas durante y después del pico de floración ($Z = -1.72$, $n = 757$, $p = 0.45$).

Discusión

Ajuste fenológico

Pese a que la época de inicio y final de floración, la dirección del pico de floración y la duración del ciclo presentada durante el 2023 difirió de la observada durante la floración de 1980 por Valerio, ambos patrones de floración presentaron similitudes, debido a que para ambos estudios la floración presentó un patrón estacional tipo “cornucopia” según lo

establecido por Gentry (1974), este es caracterizado por un único ciclo anual prolongado por varios meses y un periodo sin flores. De igual forma, este patrón fue registrado en una población de *D. nitidiopetiolata* monitoreada durante tres años (Young, 1986). Estos resultados son contrarios a lo que señalan otros estudios en los que se indica que *D. oerstedii* presenta flores durante todo el año, aunque principalmente en abril (inicio de la estación seca para otras regiones) y septiembre (Croat, 2004; Hernández-Ortiz & Aguirre, 2015).

El monitoreo de los escarabajos mediante el uso de trampas de luz, aunque atrajo escarabajos de otros grupos, fue inefectivo para la atracción de especies del género *Cyclocephala*. Un resultado similar se presentó durante un estudio llevado a cabo en Heredia (Costa Rica), durante el cual se atrajeron diferentes grupos de la familia Scarabaeidae mediante la técnica de trampas de luz ultravioleta (Hilje, 1996), sin embargo, no se registraron individuos del género *Cyclocephala*. Por otro lado, dos especies de *Cyclocephala* reportadas nuevas para la ciencia en Brasil fueron mediante el uso de trampas de luz ultravioleta (Grossi et al., 2016). Ante este fenómeno surgen dos posibles explicaciones, 1) que el área de estudio podría estar siendo fuertemente influenciada por contaminación lumínica originada por edificios aledaños, 2) que la trampa se encontraba compitiendo con la atracción química generada por las mismas inflorescencias (Madhuri et al., 2024). Pese a la baja efectividad de la trampa lumínica, los pocos individuos polinizadores atraídos se presentaron durante la época en que se registró la mayor abundancia de observados en las inflorescencias.

El contraste entre la proporción de inflorescencias visitadas y las inflorescencias totales en anthesis permite visualizar cómo los escarabajos se distribuyen en las inflorescencias en anthesis presentes durante el mismo periodo de tiempo, lo cual refleja un aparente pico de abundancia de los escarabajos que coincide con la planta. El monitoreo de los escarabajos a partir de sus visitas a las inflorescencias está limitado por la disponibilidad de inflorescencias lo que podría subestimar el verdadero patrón de emergencia de los escarabajos. No obstante, este patrón se asemeja al patrón unimodal presentado por algunas especies pertenecientes a la misma familia monitoreados durante cinco años por Hilje (1996), asimismo, diferentes especies monitoreadas en Brasil presentaron una abundancia estacional (Gonçalves, 2020). Además, se ha reportado que la especie *Erioscelis columbica* (Scarabaeidae) presenta un patrón unimodal similar al patrón de floración de la planta *D. nitidiopetiolata*, de la cual son polinizadores (Rattcliffe, 2003;

Young, 1986). Dada la relación entre el patrón de floración con el patrón de emergencia de sus polinizadores, podemos señalar que durante el año de estudio se presentó una sincronía entre ambos procesos fenológicos, y que ambas partes presentaron su pico de abundancia entre los meses de mayo y junio.

Factores ambientales

Los patrones con los que se presentaron las variables ambientales durante el año de estudio fueron similares a las presentadas durante los años anteriores. Por ejemplo, los patrones de temperatura y de precipitación tendieron a ser bajos entre diciembre y marzo, y entre marzo y mayo, cuando se presenta la transición de la época seca a la época lluviosa, la temperatura incrementa sostenidamente paralelamente con los niveles de lluvia. De igual forma el patrón con que se presenta la radiación solar, el cual es inverso al de las lluvias y temperatura, durante la época seca se presentan mayores niveles de radiación solar (Fig. 3 a, b). Los niveles de temperatura empleados para los análisis de correlación se ajustan a los niveles máximos y mínimos registrados a nivel del sotobosque dentro del sitio de estudio (Fig. 3 b).

Se suele asociar el inicio de la floración y la emergencia de escarabajos con el inicio de las lluvias (Díaz et al., 2021; Gibernau et al., 2010; Hilje, 1996; Valerio, 1983; Yadav, 1988), probablemente debido a que estos fenómenos parecen coincidir de manera simultánea, sin embargo, nuestros resultados sugieren que no existe relación entre los niveles de lluvia con el inicio de la floración ni la emergencia de sus polinizadores. Por otra parte, los niveles de radiación solar presentes durante uno y dos meses previos al inicio de la floración presentaron una relación positiva con el inicio de la floración y también podría estar relacionada con la emergencia de los escarabajos.

La radiación solar como activador de la floración había sido reportada para árboles y lianas en Barro Colorado, Panamá (Wright & Calderón, 2018). En plantas herbáceas, la precipitación es el principal activador de la floración conocido (Cascante-Marín et al., 2017), considerando que *D. oerstedii* crece en lugares húmedos y sombríos del sotobosque, resulta fascinante su aparente independencia del inicio de la precipitación, así como su dependencia del incremento en radiación solar para activar el inicio de su floración. Este fenómeno podría deberse, por un lado, a la capacidad que poseen estas plantas de almacenar agua en sus tallos de donde podrían disponer de cantidades necesarias para sus requerimientos fisiológicos, contrario a lo que ocurre de epífitas que dependen directamente de la humedad atmosférica (Cascante-Marín et al., 2017). Por

otro lado, durante la época de sequía muchos árboles liberan su follaje permitiendo que mayores niveles de radiación solar se filtre hasta la vegetación de los estratos más bajos (Medina-Vega et al., 2022).

Éxito reproductivo

La baja proporción de infrutescencias desarrolladas (0.12), equivalente a un bajo éxito reproductivo también se presentó en el estudio de Valerio (1983), quien sugirió que podría deberse a la alta especificidad del sistema de polinización que presenta esta planta. *Xanthosoma daguense* y *D. nitidoptiolata* (citada como *D. longispatha*), especies también polinizadas por escarabajos *Cyclocephala*, presentaron altas tasas de aborto, 78% en *X. danguense* (García-Robledo et al., 2004), y el 58 % de 20 inflorescencias en *D. nitidopetilata* (Young, 1988), para ambas especies los autores de los estudios asocian el éxito reproductivo a la tasa de visitación de los polinizadores.

No cabe duda de que el éxito reproductivo de estas plantas depende de la presencia de sus polinizadores (García-Robledo et al., 2005; Valerio, 1983; Young, 1988), sin embargo, durante el presente monitoreo se observó que casi todas las inflorescencias aunque no se les haya observado escarabajos, presentaban signos de haber sido visitadas por escarabajos *Cyclocephala*, tales como el consumo de los estaminodios y del blanquecimiento de la secreción estigmática debido al contacto con los escarabajos, lo que sugiere una migración activa de los escarabajos durante la noche de la antesis femenina. Esta migración activa podría llevarse a cabo debido a que la espata de *D. oerstedii* se mantiene flexible durante todo el periodo de antesis (Croat, 2004) y su constricción nunca es estrecha, por lo que los escarabajos no son mecánicamente retenidos.

El bajo éxito reproductivo podría explicarse por el posible intercambio de polen entre individuos clonales, esto debido a dos factores, (1) las especies de *Dieffenbachia* presentan tallos suculentos y alargados que suelen fragmentarse y formar grandes cantidades de clones que abarcan grandes espacios (Croat & Ortiz, 2020), (2) el sitio de estudio se encuentra delimitado por edificios iluminados y constante movimiento de personas, por lo que, aunque es sabido que especies de la familia Scarabaeidae se pueden desplazar distancias considerables de hasta mil metros (Ratcliffe, 2003; Young, 1986), por lo que es posible que esta población se encuentre aislada, reforzando así la visita de individuos clonales (Knight, 2005).

Un aspecto que debe considerarse para el estudio del éxito reproductivo es el momento del año en que se llevan a cabo las observaciones, debido a que durante diferentes etapas del ciclo podrían interferir diferentes factores. Las inflorescencias que se presentan al inicio de la floración tienden a ser escasas y rara vez ocurren simultáneamente (Young, 1986 & 1988; Valerio, 1983), por lo que aunque son visitadas por sus polinizadores no son polinizadas por baja disponibilidad de polen, lo que se refleja en nuestros resultados donde el éxito reproductivo de las primeras inflorescencias fue nulo. Durante el pico de floración decenas de inflorescencias en anthesis están en sincronía y son visitadas activamente por sus polinizadores, permitiendo un efectivo transporte de polen (Young, 1986 & 1988; Valerio, 1983), sin embargo, debido a que este intercambio de polen podría ocurrir también entre individuos clonales, se presentan abortos masivos.

Por otro lado, las inflorescencias que se presentaron al final de la floración resultaron con un aparente mayor éxito reproductivo que las que se presentaron durante el pico, probablemente influenciado por la reducción de inflorescencias disponibles para los escarabajos llevando a una alta tasa de visitación, contrario a *D. nitidiopetiolata* cuya elevada tasa de visitación redujo el éxito reproductivo (Young, 1986). Esta diferencia entre *D. oerstedii* y *D. nitidiopetiolata* podría deberse a que como lo menciona Young (1986), *D. nitidiopetiolata* además de ser visitada por escarabajos *Cyclocephala*, es también visitada por el género *Erioscelis*, estos escarabajos transportan mucho menos polen que los del género *Cyclocephala*, lo que los hace polinizadores poco eficientes. Es importante destacar que a nivel poblacional el éxito reproductivo presentado al final de la floración con relación a las que se presentaron durante el pico de floración no impacta significativamente debido a que la diferencia de frecuencias entre ambas fases es enorme.

Conclusión

Tanto la floración de *D. oerstedii* como la emergencia de sus polinizadores del género *Cyclocephala* presentaron sincronía temporal, con un pico entre mayo y junio. El inicio de la floración, y probablemente de emergencia de los escarabajos, están relacionados con el incremento de los niveles de radiación solar presentes durante uno y dos meses previos. A pesar de este ajuste el éxito reproductivo fue bajo.

Agradecimiento

DAAD, SEP, Escuela de Biología, miembros del comité de tesis, al personal administrativo de la escuela de biología, a Marc Gibernau por recomendaciones y revisiones del

anteproyecto, a Orlando Ortiz por recomendaciones a lo largo de todo el programa, a la administración de la escuela de biología, de la RAP y del Mariposario por el acceso al área de estudio, estudiantes, profesora Monika Springer por prestar la trampa de luz.

