



## EL ROL DE LOS COMPUESTOS ORGÁNICOS VOLÁTILES FLORALES EN LAS INTERACCIONES PLANTA-INSECTO

*Mariela Baldelomar<sup>1\*</sup>, Matheus Lacerda Viana<sup>2</sup> & Francismeire Jane Telles<sup>3</sup>*

<sup>1</sup> Universidad de Talca, Instituto de Ciencias Biológicas, Centro de Ecología Molecular y Funcional, Av. Lircay, s/n, Campus Lircay, CP 824000, Talca, Chile.

<sup>2</sup> Universidade Federal de Uberlândia, Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Campus Umuarama, Bloco 2D, CEP 38405-320, Uberlândia, MG, Brasil.

<sup>3</sup> Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Campus Umuarama, Bloco 2D, sala 26, CEP 38400-902, Uberlândia, MG, Brasil.

E-mails: mariela.baldelomar.r@gmail.com (\*autor correspondiente); lacerdamv@live.com; meirecuesta@gmail.com

---

**Resumen:** Los compuestos orgánicos volátiles (COVs) producidos por plantas son productos secundarios de su metabolismo y están involucrados en una gran variedad de funciones ecológicas. Cuando presentes en las flores, los perfiles de los COVs no sólo están asociados con mutualismos, como la polinización, sino también con procesos antagónicos, como la herbivoría o las señales deshonestas. Su presencia, perfiles y concentraciones en las flores están bajo selección mediada por el compromiso entre supervivencia y reproducción de las plantas, es decir por las interacciones antagonistas y mutualistas mediadas por los COVs. En las interacciones mutualistas, los COVs pueden actuar sinérgicamente con señales visuales asegurando la atención de los polinizadores durante períodos más largos y/o a mayores distancias. A pesar del papel fundamental de las fragancias florales en la biología reproductiva, se han realizado pocos estudios que aborden la evolución de este rasgo floral. Esta revisión destaca la importancia de los volátiles florales en las interacciones ecológicas, principalmente en las interacciones planta-insecto.

**Palabras-clave:** COVs florales; herbívoros; polinizadores; señal deshonestas; señal honesta.

**THE ROLE OF FLORAL VOLATILE ORGANIC COMPOUNDS IN PLANT-INSECT INTERACTIONS.** Volatile Organic Compounds (VOCs) produced by plants are secondary products of their metabolism and are related to a wide range of ecological functions. When present in flowers, VOCs profiles are not only associated with mutualisms such as pollination, but also to antagonistic processes such as herbivory or dishonest signaling. Their presence, profiles and concentrations in flowers are under selection mediated by the trade-off between survivorship and reproduction of plants, i.e. antagonist and mutualist interactions mediated by VOCs. In the mutualistic interactions, VOCs can act synergistically with visual signals ensuring the attention of pollinators for longer periods and/or distances. Despite the fundamental role of floral scents on the reproductive biology, few studies addressing the evolution of this floral trait have been reported. This review highlights the importance of floral volatiles on ecological interactions, mainly on plant-insect interactions.