Referencias

- Bonal, R., Hernández, M., Espelta, J. M., Muñoz, A., & Aparicio, J. M. (2015). Unexpected consequences of a drier world: Evidence that delay in late summer rains biases the population sex ratio of an insect. *Royal Society Open Science*, 2(9), 150198 <https://doi.org/10.1098/rsos.150198>
- Byers, D. L. (2017). Studying plant–pollinator interactions in a changing climate: A review of approaches. *Applications in Plant Sciences*, 5(6), 1700012. <https://doi.org/10.3732/apps.1700012>
- Cascante-Marín, A., Trejos, C., & Alvarado, R. (2017). Association between rainfall seasonality and the flowering of epiphytic plants in a Neotropical montane forest. *Biotropica*, 49(6), 912–920. <https://doi.org/10.1111/btp.12478>
- Chen, Y. Y., Satake, A., Sun, I. F., Kosugi, Y., Tani, M., Numata, S., Hubbell, S. P., Fletcher, C., Nur Supardi, M. N., & Wright, S. J. (2018). Species-specific flowering cues among general flowering *Shorea* species at the Pasoh Research Forest, Malaysia. *Journal of Ecology*, 106(2), 586–598. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12836>
- Croat, T. B., & Ortiz, O. O. (2020). Distribution of Araceae and the diversity of life forms. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 89(3):8939. <https://bibliotekanauki.pl/articles/2130698.pdf>
- Croat, T. B. (2004). Revision of “*Dieffenbachia*” (Araceae) of Mexico, Central America, and the West Indies. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91(4), 668–772. <http://www.jstor.org/stable/3298554>
- Díaz Jiménez, P., Hentrich, H., Dötterl, S., Krömer, T., MacSwiney G, M. C., & Aguilar-Rodríguez, P. A. (2021). Reproductive biology of two *Spathiphyllum* (Araceae) species in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 285. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151958>
- Dötterl, S., David, A., Boland, W., Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G. (2012). Evidence for behavioral attractiveness of methoxylated aromatics in a dynastid scarab beetle-pollinated Araceae. *Journal of Chemical Ecology*, 38(12), 1539–1543. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0210-y>
- Forrest, J. R. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Current Opinion in Insect Science*, 17, 49–54. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2016.07.002>
- García-Robledo, C., Kattan, G., Murcia, C., & Quintero-Marín, P. (2004). Beetle pollination and fruit predation of *Xanthosoma daguense* (Araceae) in an Andean cloud forest in Colombia. *Journal of Tropical Ecology*, 20(4), 459–469. <https://doi.org/10.1017/S0266467404001610>

- García-Robledo, C., Quintero-Marín, P., & Mora-Kepfer, F. (2005). Geographic variation and succession of arthropod communities in inflorescences and infructescences of *Xanthosoma* (Araceae). *Biotropica*, 37(4), 650–656. <https://doi.org/10.1111/j>
- Gentry, A. H. (1974). Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6(1), 64–68. <https://www.jstor.org/stable/2989698>
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., & Michez, D. (2020). Global warming and plant-pollinator mismatches. *Emerging Topics in Life Sciences*, 4(1) 77–86. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190139>
- Grossi, P. C., Santos, M. D. & Almeida L. M. (2016). Two new species of Cyclocephala (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae) from Minas Gerais State, Brazil. *Zootaxa* 4078 (1): 245–251. <http://doi.org/10.11646/zootaxa.4078.1.22>
- Gibernau, M. (2015). Floral biology, pollination ecology & genetics of *Dieffenbachia* (Araceae) - A review. *Aroideana*, 38, 19–28. <https://hal.science/hal-01206280/>
- Gibernau, M., Chouteau, M., Lavallée, K., & Barabé, D. (2010). Notes on the phenology, morphometry and floral biology of *Anaphyllopsis americana*. *Aroideana*, 33(1), 183–191. https://www.academia.edu/download/48273409/Notes_on_the_Phenology_Morphometry_and_F20160824-27445-1gkbbve.pdf
- Gonçalves, J. A., Grossi, P. C., Togni, P. H. B., Oliveira, C. M., & Frizzas, M. R. (2020). The genus *Cyclocephala* Dejean (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) in Brazil: diversity and spatio-temporal distribution. *Journal of Insect Conservation*, 24(3), 547–559. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00230-6>
- Gottsberger, G., & Silbehauer-Gottsberger, I. (1991). Olfactory and visual attraction of *Erioscelis emarginata* (Cyclocephalini, Dinastinae) to the inflorescences of *Philodendron selloum* (Araceae). *Biotropica*, 23 (1), 23–28. <https://www.jstor.org/stable/2388684>
- Hernández-Ortiz, V., & Aguirre, A. (2015). A new species of the Neotropical genus *Beebeomyia* (Diptera: Richardiidae) with observations of its biology on *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae). *Journal of Natural History*, 49(31–32), 1877–1889. <https://doi.org/10.1080/00222933.2015.1005712>
- Hilje, L. (1996). Estacionalidad de Scarabaeidae (Coleoptera) en Barva, Costa Rica. *Biol. Trop.*, 44(2), 719–729. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/21686>
- Holdridge, L. R. (1987) *Ecología basada en zonas de vida*, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica.
- Hudson, I. L., & Keatley, M. R. (2010). Phenological research: Methods for environmental and climate change analysis. In *Phenological Research: Methods for Environmental and Climate Change Analysis*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2>

- Inari, N., Hiura, T., Toda, M. J., & Kudo, G. (2012). Pollination linkage between canopy flowering, bumble bee abundance and seed production of understory plants in a cool temperate forest. *Journal of Ecology*, *100*(6), 1534–1543. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02021.x>
- Inkscape Project. (2023). *Inkscape* (1.3).
- Knight, T. M., Steets, J. A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mitchell, R. J., & Ashman, T. L. (2005). Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, *36*(1), 467–497. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.36.102403.115320
- Johnson, S. D., Steiner, K. E., & Johnson, S. (2000). Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Trends in Ecology & Evolution*, *15*(4), 140–143. [https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347\(99\)01811-X](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/abstract/S0169-5347(99)01811-X)
- Kovach Computing Services. (2011). *Oriana Users' Manual* (pp. 1–167).
- Kudo, G., & Cooper, E. J. (2019). When spring ephemerals fail to meet pollinators: Mechanism of phenological mismatch and its impact on plant reproduction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *286* (1904), 20190573. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.0573>
- Kudo, G., Ida, T. Y., & Tani, T. (2008). Linkages between phenology, pollination, photosynthesis, and reproduction in deciduous forest understory plants. *Ecology*, *89*(2), 321–331. <https://doi.org/10.1890/06-2131.1>
- Madhuri, B., Bharghavi, K., Vinutha R. K., Priyanka, N., Srija P., Supraja K. V. L., & Kumar, M. A. (2024). Impact of Plant on Insect Behavior and Sex Pheromone Emission. *UTTAR PRADESH Journal of zoology*, *45*(12), 55–66. <https://doi.org/10.56557/upjz/2024/v45i124103>
- Medina-Vega, J. A., Wright, S. J., Bongers, F., Schnitzer, S. A., & Sterck, F. J. (2022). Vegetative phenologies of lianas and trees in two Neotropical forests with contrasting rainfall regimes. *New Phytologist*, *235*(2), 457–471. <https://doi.org/10.1111/nph.18150>
- Menzel, A. (2002). Phenology: Its importance to the global change community. *Climatic Change*, *54* (4), 379–385. DOI:10.1023/A:1016125215496
- Menzel, A., Sparks, T. H., Estrella, N., Koch, E., Aasa, A., Ahas, R., Alm-Kübler, K., Bissolli, P., Braslavská, O., Briede, A., Chmielewski, F. M., Crepinsek, Z., Curnel, Y., Dahl, Á., Defila, C., Donnelly, A., Filella, Y., Jatczak, K., Måge, F., ... Zust, A. (2006). European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*, *12*(10), 1969–1976. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x>
- Morellato, L. P. C., Alberton, B., Alvarado, S. T., Borges, B., Buisson, E., Camargo, M. G. G., Cancian, L. F., Carstensen, D. W., Escobar, D. F. E., Leite, P. T. P., Mendoza, I., Rocha, N. M. W. B., Soares, N. C., Silva, T. S. F., Staggemeier, V. G., Streher, A. S., Vargas, B. C., & Peres, C. A. (2016). Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation*, *195*, 60–72. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.12.033>

- Murillo-Hiller, L. R., Segura-Bermúdez, O. A., Barquero, J. D., & Bolaños, F. (2019). The skipper butterflies (Lepidoptera: HesperIIDae) of the Reserva Ecológica Leonelo Oviedo, San José, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 67(2), S228–S248. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i2supl.37236>
- Nagamine, R. R. V. K., Costa, C. G., Fuhrmann, J., & Rodrigues, S. R. (2022). Antennal sensilla in *Cyclocephala literata* Burmeister, 1847 (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Biota Neotropica*, 22(2), e20211292. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2021-1292>
- Nogueira, G. A. de L., Rodrigues, S. R., & Tiago, E. F. (2013). Biological aspects of *Cyclocephala tucumana* Brethes, 1904 and *Cyclocephala melanocephala* (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Biota Neotropica*, 13(1), 86–90. <http://www.biotaneotropica.org.br/v13n1/en/abstract?article+bn01713012013>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Ratcliffe, B. C. (2003). *The Dynastine scarab beetles of Costa Rica and Panama* (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). <http://digitalcommons.unl.edu/museumbulletin>
- Rodrigues, S. R., & Cocco, A. S. (2024). Antennal ultrastructure of three species of *Cyclocephala* Dejean, 1821 (Coleoptera: Scarabaeidae). *EntomoBrasilis*, 17, e1079. <https://doi.org/10.12741/ebrasilis.v17.e1079>
- Saldanha, F. G., Rodrigues, S. R., Amaro, R. A., & Fuhrmann, J. (2020). Description of mating behavior, life cycle, and antennal sensilla of *Cyclocephala putrida* Burmeister, 1847 (Coleoptera, Scarabaeidae, Dynastinae). *Biota Neotropica*, 20(3), 1–8. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2020-0973>
- Schwartz, M.D. (Ed.) (2013). *Phenology: An integrative environmental science*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6925-0>
- Solís, Á. (2020). *Métodos y técnicas de recolecta para coleópteros de la superfamilia Scarabaeoidea*. <https://identomologica.com/uncategorized/metodos-y-tecnicas-de-recolecta-para-coleopteros-de-la-superfamilia-scarabaeoidea/>
- Souza, T. B. de, Albuquerque, L. S. C. De, Iannuzzi, L., Costa, F. C., Gibernau, M., & Maia, A. C. D. (2023). Egg development and viability in three species of *Cyclocephala* (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). *Bulletin of Entomological Research*, 113(1), 118–125. <https://doi.org/10.1017/S0007485322000384>
- Souza, T. B. de, Maia, A. C. D., Albuquerque, C. M. R., & Iannuzzi, L. (2015). Biology and management of the masked chafer *Cyclocephala distincta* Burmeister (Melolonthidae, Dynastinae, Cyclocephalini). *Revista Brasileira de Entomologia*, 59(1), 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.02.004>

- Souza, T. B. de, Maia, A. C. D., Albuquerque, C. M. R., & Iannuzzi, L. (2014). Description of *Cyclocephala distincta* Burmeister (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae: Cyclocephalini) immatures and identification key for third instars of some *Cyclocephala* species. *Zootaxa*, 3872 (2), 180–186. <http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3872.2.4>
- Valerio, C. (1984). Insect visitors of the inflorescence of the aroid *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae) in Costa Rica. *Brenesia*, 22, 139–146.
- Valerio, C. E. (1983). Fenología y eficiencia reproductiva de *Dieffenbachia oerstedii* Schott (Monocotyledonae: Araceae) en Costa Rica. *Revista De Biología Tropical*, 31(2), 263–267. <https://doi.org/10.15517/rbt.v31i2.24996>
- van Dijk, L. J. A., Fisher, B. L., Miraldo, A., Goodsell, R. M., Iwaszkiewicz-Eggebrecht, E., Raharinjanahary, D., Rajoelison, E. T., Łukasik, P., Andersson, A. F., Ronquist, F., Roslin, T., & Tack, A. J. M. (2024). Temperature and water availability drive insect seasonality across a temperate and a tropical region. *The Royal Society*, 291: 20240090. <https://doi.org/10.1098/rspb.2024.0090>
- Wright, S. J., & Calderón, O. (2018). Solar irradiance as the proximate cue for flowering in a tropical moist forest. *Biotropica*, 50(3), 374–383. <https://doi.org/10.1111/btp.12522>
- Wycherley, P. R. (1973). The phenology of plants in the humid tropics. *Micronesica*, 9(1), 75–96. https://www.micronesica.org/sites/default/files/phenology_of_plants_in_the_humid_tropics_wycherley_p.r._-micronesica_vol._9_no._1_jul._1973_o.pdf
- Yadav S. R. (1998). Adaptive significance of phenology and spadix architecture in Araceae of western Ghats of India. *Acta Botanica Yunnanica, Suppl. 10*, 31–40
- Young, H. (1988). Differential importance of beetle species pollinating *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *Ecology*, 69(3), 832–844.
- Young, H. J. (1986). Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany*, 73(6), 931–944. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb12133.x>

Material suplementario

S 1. Familias de escarabajos atraídos por la trampa de luz.

Familia (subfamilia):	Morfotipos
Hydrophilidae	morfo 1
Staphylinidae	morfo 1 y morfo 2
Nitidulidae	morfo 1 y morfo 2
Phengodidae	morfo 1
Chrysomelidae (Eumolpinae)	morfo 1
Passalidae	morfo 1
Scarabeidae (Aphodiinae)	morfo 1

Scarabaeidae (Rutelinae)	<i>Pelidnota</i> sp., morfo 1
Scarabaeidae (Melolonthinae)	<i>Phillophaga</i> (5), cf. <i>Isonychus</i> (1), <i>Ceraspis</i> sp. (3), <i>Macroductylus</i> sp. (1)
Scarabaeidae (Dynastinae)	<i>Cyclocephala</i> sp., <i>Cyclocephala amblyopsis</i> *, otros morfos (2)
Tenebrionidae	3
Elateridae	6, subfamilia Lissominae (1)
Carabidae	3
Cantharidae	morfo 1
Curculionidae	1
Cerambycidae	morfo 1 y morfo 2

*Fueron atraídos dos *C. amblyopsis* en mayo y dos en junio.

Mecanismos de atracción para la polinización nocturna empleados por una arácea (Araceae Juss.) neotropical

Jeraldín S. Vergara Ravelo¹, Eduardo Chacón Madrigal², Paul Hanson Snortun², Alfredo Cascante-Marín²

¹Sistema de Estudios de Posgrado, Universidad de Costa Rica

²Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, San Pedro Montes de Oca 11501-2060, Costa Rica

Resumen

Las plantas con flores han desarrollado mecanismos que garantizan su reproducción, para esto muchas desarrollaron sistemas de polinización especializados que les permite asociarse con insectos polinizadores exclusivos. Araceae es una familia de plantas herbáceas con sistemas de polinización especializados, algunas especies, por ejemplo, son polinizadas únicamente por escarabajos del género *Cyclocephala* (Scarabaeidae), algunas por moscas *Colocasiomya* (Drosophilidae) y otras por abejas euglosinas. Para atraer a estos insectos sus inflorescencias emiten fragancias e incrementan la temperatura, fenómeno conocido como termogénesis. El presente trabajo busca ampliar al entendimiento de los mecanismos de atracción implicados en la polinización especializada de *Dieffenbachia oerstedii*, una arácea herbácea neotropical polinizada por escarabajos *Cyclocephala*. Se analizó la composición química de la fragancia floral, el patrón térmico de sus inflorescencias, los tejidos productores de las fragancias florales mediante técnicas histológicas y los posibles mecanismos de atracción visual. Las inflorescencias de *D. oerstedii* presentan un incremento térmico cuando las flores femeninas se encuentran receptivas, durante este tiempo emite una fragancia mentolada compuesta principalmente por cis-jasmona y metil salicilato, responsables de atraer a los escarabajos *Cyclocephala amblyopsis*, *Macrostola* sp., moscas *Drosophila* sp. y chinches Miridae. Estas fragancias se producen en tejidos llamados osmóforos, compuestos por estomas y células glandulares localizados en la superficie apical de las flores masculinas.

Palabras Claves

Polinización, cantarofilia nocturna, cantarofilia, termogénesis, fragancias florales, osmóforos.

Introducción

Para garantizar la reproducción sexual la mayoría de las plantas han desarrollado mecanismos para atraer a animales polinizadores (Chartier et al., 2014; Quesada et al., 2012; Yadav, 1988). El principal mecanismo de atracción suele ser señales visuales, para ello producen pigmentos que les confieren colores con longitudes de onda específicos para el grupo de polinizadores que quieren atraer (Chittka & Menzel, 1992). Otras especies utilizan la difusión de compuestos aromáticos cuyas composiciones varían igualmente para captar la atención de un grupo específico de polinizadores (Schiestl, 2010). En sistemas de polinización nocturnos, cuando la luz es limitada, los mecanismos de atracción por medio de aromas ganan protagonismo (Dötterl et al., 2012; Gibernau et al., 1999; Maia et al., 2022; Schiestl & Dötterl, 2012).

Los sistemas de polinización especializados son aquellos que involucran grupos limitados de polinizadores, los cuales a su vez se especializan en grupos limitados de plantas (Chartier et al., 2014; Chouteau et al., 2007). En la familia de plantas Araceae Juss. (Orden Alismatales), se presentan sistemas especializados de polinización que involucran insectos, tales como escarabajos (principalmente de la familia Scarabaeidae), presente en los géneros *Caladium*, *Philodendron*, *Syngonium* y *Xanthosoma* (Maia et al., 2022; Milet-Pinheiro et al., 2017); moscas en los géneros *Alocasia*, *Colocasia*, *Leucocasia* (Gibernau, 2016), *Arisaema* (Suetsugu, 2022) y *Anthurium* (Gibernau, 2016; Suetsugu, 2022), y abejas en especies de los géneros *Spathiphyllum* (Díaz Jiménez et al., 2021) y *Anthurium* (Hentrich et al., 2010).

En esta familia de plantas, las señales de atracción incluyen mecanismos como la producción de fragancias florales, la termogénesis, que se caracteriza por un incremento de la temperatura en las inflorescencias y usualmente asociado a la producción de fragancias, y por presentar colores atractivos en los espádices y espatas, dos estructuras distintivas de las inflorescencias de esta familia. La expresión de estos mecanismos de atracción varía de acuerdo con el grupo de insectos que atraen. Por ejemplo, las especies que atraen escarabajos suelen presentar colores pardos en sus inflorescencias (Croat, 2004) y durante la anthesis presentan picos térmicos al tiempo que emiten fragancias metoxiladas (Dötterl et al., 2012a; Gibernau et al., 2023; Pereira et al., 2014). Especies que atraen moscas suelen imitar sitios de oviposición, por ejemplo, la especie *Helicodicerus muscivorus* para imitar cuerpos de animales en descomposición emite un

olor fétido, patrones térmicos y colores que en conjunto atraen moscas de la familia Calliphoridae (Angioy et al., 2004). En la especie polinizada por moscas de la fruta, *Spathiphyllum cannaefolium*, se produce el compuesto metil eugenol en las inflorescencias (Lewis et al., 1988; Sinchaisri & Areekul, 1985; Tan & Nishida, 2012). En especies polinizadas por abejas se producen fragancias florales que funciona como recompensa al polinizador que las usan para atracción sexual (Hentrich et al., 2010), y sus composiciones son tan complejas que podrían atraer especies de abejas específicas (Dodson, 1970; Hentrich et al., 2010).

Aunque son fenómenos independientes, la producción de fragancias florales está relacionado con la termogénesis (Vogel, 1990), esto ha sido respaldado por diversos estudios (Croat, 2004; Díaz Jiménez et al., 2019; Faegri & Pijl, 1979; Gibernau, 2015a; Gibernau et al., 2004; Prieto & Cascante-Marín, 2017; Seymour & Gibernau, 2008). Pese a esta relación, ambos procesos suelen abordarse por separado, y mientras algunos estudios se centran en las fragancias (Etl et al., 2016, 2022; Schiestl & Dötterl, 2012), otros se enfocan en la termogénesis (Barabé et al., 2002; Barabé & Gibernau, 2000; Meeuse & Raskin, 1988; Seymour et al., 2009; Seymour & Gibernau, 2008). A pesar del interés en este mecanismo, las estructuras donde se producen las fragancias florales, llamadas osmóforos, han recibido poca atención (Raguso & Gottsberger, 2017; Vogel, 1990). El estudio de los osmóforos se ha centrado en especies polinizadas por moscas como *Sauromatum venosum* (Aiton) Kunth y de *Colocasia* (Bröderbauer et al., 2014) y recientemente en especies sudamericanas polinizadas por escarabajos *Philodendron adamantinum* Mart. ex Schott y *P. propinquum* Schott (Barbosa et al., 2018; Gonçalves-Souza et al., 2017).

En especies polinizadas por moscas, los osmóforos suelen corresponder al apéndice que hace las funciones de una gran glándula (Vogel, 1990), el apéndice es una porción desnuda de la inflorescencia localizada al extremo del espádice (Arcangeli, 1886; Bröderbauer et al., 2014; Hadacek & Weber, 2002; Skubatz et al., 1996). Para especies polinizadas por abejas, se sabe poco acerca de la localización de los osmóforos, pero según la estructura de donde usualmente se percibe la fragancia, podrían localizarse a lo largo del espádice (Hentrich et al., 2010; Vogel, 1990). En especies polinizadas por escarabajos solo se han estudiado unas pocas del género *Philodendron*, estas especies presentan sus osmóforos en pequeñas regiones glandulares localizadas en la epidermis sobre las flores masculinas estériles y fértiles (Barbosa et al., 2018; Gonçalves-Souza et

al., 2017).

Entre las aráceas, las plantas del género *Dieffenbachia* Schott son polinizadas por escarabajos y presentan termogénesis (Gibernau, 2015 a), sin embargo, los osmóforos no han sido estudiados para ninguna especie. En el presente trabajo se estudió cómo se integran los diferentes mecanismos de atracción en *Dieffenbachia oerstedii* para la polinización por escarabajos *Cyclocephala*.

Materiales y Métodos

Sitio de Estudio

El estudio se llevó a cabo en la Reserva Ecológica Leonelo Oviedo, localizada en la Universidad de Costa Rica, Montes de Oca, provincia de San José, en el Valle Central del país (WGS84, 09°56'15" N & 84°03'00" W). La reserva se encuentra en una elevación promedio de 1200 m s. n. m., presenta una precipitación anual de 2000 a 4000 mm y una temperatura que varía entre 17 °C y 24 °C (Murillo-Hiller et al., 2019), cuenta con un pequeño fragmento de bosque secundario avanzado y experimenta una estación seca de enero a abril se clasifica según las zonas de vida Holdridge (1987) como un bosque tropical húmedo premontano.