**Keywords:** dishonest signal; floral VOCs; herbivores; honest signal; pollinators

---

## INTRODUCCIÓN

Además de la producción de metabolitos primarios involucrados directamente en el crecimiento y desarrollo, las plantas también producen metabolitos secundarios relacionados con la interacción con el ambiente (Taiz *et al.* 2017). Entre estos metabolitos secundarios, los compuestos orgánicos volátiles (COVs) desempeñan un papel dominante (Vivaldo *et al.* 2017). Todas las plantas presentan la capacidad de emitir COVs y el contenido y la composición de estas moléculas muestran variación genotípica y plasticidad fenotípica (Maffei 2010). Los COVs están involucrados en una amplia clase de funciones ecológicas, como consecuencia de las interacciones de las plantas con factores bióticos y abióticos, actuando como señales en la comunicación planta-planta, planta-ambiente y planta-animal (Holopainen & Gershenzon 2010, Vivaldo *et al.* 2017). Algunos ejemplos pueden ser: aumento de la tolerancia de las plantas a los estresores ambientales (*e.g.*, isopreno), disuasión de organismos perjudiciales (*e.g.*, herbívoros), atracción de organismos beneficiosos (predadores de herbívoros y polinizadores) (Pichersky & Gershenzon 2002, Filella *et al.* 2011, Patiny 2012), comunicación inter e intraespecífica (Heil & Karban 2010, Brito *et al.* 2014), protección contra patógenos (Friedman *et al.* 2002) y comunicación entre diferentes células de la misma planta (Frost *et al.* 2007). A pesar de la amplia variedad de funciones ecológicas de los COVs, la mayoría de ellas todavía no se entiende a cabalidad, como por ejemplo, la relación entre volátiles florales específicos e insectos polinizadores en diferentes comunidades y ambientes (Vazquez *et al.* 2009, Farré-Armengol *et al.* 2013).

Las flores emiten volátiles que contienen desde unos pocos hasta más de cien compuestos diferentes, presentes en cantidades variables. La abundancia y diversidad de estos compuestos hacen de los volátiles florales uno de los atributos más variables del fenotipo de la planta (Burkle & Runyon 2017). Algunos de estos compuestos están casi siempre presentes en ciertas fragancias florales, mientras otros sólo se encuentran en determinadas especies, presentando diferentes efectos sobre las interacciones planta-insecto (Dobson 2006, Dudareva *et al.* 2006, Knudsen *et al.*

2006). Además, se ha demostrado que los COVs tienen efectos más directos y relevantes para algunas especies de visitantes florales y son preferidos cuando actúan en conjunto con otras señales, como las visuales, aumentando la atención de los polinizadores durante largos períodos, debido a la formación de una memoria olfativa a largo plazo, un rasgo importante que podría proporcionar una ventaja competitiva a la emisión de volátiles por plantas (Dobson 1994, Wright & Schiestl 2009, Goyret & Yuan 2015). En algunos casos, los propios COVs actúan tanto como atractivo como recompensa, como es el caso de terpenos, aminoides y compuestos aromáticos que funcionan como atractivos y recompensas para algunos polinizadores, tales como las abejas machos de *Euglossini* (Armbruster & Webster 1979, Dafni 1992), que colectan estos volátiles para luego usarlos como precursores de feromonas de atracción sexual.

Quizás por su fácil caracterización y percepción, las señales visuales han sido uno de los temas más estudiados en la relación planta-polinizador, pero la fragancia también ha demostrado desempeñar un papel relevante (Raguso & Willis 2002, Balkenius *et al.* 2009, Raguso & Weiss 2015). Las últimas décadas han puesto de manifiesto muchos aspectos y funciones diferentes de los COVs en las interacciones flor-visitantes (Knudsen & Gershenzon 2006, Wright & Schiestl 2009, Schiestl & Johnson 2013). En esta revisión, intentamos proporcionar un marco teórico sucinto para el entendimiento de la importancia de los volátiles florales en las interacciones con los insectos visitantes florales, destacando su función en la atracción y manutención de los visitantes, y su efecto como producto de los antagonismos.

## MATERIAL Y MÉTODOS

Los artículos incorporados en esta revisión fueron obtenidos a través de una búsqueda *online* de material bibliográfico, incluyendo además de artículos, libros. Los buscadores que hemos utilizado han sido el Web of Science (WoS) (<http://apps.webofknowledge.com>) y Scopus (<http://www.scopus.com/home.uri>), seleccionando entre los años 1990 y 2017. Las palabras-clave

usadas (en inglés) para la búsqueda fueron: “Floral volatiles”, “Plant-pollinator interactions”, “Pollination”, “Floral odour - odor”, “Floral scent”, “Floral volatile organic compounds”, y todas las posibles combinaciones entre ellas.