Especie de estudio

Las plantas del género *Dieffenbachia* Schott son hierbas comunes en sotobosques de zonas bajas y elevaciones medias. Estas se distribuyen desde México hasta Sudamérica y las Antillas, se compone de 57 especies descritas (Ortiz O & Croat, 2021; Ortiz & Croat, 2017), muchas de interés ornamental debido a su follaje atractivo (Croat, 2004). En particular, la especie *D. oerstedii* es una hierba terrestre que se distribuye desde México hasta Panamá (Croat. 2004). Es distintiva por los nudos de las hojas blanquecinos y hasta tres inflorescencias terminales por nudo. Las inflorescencias presentan pequeñas flores masculinas agrupadas en la región superior, algunas flores masculinas estériles dispersas en el medio y flores femeninas en la parte inferior (Croat. 2004). Al igual que otras *Dieffenbachia*, la porción femenina se encuentra fusionada con la espata, las flores femeninas se encuentran rodeadas de hasta cinco estaminodios cuyas bases fusionadas rodean el ovario (Croat. 2004).

Mecanismos asociados a atracción de polinizadores

Patrón de termogénesis

Se midió la diferencia de la temperatura ambiente con respecto al interior de la cámara floral de la inflorescencia, donde se ubican las flores pistiladas (3 inflorescencias) y en la parte masculina del espádice (5 inflorescencias). Todas las mediciones se realizaron en campo y en inflorescencias de diferentes individuos. Se utilizó un termómetro digital AMPROBE TMD-56 (Amprobe Test Tools Inc., USA) con capacidades de almacenamiento múltiple y unido a un termopar tipo K. Para esto se introdujo una de las sondas en el espacio interno de la cámara floral y la otra sonda se colocó a aproximadamente 20-30 cm de la inflorescencia para medir la temperatura del aire y debajo de una hoja para evitar el contacto directo de la lluvia o la luz. Para la medición en la parte masculina del espádice se colocó la sonda sobre su superficie. Se programó el aparato para que realizara mediciones puntuales a intervalos de 5 minutos, durante el día y la noche, abarcando el periodo de anthesis femenina y masculina (aprox. 2 días). Para confirmar el área de la inflorescencia responsable de la emisión de calor se captaron imágenes térmicas de cinco inflorescencias durante el periodo de anthesis de las flores pistiladas y estaminadas, por medio de una cámara térmica digital FLIR C3X (Teledyne FLIR LLC, USA).

Análisis de fragancias florales

Se realizaron pruebas organolépticas (oliendo de cerca el espádice) en 10 inflorescencias para identificar el momento de la emisión de fragancias florales, tanto durante la fase masculina y femenina de anthesis floral. Una vez identificada la fase reproductiva en que se presenta la producción de fragancias se colectaron muestras de los compuestos volátiles a partir de cuatro inflorescencias.

La recolección de las fragancias se realizó entre las 17:00 y 18:00 h del primer día de anthesis (fase femenina). Se cortó la inflorescencia desde la base y fue transportada a un laboratorio próximo al sitio de estudio dentro de una bolsa de polietileno (35x12 cm), a la cual se acopló por medio de un orificio una manguera conectada a una bomba de membrana (G12/01EB, Gardner Denver, Alemania) calibrada a 200 ml/min durante dos minutos. Al otro extremo de la bomba, se acopló un filtro capilar de vidrio de 2 mm de diámetro que contenía 1.5 mg de Carbotrap como material absorbente. A modo de control

se replicó el procedimiento con una bolsa de polietileno vacía (Dötterl et al., 2012; Etl et al., 2016).

Las muestras se analizaron mediante la técnica “headspace” utilizando un equipo GCMS-QP2010 Ultra (Shimadzu Corporation, Japón) en la Universidad de Salzburg. El equipo está acoplado a una unidad de remoción térmica TD-20 (Shimadzu, Japón) y equipado con una columna de sílice fundida ZB-5 (5 % fenil polisiloxano; 60 m de largo, diámetro interior 0.25 mm, espesor de película 0.25 μm) (Phenomenex, EE. UU.). Las muestras se procesaron en un flujo de columna (gas portador: helio) de 1.5 ml/min. La temperatura del horno de GC inicialmente fue de 40 °C, luego se aumentó 6 °C por minuto hasta 250 °C y se mantuvo durante 1 min. La interfaz MS funcionó a 260 °C y la fuente de iones a 200 °C. Los espectros de masas se tomaron a 70 eV (en modo EI) desde m/z 30 a 350. Los datos de GC/MS se procesaron utilizando el programa GCMSsolution, versión 4.11 (Shimadzu Corporation, Japón). Los compuestos fueron identificados tentativamente utilizando las bases de datos de espectros de masas NIST11, Wiley 9, FFNSC 2, y aceites esenciales (Adams & Sparkman, 2007) y se confirmaron mediante comparación de espectros de masas y tiempos de retención con estándares auténticos (Cis-jasmona: Sigma Aldrich, 85 %; benzoato de metilo: Sigma Aldrich, 98 %; salicilato de metilo: Sigma Aldrich, 99 %; trans-4,8-dimetilnona-1,3,7-trieno: disponible en la colección de stock de Stefan Dötterl, 95 %). Para determinar la cantidad de aroma emitido por una inflorescencia, se inyectaron cantidades conocidas de monoterpenos, alifáticos y aromáticos en el sistema GC/MS. Se utilizaron las áreas medias de los picos de estos compuestos para determinar la cantidad total de cada compuesto químico.

Prueba de fragancias como atrayente de polinizadores

Con el propósito de evaluar la capacidad de atracción química de los compuestos más relevantes obtenidos de las fragancias florales, se implementaron trampas químicas (n = 7) en el sitio de estudio en diferentes días, entre marzo y mayo. Se empleó la metodología de Etl et al. (2016), a partir de una solución stock de 1000 μL de Cis- jasmona y 50 μL de metil salicilato, se aplicó un volumen de 200 μL de la mezcla sobre la parte más ancha de un cono construido con papel color verde, el cual fue adherido a un vaso con el lado angosto hacia abajo, de modo que los insectos entran al vaso y no pueden retornar. La trampa se colocó al azar en el sotobosque por un periodo de tres horas, entre las 17:00 y 19:00 horas. Se incluyó un control sin compuestos aromáticos añadidos, a una distancia de 1 m de la otra trampa.

Los insectos recolectados en las trampas fueron preservados en alcohol al 70%, antes de ser contados e identificados en el laboratorio utilizando la clave taxonómica de Ratcliffe (2003). Una muestra testigo de los especímenes se depositó en la Colección de Insectos del Museo de Zoología (MZUCR) del Centro de Investigaciones en Biodiversidad y Ecología Tropical (CIBET) de la Universidad de Costa Rica.

Identificación de osmóforos

Para identificar las partes de la inflorescencia implicadas en la producción de fragancias florales inicialmente se empleó la técnica de rojo neutro. Se colectaron cinco inflorescencias durante el primer día de antesis y fueron sumergidas en solución de rojo neutro al 0.01% durante cuatro días. Se realizaron cortes manuales para retirar el epitelio de las flores masculinas, de los estaminodios, de las flores estériles, del tejido desnudo en la región estéril y del ovario. Las muestras se montaron en portaobjetos y se observaron en un microscopio de luz para identificar células asociadas a osmóforos y el registro fotográfico digital.

Para un reconocimiento estructural más detallado se realizaron tinciones histológicas para observar estructuras celulares, detectar la presencia de almidón y lípidos, antes y después de la emisión de fragancias. Se colectaron seis inflorescencias, tres se colectaron aproximadamente entre una y dos horas previas a la percepción de fragancias y las otras tres a la mañana siguiente de la percepción de fragancias. Para todas las inflorescencias se tomaron muestras de tejidos en las regiones masculinas, femenina y estéril del espádice. Los tejidos se almacenaron durante una a tres semanas en solución de FAA (50% etanol, 5% ácido acético, 10% formol, 35% agua destilada) y se procesaron en el Laboratorio de Técnicas Histológicas de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, en un procesador de tejidos Leica TP 1020. El procesamiento consistió en una deshidratación inicial mediante una serie de etanol: 50% durante 24 horas, 70% durante 2 horas, 90 % durante dos horas, 100% durante 2 h y 100% durante 12 h; seguidamente la transición entre etanol y xilol (3:1) durante 4 horas; 1:1 durante 4 horas; 1:3 durante cuatro horas; 100% xilol durante 12 horas. Finalmente, una transición para un filtrado con resina, 1:1 xileno: parafina y parafina durante 4 horas. Para cada muestra se hicieron cortes histológicos de 12 μm de grosor con un micrótomo de rotación Leica RM2125 RTS. Los cortes fueron extendidos en un recipiente con agua a 40 °C para ablandar la parafina y poder adherirlos a los portaobjetos.

Los portaobjetos con los cortes se colocaron en posición vertical en un horno a 60 °C para derretir y escurrir la parafina. Posteriormente, fueron sometidos a la siguiente serie de alcoholes por periodos de dos minutos con el fin de retirar restos de parafina e hidratar los tejidos: xilol, xilol, 100% etanol, 100% etanol, 95% etanol, 95% etanol, 70% etanol y agua destilada. Para observar paredes celulares primarias y secundarias se realizaron tinciones con safranina y azul alcian (30 min c/u) y posteriormente enjuagado con agua destilada. Para localizar la presencia de almidón se sumergieron los cortes en solución de Lugol (2 min) y se enjuagó con agua destilada (Yeung et al., 2015), y para la posible presencia de lípidos se empleó Sudán IV al 0.5% en etanol por 30 minutos (Yeung et al., 2015) y Sudán rojo 7B durante una hora, ambos tintes se enjuagaron con etanol al 50% (Brundrett et al., 1991; Yeung et al., 2015). Posterior a cada tinción, los cortes fueron sometidos a la siguiente serie de alcoholes por periodos de dos minutos: 95% etanol, 95% etanol, 100% etanol, 100% etanol, xilol, xilol. Los cortes procesados fueron sellados con un cubreobjeto y pegamento a base de xilol.

Atracción visual

Para evaluar la presencia de caracteres florales que podrían atraer visualmente a los polinizadores, se seleccionó aleatoriamente en días espaciados cuatro inflorescencias de tallos diferentes. Se cubrieron las inflorescencias con cilindros plásticos verdes durante la anthesis femenina y se monitoreó a la mañana siguiente si las inflorescencias habían sido visitadas o no por los escarabajos *Cyclocephala*. Además, se examinaron dos inflorescencias con luz ultravioleta con la finalidad de descartar la intervención de espectros de luz fuera del alcance del ojo humano.

Resultados

Termogénesis

No se registró termogénesis dentro de la cámara floral donde se localizan las flores pistiladas (Fig. 5A y B), únicamente en la región masculina, alcanzando entre 5.4 °C y 10.8 °C por encima de la temperatura ambiente, se presentó un patrón térmico unimodal consistente de un único pico durante la anthesis femenina aproximadamente entre las 18:00 y 18:40 horas. La ausencia de termogénesis en la región femenina y su ocurrencia en la región masculina fue evidenciada también mediante las imágenes térmicas. (Fig. 5C-E).

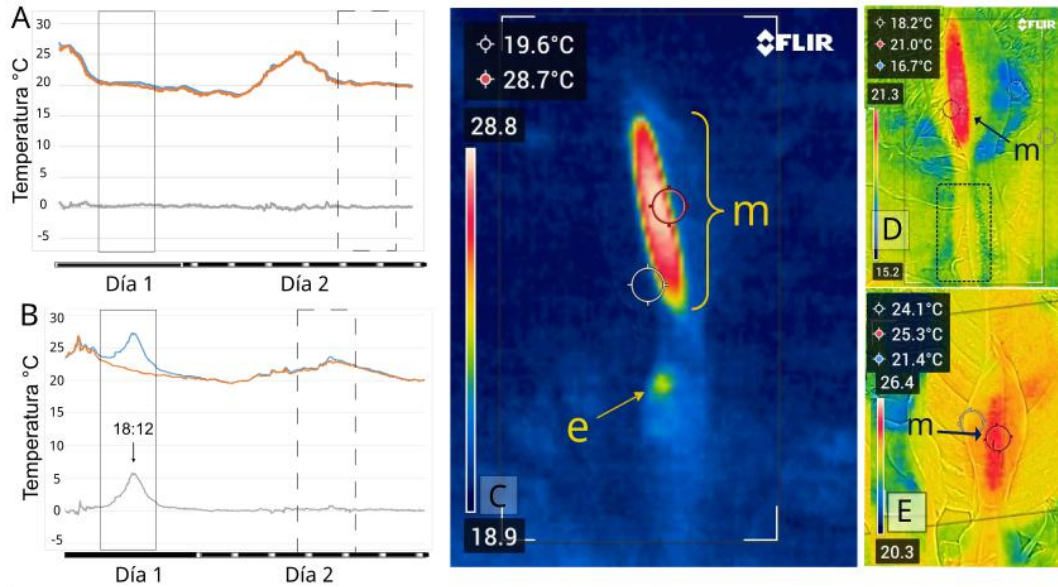


Fig. 5. Termogénesis en *Dieffenbachia oerstedii*. **A** y **B** muestran patrones térmicos en diferentes regiones del espádice. **A.** en la región femenina, **B.** en la región masculina. **(C-E)** imágenes térmicas con hasta casi 9° por encima de la temperatura ambiente. **Clave:** en **A** y **B** La línea anaranjada representa la temperatura ambiente, la azul la temperatura floral y la gris a la diferencia a entre la temperatura ambiente y floral, los rectángulos de líneas continuas al periodo de antesis femenina y los de línea punteada a periodo de antesis masculina; en **C- E m:** región masculina, **e:** escarabajo; el rectángulo en **D** muestra la región femenina expuesta por remoción de la espata.

Osmóforos

Prueba exploratoria con rojo neutro

Los tejidos florales inicialmente presentaron resistencia a la prueba con rojo neutro, por ello, se prolongó el periodo de inmersión en la solución hasta cuatro días. Los tejidos que evidenciaron diferentes grados de tinción fueron las flores masculinas, los estaminodios y los estigmas (Fig. 6 A y 6 E)

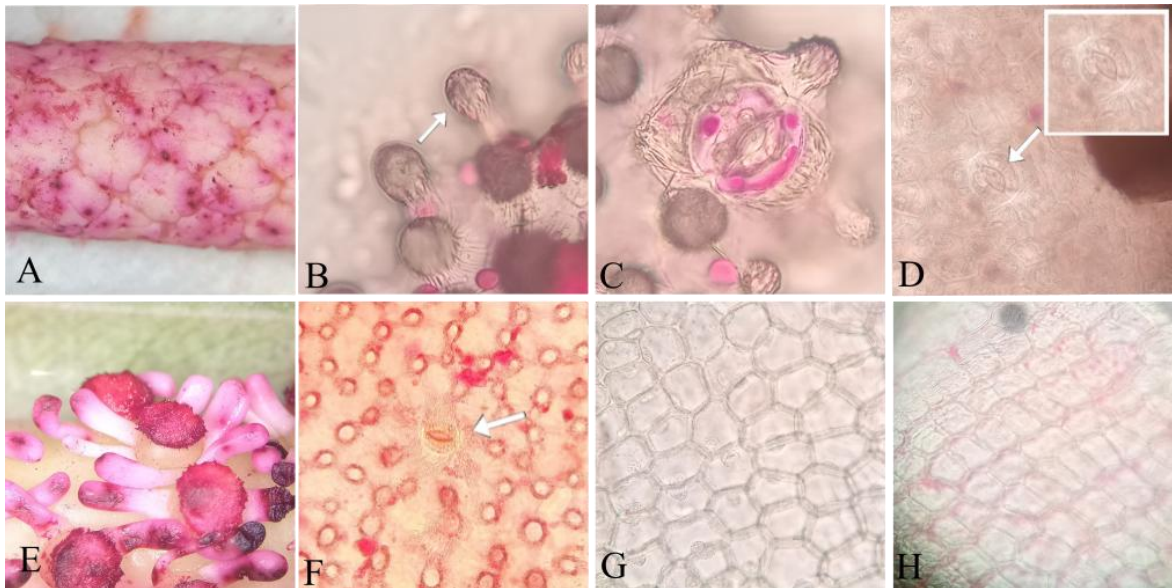


Fig. 6. Epitelio de inflorescencia colectada previo a la emisión de fragancias y dejada en solución de rojo neutro (0.01%) durante cuatro días. **(A)** aspecto superficial de las flores masculinas. **(B-C)** epitelio de flores masculinas; **(B)** vista lateral de una célula glandular dilatada tras absorber líquido; **(C)** estoma de una flor masculina; **(D)** epitelio de un estaminodio el cual carece de células glandulares, pero presenta estoma; **(E)** aspecto superficial de las flores femeninas y estaminodios después de la tinción **(F)** epitelio de una flor estéril, la flecha señala un estoma, **(G)** epitelio del ovario donde se evidencia la ausencia de estomas y células glandulares; **(H)** Epitelio de una región desnuda del espádice a la altura de las flores estériles donde se expone la ausencia de estoma y células glandulares.

Caracteres estructurales

Se observaron estomas en las superficies de las flores masculinas, en las flores estériles y en los estaminodios, aunque en menor cantidad en los estaminodios. No se observaron estomas en el tejido desnudo del espádice, en los ovarios ni en la superficie interna de la espata. Las flores masculinas y estériles presentaron células epiteliales glandulares. No se observaron células glandulares en estaminodios. No se observaron diferencias estructurales entre las muestras preantesis y postantesis femenina (Fig. 6 B-D, F-H; 3 A-H).

Pruebas de almidón y lípidos

No se evidenció la presencia de lípidos en ninguna de las pruebas de tinción con Sudan empleadas. Se evidenció almidón en las células que componen la médula, las flores estériles y en los extremos de los estaminodios en las muestras de ambas fases estudiadas. En las flores masculinas se observó almidón únicamente en el parénquima que está por debajo de las mismas, esto en las muestras en preantesis, dos de las tres

muestras en postantesis presentaron almidón adicionalmente en las capas superiores de las flores masculinas, por debajo de las células glandulares (Fig. 7 I-P).

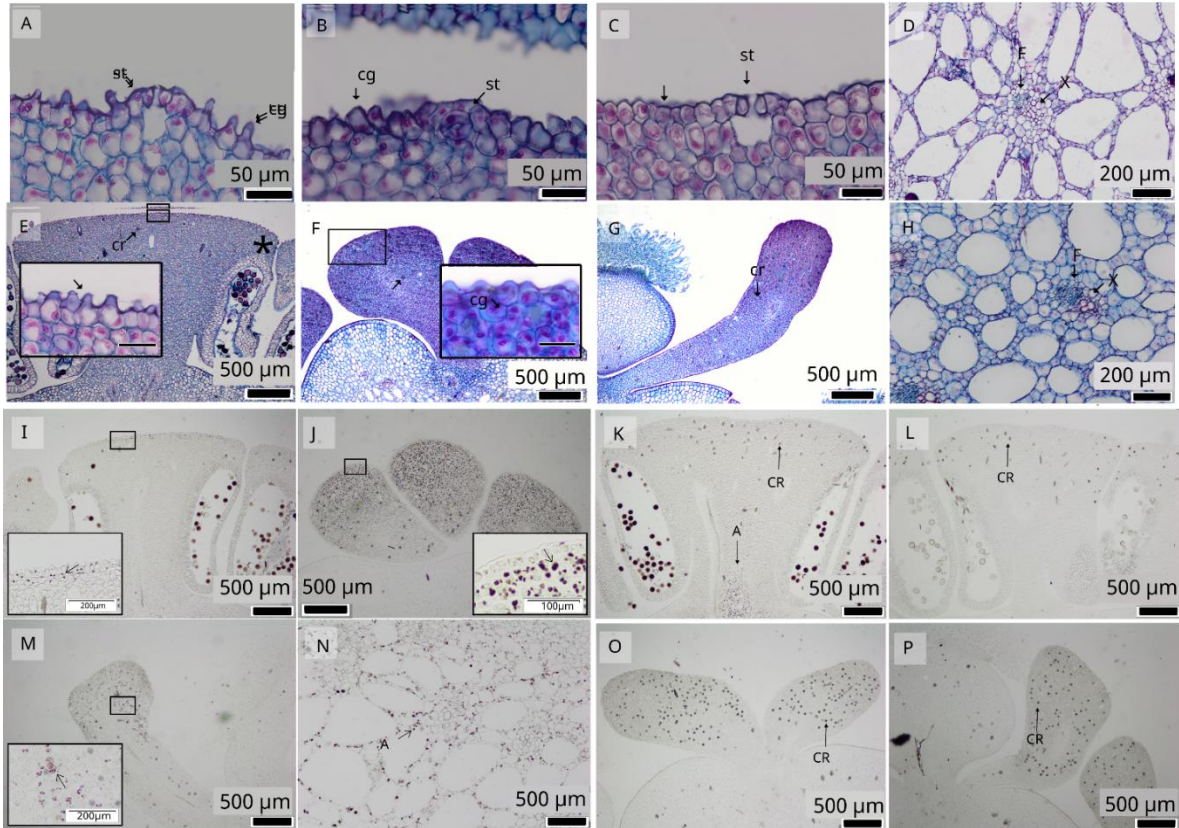


Fig. 7. Reconocimiento de osmóforos. (A-H) prueba de safranina y azul alcian. (I-J, P, M) prueba de lugol, (L, O, P) prueba de sudán. (A y B, i, k, l) región masculina, (E) corte longitudinal de una flor masculina, (F, j, o) corte longitudinal de una flor estéril, (C, m, p) corte longitudinal de un estaminodio, (D, n) corte transversal de la médula a la altura de la región masculina, (G) vista longitudinal de un estaminodio, (H) corte transversal de la médula a la altura de la región femenina. (A, B, C, I, J, M, N) fase de postantesis. (D-H, K, L), fase de preantesis. **Estructuras señaladas:** st: estomas, cg: células glandulares, cr: cristales; *: región de donde se tomó la imagen B, X: xilema, F: floema. Las barras internas en los recuadros de E y F equivalen a 50 μ m; CR: cristales, A: almidón.

Análisis de fragancia floral y trampa química

Las primeras inflorescencias en antesis no presentaron fragancia perceptible para el humano, sin embargo, sí atrajeron escarabajos *Cyclocephala amblyopsis* Bate, 1888. Un mes después de iniciada la floración (marzo) se empezó a percibir la fragancia floral intensa, dulce y mentolada, la cual inicia entre las 17:00 y 18:00. No se registró la hora exacta cuando se deja de percibir la fragancia, pero en ocasiones es posible percibirla

débilmente durante la mañana siguiente. El principal compuesto aislado del análisis de la fragancia floral fue cis-jasmona seguido de metil salicilato. Las trampas químicas implementadas con estos compuestos atrajeron individuos machos y hembras de *C. amblyopsis*, y en menor medida, *Macrostola* sp. (Nitidulidae), *Drosophila* sp. (Drosophilidae) y *Nella* sp. (Miridae) (Fig. 8E y 8F).