## PRODUCCIÓN Y EMISIÓN DE COVS POR PLANTAS

Las plantas producen metabolitos secundarios en diferentes órganos, tales como raíces, tallos, hojas, frutos, semillas y especialmente flores (Knudsen *et al.* 2006, Yue *et al.* 2015). Entre estos, las flores son los principales órganos de la planta que emiten COVs, emisión que se realiza en varios estadios del desarrollo floral. Generalmente, el nivel de emisión incrementa acompañando la receptividad de la flor, o también cuando esta se encuentra bajo estrés biótico, consecuentemente disminuyendo en estadios de senescencia (Ramya *et al.* 2017). La emisión de los COVs florales se da a través de glándulas específicas llamadas osmóforos, que se pueden encontrar en distintas partes de la flor, tales como pétalos, brácteas, pedúnculo, estambres, pistilo y/o sépalos (Effmert *et al.* 2006). Estas fragancias florales son mezclas de numerosos compuestos volátiles, producidos a través de procesos anabólicos y catabólicos (Raguso 2001). La mayor parte de los COVs pueden ser clasificados en siete grandes grupos, de acuerdo con su origen biosintético: alifáticos, bencenoides y fenilpropanoides, compuestos de cadena ramificada C5, terpenos, compuestos nitrogenados, azufrados y compuestos cíclicos misceláneos (Knudsen *et al.* 2006). Parte de su diversidad se da por derivaciones enzimáticas específicas que incrementan la volatilidad de los compuestos en el paso final de su formación (Raguso 2001).

Los terpenoides son la clase más amplia de volátiles florales y se sintetizan a partir de dos vías independientes, la vía del ácido mevalónico (MVA) y la vía del metileritritol fosfato (MEP), la primera llevándose a cabo en los plástidos y la segunda en el citosol, retículo endoplasmático y peroxisomas. Los fenilpropanoides y los bencenoides representan la segunda clase más variada de COVs vegetales, y se sintetizan a través de las vías biosintéticas shiquimato/fenilalanina (Muhle-

mann *et al.* 2014). Los volátiles florales se emiten y se dispersan como una pluma de moléculas cuya forma y extensión depende de muchas variables físicas, tales como la temperatura, la humedad y el viento. Además, la cantidad de volátiles y la intensidad de la fragancia puede variar durante el ciclo de vida de la planta, e incluso durante el transcurso del día o de la noche (Yan *et al.* 2016). La emisión de volátiles florales como señalizador de recompensa debe promover una mayor adecuación biológica para las plantas, puesto que además de ser metabólicamente costosa su producción, puede atraer visitantes no deseados (Wright & Schiestl 2009).

## VARIACIONES DE COVS CON RELACIÓN A DIFERENTES TAXONES DE VISITANTES FLORALES

Aunque las plantas compartan algunos volátiles florales, suelen mantener mezclas especie-específicas, y la cantidad e identidad de estos compuestos varía de acuerdo al tipo de interacción que mantienen con los visitantes florales (Raguso 2001). Por ejemplo, las plantas polinizadas por insectos presentan volátiles dominados por compuestos alifáticos, no cetónicos y terpenoides, mientras que las cetonas alifáticas se presentan en plantas polinizadas por algunos mamíferos no voladores (Johnson *et al.* 2011); en tanto que las flores polinizadas por murciélagos liberan sustancias volátiles que contienen azufre (Dobson 2006, Dudareva *et al.* 2013). Dentro de cada grupo, también hay diferencias en el bouquet de olor, *e.g.*, el óxido de carvona es único en las flores polinizadas por las abejas euglosina macho (Raguso 2001) y flores polinizadas por polillas y moscas emiten principalmente bencenoides y compuestos nitrogenados (Dobson 2006). Además, las flores polinizadas por insectos emiten una mayor diversidad y cantidad de COVs en comparación con las flores polinizadas por el viento (Dobson & Bergström 2000). Estas últimas, no tienen un fenotipo para atraer insectos, y cuando presentes, los COVs tienen más bien compuestos químicos de defensa contra herbívoros en lugar de compuestos de atracción (Dobson & Bergström 2000). Además, la cantidad de volátiles también

puede cambiar dentro de los individuos de una especie si la identidad del polinizador cambia (Amrad *et al.* 2016). Por ejemplo, plantas de *Brassica rapa* L. (Brassicaceae) son capaces de duplicar su emisión de volátiles en respuesta al tipo de visitante, aumentando la emisión cuando son polinizadas solamente por abejorros en lugar de por varios polinizadores (Gervasi & Schiestl 2017).