Atracción visual

Las cuatro inflorescencias cubiertas con el cilindro fueron visitadas por al menos un escarabajo durante la antesis femenina. Las dos inflorescencias examinadas con luz ultravioleta refractaron esta luz mediante secreción estigmática (Fig. 8 B-D).

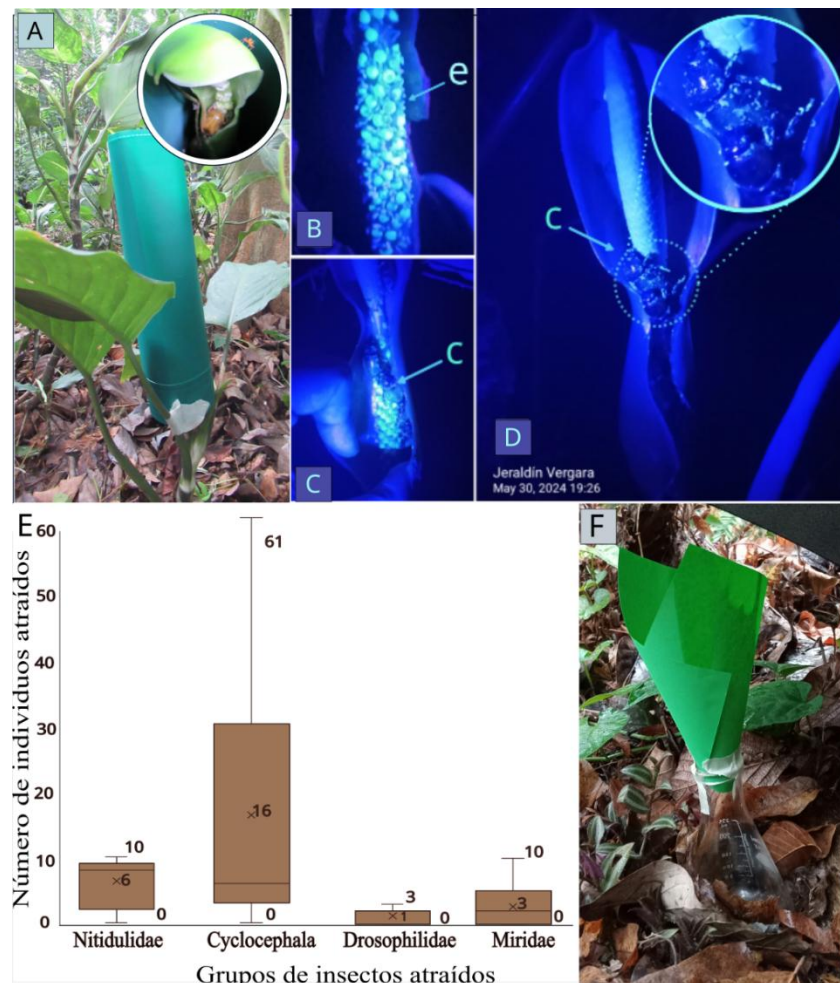


Fig. 8. Evaluación de atracción visual y química. **(A)** Bloqueo visual a larga distancia, **(E)** gráfico de caja y bigotes de los insectos atraídos por la trampa química, los valores en el extremo superior corresponden al número máximo de individuos atraídos, los números en blanco a los valores promedios y los inferiores a los valores mínimos. **(F)** sistema de trampa con atrayente químico, **(B-D)** Reflexión de luz ultravioleta durante el periodo de antesis. **clave:** **e:** estigmas, **C:** escarabajos con secreción estigmática en las patas.

Discusión

Termogénesis

El patrón unimodal registrado en *D. oerstedii* es consistente con lo observado en las otras especies de *Dieffenbachia* (Gibernau, 2015 a), este patrón, como sugiere Gibernau, podría ser un carácter evolutivo del género y probablemente de la tribu (*Spathicarpeae*) (Etl, 2013; Gibernau, 2015b, 2015a; Maia et al., 2013; Young, 1986, tabla 2), debido a que también fue registrado en los géneros *Taccarum* (Gonçalves, 2002) y *Gearum* (Gonçalves et al., 2006). Curiosamente este patrón también se ha observado en el género africano *Cercestis* (Croat & Ortiz, 2020), una especie también polinizada por escarabajos *Cyclocephala* Dejean 1821, junto a *Philodendron* y *Spathicarpeae*, miembros del clado *Zantedeschia* (Barabé & Gibernau, 2000; Maia et al., 2013).

Tabla 2. Patrones térmicos conocidos para diferentes especies de *Dieffenbachia*.

Especie	Rango de tiempo	Hora de pico	Temperatura máxima (C°)	Referencia
<i>D. maculata</i>	19:00-23:00; 17:23-0030	20:00 aprox	4.9; 6.3	Barabé & Gibernau, 2000
<i>D. nitidiopetiolata</i>	17:50-?	18:55; 18:43	3.3-4.1	Young, 1986
<i>D. seguine</i>	17:00-23:00	7:40	2.7	Gibernau, 2015b
<i>D. paludícola</i>	3:20-media noche	7-8:50	3.3-5.8	Gibernau, 2015b
<i>D. aurantiaca</i> *		16:40	7.1 y 6.8	Etl, 2013
<i>D. oerstedii</i> *	2:30 aprox.	18:25 aprox.	10.8	Este trabajo

* promedio de cuatro réplicas. Para *D. aurantiaca* el primer valor corresponde a la región superior de la región masculina, el segundo valor corresponde a la región inferior de la región masculina.

La “zonificación térmica” previamente estudiadas en especies del género *Philodendron* (Barabé et al., 2002; Gibernau et al., 2004; Maia et al., 2010) y otras especies con apéndice como *Arum concinatum* (Seymour et al., 2009), *Dracunculus vulgaris* (Seymour & Schultze-Motel, 1999), *Colocasia esculenta* y *Colocasia fontanesii* (Bröderbauer et al., 2014). Dentro del género *Dieffenbachia*, pese a que la termogénesis se ha estudiado en diferentes especies (tabla 2), su zonificación solo se había detallado en *D. aurantiaca* (Etl, 2013). Tanto la termogénesis restringida a la región masculina como su ausencia en la cámara floral observada en *D. oerstedii* es consistente con lo observado en *D. aurantiaca*. Esta característica, podría estar influenciada por la región que contiene flores masculinas

estériles distintiva de todas las *Dieffenbachia* (Croat, 2004; Ortiz & Croat, 2017), dicha región coincide con la porción donde se estrecha la cámara floral, aislando completamente la región masculina e impidiendo que los cambios térmicos puedan alcanzar la región pistilada.

Este carácter podría evidenciar variaciones en los mecanismos desarrollados para interactuar con sus polinizadores con relación a cómo ocurre en otros grupos también polinizados por escarabajos. Por ejemplo, en especies del género *Philodendron* la termogénesis se presenta dentro de la cámara floral y participa activamente como recompensa para que los escarabajos se dirijan a la región pistilada (Ito & Seymour, 2005; Seymour, White, et al., 2009), sin embargo, dicha recompensa es ausente en *D. oerstedii*.

Igual que en otras aráceas, en *D. oerstedii* la termogénesis y la producción de fragancias florales parecen estar relacionadas debido a una aparente cercanía física y sincronía (Croat, 2004; Etl, 2013; Gibernau, 2015a Vogel, 1990). Aparentemente la función de la termogénesis en esta especie es potenciar la difusión de fragancias, al igual que se ha planteado para otras especies (Gibernau et al., 2004; Seymour et al., 2009; Seymour & Gibernau, 2008), aunque la limitante de esta hipótesis es que dificulta explicar los registros de incremento térmicos previo a la difusión de las fragancias. No obstante, es posible que la producción de fragancias inicie antes de lo perceptible al sentido humano, como lo menciona Vogel (1990). Para confirmar esta hipótesis haría falta evaluar la producción de fragancias durante diferentes momentos del día desde que se presenta la apertura de la espata hasta el inicio de la antesis femenina.

Osmóforos

Para determinar la presencia y características de los osmóforos se siguió la definición de Vogel (1990), según el cual, los osmóforos son órganos glandulares emisores de las fragancias florales. Dentro de la familia Araceae, estos se pueden presentar en la espata, en el espádice o en el apéndice, y son histológicamente distinguibles por presentar estructuras celulares que les permiten cumplir con dicha función (Gonçalves-Souza et al., 2017). En la Tabla 3 se presenta una síntesis de los caracteres diagnósticos observados en *D. oerstedii*.

Los análisis exploratorios con rojo neutro sugieren la presencia de osmóforos en las flores masculinas, en las flores estériles y en los estaminodios debido a la presencia de estomas

y células epiteliales glandulares, no obstante varió la ocurrencia de estas características entre las diferentes estructuras, por ejemplo, los estaminodios no presentaron células papiladas y para la detección de los estomas se requirió la examinación meticulosa de al menos tres inflorescencias debido a su reducida cantidad, mientras que las flores masculinas y estériles presentaron tanto células glandulares como estomas. Otros estudios indican que algunas especies podrían distinguirse únicamente por la presencia de estomas como en el caso de *Anthurium andreanum* (Sousa Paiva et al., 2021); en otras especies por las células papiladas, como en caso de *Homalomena cordata* (Houtt.) Schott en la cual también se observó en la superficie de las flores masculinas y los estaminodios (Eyde et al., 1967), y en otras la combinación tanto de células papiladas como de estomas (*Philodendron selloum* y *Philodendron adamantinum* (Gonçalves-Souza et al., 2017; Seymour, 2001). Es importante considerar que estas diferencias podrían deberse a la técnica y al tipo de corte histológico realizado en cada estudio.

En cuanto a las pruebas químicas, no se detectó la presencia de lípidos en ninguna de las muestras examinadas, esto probablemente se deba a que los lípidos no siempre se correlacionan con la producción de fragancias florales, según lo indica (Vogel, 1990). Sin embargo, en *Philodendron adamantum*, una especie con caracteres florales similares a *D. oerstedii*, fue posible determinar la presencia de lípidos y que estos tienden a ser consumidos con la producción de las fragancias florales (Gonçalves-Souza et al., 2017). En *D. oerstedii* las fragancias florales tienden a ser elaboradas en su totalidad previo a su difusión, por lo que probablemente en las muestras examinadas para el presente estudio ya se habían consumido los lípidos.

El almidón en la región medular también se ha observado en los peciolos de otra especie de *Dieffenbachia* (Arogundade & Adedeji, 2017), por lo que esta localización no indica la presencia de osmóforos para ninguna fase reproductiva. Por otro lado, la ausencia de almidón en las flores masculinas y la presencia en los estaminodios y en las estériles podría ayudar a localizar los osmóforos. Es decir, durante nuestro estudio no se detectó su presencia en las flores masculinas, pero sí en las flores estériles y en los estaminodios durante ambas fases evaluadas, esto podría ser debido a que pese a contener almidón, este no participa en la producción de fragancias en estas estructuras. Esto, al igual que la ausencia de termogénesis en estas estructuras, evidencia una vez más la estrecha relación que existe entre ambos fenómenos.

Tabla 3. Elementos diagnósticos para el reconocimiento de osmóforos en *D. oerstedii*.

	Estaminodios	Flores estériles	Flores masculinas
Estomas	Presente, pero muy escasos	Presentes	Presentes
Células glandulares	Ausentes	Presentes	Presentes
Almidón	No detectado	No detectado	Escaso durante post antesis
Lípidos*	No detectado	No detectado	No detectado

*La no detección de lípidos pudo deberse a su consumo durante la producción de fragancias

Análisis de fragancia floral y trampa química

El perfil químico de la fragancia floral de *D. oerstedii* dominante cis-jasmona y metil salicilato es similar a los aislados de las fragancias de *D. aurantiaca* Engl. (Etl, 2013; Etl et al., 2022). Diferentes especies del género *Xanthosoma* polinizadas también por escarabajos, también contienen cis-Jasmona, seguido del metil salicilato en sus fragancias (Milet-Pinheiro et al., 2017). Por otro lado, en *Philodendron selloum* K. Koch, también polinizada por escarabajos, domina el 4-metoxiestireno sobre el cis-jasmona (Schiestl & Dötterl, 2012). La detección de estos dos compuestos como dominantes es consistente con el síndrome de polinización que manifiesta tipo cantarofilia (Dötterl et al., 2012b; Etl et al., 2016; Schiestl & Dötterl, 2012)

La trampa química implementada en nuestro estudio fue efectiva para la atracción de escarabajos *C. amblyopsis* Bate (1888), lo cual apoya la hipótesis de su participación en la atracción de escarabajos polinizadores. La atracción de chinches y drosófilas probablemente se debió al contenido de cis-jasmona, compuesto que se ha visto relacionado con la atracción de insectos antagonistas, especialmente chinches del género *Nella* Schiestl, 2015.

Atracción visual

Los ensayos en los que se cubrió las inflorescencias con un cilindro y algunas observaciones personales de inflorescencias cubiertas con bolsas de tela sugieren que los estímulos visuales tienen poca participación sobre la atracción de los polinizadores de *C. amblyopsis*, sin embargo, esto no confirma su nula participación debido a que podría ocurrir que estos insectos sean capaces de detectar la superficie, cualquiera que fuera su color o forma, de la cual se emite la fragancia, como también se observó con los atrayentes químicos.

Por otro lado, la reflexión de luz ultravioleta (UV) a través de la secreción estigmática sugiere un nuevo mecanismo de atracción altamente especializado, previamente desconocido para esta familia (Zenchyzen et al., 2024). Durante el presente estudio se examinó, con la misma metodología, una inflorescencia de *Syngonium* sp. en periodo de anthesis, resultando no reflejar luz UV. Esta característica podría estar separando ecológicamente a las especies de este género de otros géneros también polinizados por escarabajos, y a diferencia de *Dieffenbachia*, presentan termogénesis dentro de la cámara floral como es el caso de especies de *Philodendron* (Gibernau et al., 1999) y las especies *Syngonium schottianum* Wendl. ex Schott y *Syngonium angustatum* (Chouteau et al., 2007).

Para comprender mejor este mecanismo de atracción se deben estudiar los compuestos que generan esta reflexión de la luz UV, probablemente relacionada con la presencia de flavonoides, previamente detectados en la aráceo *Amorphophallus* Blume ex Decne (Iwashina et al., 2023). Estos se caracterizan porque participan en la formación de colores en flores y filtrar la luz UV (Amallesh et al., 2011). Al ser el primer reporte de atracción mediante luz ultravioleta en Araceae, surgen nuevas incógnitas que serán abordadas en futuras investigaciones, tales como la implicación evolutiva.

Conclusión

El principal mecanismo de atracción en *D. oerstedii* es la difusión de fragancias florales dominantes como el metil salicilato y cis-Jasmona. Dichas esencias se producen en tejidos especializados llamados osmóforos. Los osmóforos en *D. oerstedii* se localizan en la superficie superior de las flores masculinas y se caracterizan por presentar estomas, células glandulares y por aparentemente emplear reservas de lípidos y almidón durante la producción de fragancias. Tanto los estaminodios como las flores estériles cuentan con caracteres que asemejan osmóforos, sin embargo, dichas estructuras aparentemente no son funcionales.

La termogénesis presentó un único pico durante la anthesis femenina, y su localización se restringió a la región masculina del espádice. Considerando la región del espádice donde ocurre y a su patrón usualmente coincidente con la producción de fragancias, nuestros resultados apoyan la hipótesis que correlaciona ambos fenómenos, de modo que la termogénesis es un mecanismo indirecto de atracción. Sin embargo, aún es difuso el mecanismo mediante el cual tanto la termogénesis como la atracción mediante fragancias se acoplan. Se presentan dos alternativas, la primera es la participación de la

termogénesis en la emisión de fragancias, sin embargo en algunas inflorescencias cuya emisión de fragancias persistió hasta la mañana del segundo día de antesis no presentaron termogénesis durante este tiempo, y en otra cuya termogénesis se registró durante la tarde del primer día de antesis no se le percibió fragancia; la segunda alternativa es su participación durante la producción de dichas fragancias debido a que explicaría los pequeños desfases entre ambos fenómenos y a su aparente relación con la actividad de los osmóforos.

Finalmente, los mecanismos de atracción visual parecen no tener efecto directo en la atracción hacia la inflorescencia, sin embargo, se reporta por primera vez para la familia Araceae una estrategia de atracción visual que consiste en la reflexión de luz ultravioleta a través de la secreción estigmática, esta luz es percibida por los escarabajos, los cuales asocian dicho estímulo con la recompensa alimenticia generada por los estaminodios ricos en proteína que rodean la fuente de luz UV.

Agradecimiento

Agradecemos por el apoyo económico al German Academic Exchange Service (DAAD), al sistema de estudios de posgrado de la Universidad de Costa Rica (SEP). A la administración de la escuela de biología de la Universidad de Costa Rica, a la red de áreas protegidas (RAP) por su apoyo logístico y préstamo de equipos. A Florian Etl por el suministro del equipo y análisis de la fragancia floral, a Junior Pastor Pérez Molina por su colaboración con el suministro de reactivos y procesamiento del material histológico, a José Martín Murillo por el préstamo de la luz ultravioleta y a Luis Sandoval por el préstamo de espectrofotómetro para confirmar la absorción de luz UV. Finalmente, agradecemos Marc Gibernau y Orlando Ortiz por recomendaciones realizadas durante diferentes etapas del estudio.

Referencias

- Adams, R. P., & Sparkman, O. D. (2007). Review of identification of essential oil components by gas chromatography/mass spectrometry. *Journal of the American Society for Mass Spectrometry*, 18(4), 803–806. <https://doi.org/10.1016/j.jasms.2007.01.001>
- Amallesh, S., Das, G., & Kumar Das, S. (2011). Roles of flavonoids in plants. *Int J Pharm Sci Tech*, 6(1), 12–35. <https://www.researchgate.net/publication/279499208>
- Angioy, A. M., Stensmyr, M. C., Urru, I., Puliafito, M., Collu, I., & Hansson, B. S. (2004). Function of the heater: the dead horse arum revisited. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271(3), S13-S15. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0111>

- Arcangeli, G. (1886). *Osservazione sull'impollinazione in alcune Aracee*. 29–56.
- Arogundade, O. O., & Adedeji, O. (2017). Comparative foliar and petiole anatomy of some members of the genus *Dieffenbachia* Schott in the family Araceae. *Notulae Scientiae Biologicae*, 9(1), 94–103. <https://doi.org/10.15835/nsb9110022>
- Barabé, D., & Gibernau, M. (2000). Étude comparative de la production de chaleur chez quelques Araceae. *Adansoni*, 22(2), 253–263. <https://www.researchgate.net/publication/258846420>
- Barabé, D., Gibernau, M., & Forest, F. (2002). Zonal thermogenetic dynamics of two species of *Philodendron* from two different subgenera (Araceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139 (1), 79–86. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8339.2002.00040.x>
- Barbosa, J. F., Paulino, J., Rodrigues, D., & Sakuragui, C. M. (2018). Floral structure of *Philodendron propinquum* (Araceae) and a comparative study of the *Philodendron* subgenera. *Flora*, 240(1), 1–6. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.12.007>
- Beath, D. N. (1999). Dynastine scarab beetle pollination in *Dieffenbachia longispatha* (Araceae) on Barro Colorado Island (Panama) compared with La Selva Biological Station (Costa Rica). *Aroideana*, 22 (1), 63–67. <http://www.aroidsociety.org/gallery/gibernau/aroideana/0220009.pdf>
- Bröderbauer, D., Ulrich, S., & Weber, A. (2014). Adaptations for insect-trapping in brood-site pollinated *Colocasia* (Araceae). *Plant Biology*, 16(3), 659–668. <https://doi.org/10.1111/plb.12081>
- Brundrett, M. C., Kendrick, B., & Peterson, C. A. (1991). Efficient lipid staining in plant material with sudan red 7b or fluoral yellow 088 in polyethylene glycol-glycerol. *Biotechnic and Histochemistry*, 66(3), 111–116. <https://doi.org/10.3109/10520299109110562>
- Chartier, M., Gibernau, M., & Renner, S. S. (2014). The evolution of pollinator-plant interaction types in the Araceae. *Evolution*, 68(5), 1533–1543. <https://doi.org/10.1111/evo.12318>
- Chittka, L., & Menzel, R. (1992). The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. *J Comp Physiol A*, 171, 171–181. <https://www.academia.edu/download/6775629/2.pdf>
- Chouteau, M., Barabé, D., & Gibernau, M. (2007). Thermogenesis in *Syngonium* (Araceae). *Canadian Journal of Botany*, 85(2), 184–190. <https://doi.org/10.1139/B07-004>
- Croat, T. B. (2004). Revision of “*Dieffenbachia*” (Araceae) of Mexico, Central America, and the West Indies. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 91(4), 668–772. <http://www.jstor.org/stable/3298554>
- Cuartas-Hernández, S., & Núñez-Farfán, J. (2006). The genetic structure of the tropical understory herb *Dieffenbachia seguine* L. before and after forest fragmentation. *Evolutionary Ecology Research* 8(1), 1061–1075

- Díaz Jiménez, P., Hentrich, H., Aguilar-Rodríguez, P. A., Krömer, T., Chartier, M., Macswiney, M., & Gibernau, M. (2019). A review on the pollination of aroids with bisexual flowers. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *104*(1) 83–104. <https://doi.org/10.3417/2018219>
- Díaz Jiménez, P., Hentrich, H., Dötterl, S., Krömer, T., MacSwiney G, M. C., & Aguilar-Rodríguez, P. A. (2021). Reproductive biology of two *Spathiphyllum* (Araceae) species in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Flora*, *285*: 151958. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2021.151958>
- Dodson, C. H. (1970). The role of chemical attractants in orchid pollination. In K. L. Chamber (Ed.), *Biochemical coevolution* (pp. 83–107). <https://cir.nii.ac.jp/crid/1571698599039533824>
- Dötterl, S., David, A., Boland, W., Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G. (2012). Evidence for behavioral attractiveness of methoxylated aromatics in a Dynastid scarab beetle-pollinated Araceae. *Journal of Chemical Ecology*, *38*(12), 1539–1543. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0210-y>
- Etl, F., Berger, A., Weber, A., Schönenberger, J., & Dötterl. (2016). Nocturnal plant bugs use cis-jasmone to locate inflorescences of an Araceae as feeding and mating site. *J Chem Ecol* *42*(1):300–304. <https://link.springer.com/article/10.1007/s10886-016-0688-9>
- Etl, F. (2013). *Reproduktionsökologie tropischer aronstabgewächse (Araceae) am beispiel von Dieffenbachia aurantiaca (Costa Rica) und Alocasia sarawakensis (Borneo)*. https://www.academia.edu/download/92595884/2013-10-11_0003423.pdf
- Etl, F., Francke, W., Schönenberger, J., & Dötterl, S. (2022). Chemical attraction of gall midge pollinators (Cecidomyiidae: Cecidomyiinae) to *Anthurium acutangulum* (Araceae). *Journal of Chemical Ecology*, *48*(3), 263–269. <https://doi.org/10.1007/s10886-022-01349-3>
- Eyde, R. H., Nicolson, D. H., & Sherwir, P. (1967). A survey of floral anatomy in Araceae. *American Journal of Botany*, *54*(4), 478–497. <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/j.1537-2197.1967.tb10669.x>
- Faegri, K., & Pijl, L. V. D. (1979). *The principles of pollination ecology*. (3rd ed.). <https://www.cabidigitallibrary.org/doi/full/10.5555/19790561579>
- Gibernau, M. (2015a). Floral Biology, Pollination Ecology & Genetics of *Dieffenbachia* (Araceae) - A Review. *Aroideana*, *38*, 19–28. <https://hal.science/hal-01206280/>
- Gibernau, M. (2015b). Pollination ecology of two *Dieffenbachia* in French Guiana. *Aroideana* *38* (2), 39–66. <https://www.aroidsociety.org/aroidiana/supplement/Aroideana38EN2.pdf#page=38>
- Gibernau, M. (2016). Pollinators and visitors of aroid inflorescences III. *Aroideana*, *39*(3), 4–22. <https://hal.science/hal-01439127/>
- Gibernau, M., Barabé, D., Cerdan, P., & Dejean, A. (1999). Beetle pollination of *Philodendron solimoesense* (Araceae) in French Guiana. *Int. J. Plant Sci*, *160*(6), 1135–1143. <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/314195>

- Gibernau, M., Gomes Gonçalves, E., Do Amaral Navarro, D. M., & Dália Maia, A. (2023). Chemical diversity of floral scents in 9 species of *Philodendron* (Araceae) from French Guiana. *Botany Letters*, 170(1), 53–64. <https://doi.org/10.1080/23818107.2022.2144445>
- Gibernau, M., Macquart, D., & Przetak, G. (2004). Pollination in the Genus *Arum* - a Review. *Aroideana*, 27, 148–165. <http://www.aroid.org/gallery/gibernau/aroideana/0270009.pdf>
- Gonçalves, E. (2002). *Sistemática e evolução da tribo Spathicarpeae (Araceae)*. Universidade de São Paulo. <https://repositorio.usp.br/item/001302321>
- Gonçalves, E., Campos, A., & Maia, D. (2006). New Evidence of Pollination in *Gearum brasiliense* (Araceae-Spathicarpeae). *Aroideana*, 29, 148–151. <http://www.aroid.org/gallery/gibernau/aroideana/0290012.pdf>
- Gonçalves-Souza, P., Schlindwein, C., Dötterl, S., & Paiva, E. A. S. (2017). Unveiling the osmophores of *Philodendron adamantinum* (Araceae) as a means to understanding interactions with pollinators. *Annals of Botany*, 119(4), 533–543. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw236>
- Hadacek, F., & Weber, M. (2002). Club-Shaped Organs as Additional Osmophores within the Sauromatum Inflorescence: Odour Analysis, Ultrastructural Changes and Pollination Aspects. *Plant Biolo*, 4(3), 267–383. DOI: 10.1055/s-2002-32335
- Hentrich, H., Kaiser, R., & Gottsberger, G. (2010). Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant Biology*, 12(4), 587–596. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2009.00256.x>
- Hernández-Ortiz, V., & Aguirre, A. (2015). A new species of the Neotropical genus *Beebeomyia* (Diptera: Richardiidae) with observations of its biology on *Dieffenbachia oerstedii* (Araceae). *Journal of Natural History*, 49(31–32), 1877–1889. <https://doi.org/10.1080/00222933.2015.1005712>
- Holdridge, L. R. (1987) *Ecología basada en zonas de vida*, Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura, San José, Costa Rica.
- Iwashina, T., Rahayu, S., Destri, Sugahara, K., Nakane, T., Mizuno, T., Tsutsumi, C., & Widyatmoko, D. (2023). Flavonoids from the leaves of *Amorphophallus asper* and *Amorphophallus paeoniifolius* (Araceae). *Phytochemistry Letters*, 53 (1), 132–136. <https://doi.org/10.1016/j.phytol.2022.12.011>
- Lewis, J. A., Moore, C. J., Fletcher, M. T., Drew, R. A., & Kitching~, W. (1988). Volatile compounds from the flowers of *Spathiphyllum cannaefolium*. *Phytochemistry*, 27(9), 2755–2757. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(88\)80656-3](https://doi.org/10.1016/0031-9422(88)80656-3)
- Maia, A. C. D., Dötterl, S., Gonçalves, E. G., Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G. (2022). Sympatric species of *Philodendron* (Araceae) share a common pollinator in the fragmented coastal Atlantic forest of Southeastern Brazil. *SSRN Electronic Journal*. <https://doi.org/10.2139/ssrn.4200026>

- Meeuse, B. J. D., & Raskin, I. (1988). Sexual plant sexual reproduction in the arum lily family, with emphasis on thermogenicity. *Sex Plant Reprod*, 1, 3–15. <https://link.springer.com/article/10.1007/bf00227016>
- Milet-Pinheiro, P., Gomes Gonçalves, E., do Amaral Ferraz Navarro, D. M., Nuñez-Avellaneda, L. A., & Maia, A. C. D. (2017). Floral scent chemistry and pollination in the Neotropical aroid genus *Xanthosoma* (Araceae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 231 (1), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.03.006>
- Murillo-Hiller, L. R., Segura-Bermúdez, O. A., Barquero, J. D., & Bolaños, F. (2019). The skipper butterflies (Lepidoptera: HesperIIDae) of the Reserva Ecológica Leonelo Oviedo, San José, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 67(2), S228–S248. <https://doi.org/10.15517/rbt.v67i2supl.37236>
- Ortiz O, & Croat. (2021). *Dieffenbachia batistae* and *D. mortoniana* (Araceae, Aroideae, Spathicarpeae), new species from Panama. *Ann. Bot. Fennici* 58(1), 95–99. <https://doi.org/10.5735/085.058.0115> <https://doi.org/10.5735/085.058.0115>
- Ortiz, O. O., & Croat, T. B. (2017). A new species of *Dieffenbachia* (Araceae) from Limón Province, Costa Rica. *Webbia*, 72(2), 149–153. <https://doi.org/10.1080/00837792.2017.1330008>
- Pereira, J., Schindwein, C., Antonini, Y., Maia, A. C. D., Dötterl, S., Martins, C., Navarro, D. F. & Oliveira, R. (2014). *Philodendron adamantinum* (Araceae) lures its single cyclocephaline scarab pollinator with specific dominant floral scent volatiles. *Biological Journal of the Linnean Society* 111(3), 679–691. <https://doi.org/10.1111/bij.12232>
- Prieto, D., & Cascante-Marín, A. (2017). Pollination by nitidulid beetles in the hemiepiphytic aroid *Monstera lentii* (Araceae: Monsteroideae). *Flora*, 231(1), 57–64. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.04.010>
- Quesada, M., Rosas, F., López, M., Mikel, A., Aguilar, R., Ashworth, L., Guerrero, R., & Sánchez Montoya, G. (2012). Ecología y conservación biológica de sistemas de polinización de plantas tropicales. In D. E. Val & K. Boege (Eds.), *Ecología y evolución las interacciones bióticas* (pp. 76–101).
- Raguso, R. A., & Gottsberger, G. (2017). An ode to osmophores: Stefan Vogel's seminal contributions to the study of scent. *Flora*, 232, 150–152. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.02.014>
- Ratcliffe, B. C. (2003). *The Dynastine scarab beetles of Costa Rica and Panama (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae)*. <http://digitalcommons.unl.edu/museumbulletinhttp://digitalcommons.unl.edu/museumbulletin/1>
- Schiestl, F. P. (2015). Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. *New Phytologist*, 206(2), 571–577. <https://doi.org/10.1111/nph.13243>
- Schiestl, F. P., & Dötterl, S. (2012). The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: Coevolution or pre-existing bias? *Evolution*, 66(7), 2042–2055. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01593.x>

- Schiestl, F. P. (2010). The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters*, 13:643-656. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01451.x
- Seymour, R. S. (2001). Diffusion pathway for oxygen into highly thermogenic florets of the arum lily *Philodendron selloum*. *Journal of Experimental Botany*, 52(360), 1465–1472.
- Seymour, R. S., & Gibernau, M. (2008). Respiration of thermogenic inflorescences of *Philodendron melinonii*: Natural pattern and responses to experimental temperatures. *Journal of Experimental Botany*, 59(6), 1353–1362. <https://doi.org/10.1093/jxb/ern042>
- Seymour, R. S., Gibernau, M., & Pirintsos, S. A. (2009). Thermogenesis of three species of arum from crete. *Plant, Cell and Environment*, 32(10), 1467–1476. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.02015.x>
- Sinchaisri, P., & Areekul, S. (1985). Natural attractants in *Colocasia esculenta* blossom for the Oriental fruit fly, *Dacus dorsalis* Hendel. *Thai Agricultural Research Journal*, 3 (1), 182–190.
- Skubatz, H., Kunkel, D. D., Howald, W. N., Trenkle, R., & Mookherjee, B. (1996). The *Sauromatum guttatum* appendix as an osmophore: Excretory pathways, composition of volatiles and attractiveness to insects. *New Phytologist*, 134(4), 631–640. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04928.x>
- Sousa Paiva, É. A., Ballego-Campos, I., & Gibernau, M. (2021). True nectar or stigmatic secretion? Structural evidence elucidates an old controversy regarding nectaries in *Anthurium*. *American Journal of Botany*, 108(1), 37–50. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1595>
- Suetsugu, K. (2022). *Arisaema*: Pollination by lethal attraction. *Plants People Planet*, 4(3), 196–200. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10261>
- Tan, K. H., & Nishida, R. (2012). Methyl eugenol: Its occurrence, distribution, and role in nature, especially in relation to insect behavior and pollination. *Tan and Nishida Journal of Insect Science | www.Insectscience.Org*, 12(56), 1–74. <http://jinsectscience.oxfordjournals.org/>
- Valerio, C. E. (1983). Fenología y eficiencia reproductiva de *Dieffenbachia oerstedii* Schott (Monocotyledonae : Araceae) en Costa Rica. *Revista De Biología Tropical*, 31(2), 263–267. <https://doi.org/10.15517/rbt.v31i2.24996>
- Vogel, S. (1990). *The role of scent glands in pollination*.
- Yadav S. R. (1988). *Adaptive significance of phenology and spadix architecture*.
- Yeung, E. C. T., Stasolla, C., Sumner, M. J., & Huang, B. Q. (2015). *Plant microtechniques and protocols*. *Plant Microtechniques and Protocols*. Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-19944-3>
- Young, H. J. (1986). Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany*, 73(6), 931–944. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1986.tb12133.x>

Zenchyzen, B., Acorn, J. H., Merkosky, K. & Hall, J. C. (2024). Shining a light on UV-fluorescent floral nectar after 50 years. *Scientific Reports* 14(1),11992. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-62626-7>