Las mezclas de volátiles también pueden cumplir múltiples funciones durante las visitas florales (Raguso 2001). Se ha propuesto la existencia de una división de trabajo entre los volátiles florales, lo que significa que cada compuesto químico puede desempeñar un papel específico en la mediación de los comportamientos de los polinizadores. En un estudio con *Ficus curtipes* Corner (Moraceae) y su polinizador *Eupristina* (Agaonidae), se encontró que uno de los COVs emitidos actuaba como atrayente a larga distancia, y otro como un estimulante del ingreso del polinizador al higo (Gu *et al.* 2016). Esta división de trabajo explicaría la presencia de mezclas de un mayor número de compuestos químicos volátiles en lugar de mezclas con pocos compuestos. Sin embargo, esta variedad de volátiles florales puede servir no sólo para la polinización, sino también para la protección. En la planta autógama *Arabidopsis* sp. (Brassicaceae), los volátiles florales emitidos protegen los órganos reproductivos y las células de la línea germinal de patógenos del daño oxidativo causado por el ozono, además de atraer polinizadores (Chen *et al.* 2003).

### **VOLÁTILES FLORALES EN EL CONTEXTO DE LAS INTERACCIONES MUTUALISTAS Y ANTAGONISTAS ENTRE PLANTAS E INSECTOS**

Los COVs evolucionaron bajo una selección conflictiva entre reproducción y supervivencia para las plantas, y dependiendo de la abundancia de mutualistas y antagonistas, el resultado neto actual de sus emisiones puede diferir (Schiestl 2015). La mayoría de los volátiles identificados en la defensa contra insectos herbívoros también han sido identificados en fragancias florales. En muchos casos, el origen de estos compuestos es

difícil de determinar, pero si son exclusivos de las partes florales, su función puede ser diferente de aquellos presentes en las partes vegetativas. Es así como compuestos volátiles comunes a los tejidos vegetativos y florales pueden tener una doble función: defensa contra herbívoros y atracción de polinizadores (Knudsen & Gershenzon 2006). Las inflorescencias de *Chamaerops humilis* L. (Arecaceae) producen pequeñas cantidades de compuestos volátiles, pero estos no son capaces de atraer al gorgojo polinizador específico (*Derelomus chamaeropsis* F., Curculionidae). Las flores en esta especie proporcionan a sus polinizadores alimentos y sitios para la puesta de huevos y el desarrollo de las larvas, pero no los señalizan con fragancias florales o pétalos visualmente atraíbles. La atracción del polinizador a larga distancia se logra mediante las fragancias más concentradas producidas por estructuras especiales ubicadas en la hoja y que no ofrecen ningún tipo de recompensa (Dufaÿ *et al.* 2003). Los autores sugieren que el proceso puede representar una exaptación (rasgo preexistente que adquirió nuevas funciones) en la especie (Dufaÿ *et al.* 2003). Los principales componentes de la fragancia de la hoja (monoterpenos y sesquiterpenos) son compuestos comunes de volátiles florales (Knudsen & Gershenzon, 2006). Este es un ejemplo de cómo las plantas pueden biosintetizar un amplio espectro de COVs y modificar su patrón en el caso de que sus interacciones se modifiquen, en lugar de sintetizar nuevos compuestos que pueden implicar cambios importantes en las vías biosintéticas (Dudareva *et al.* 2006).

El fenómeno de la protección de hormigas en *Acacia* sp. (Fabaceae) ha sido foco de muchos estudios. En este sistema, las hormigas confieren defensa biótica contra herbívoros. Además, como suele ocurrir en muchas defensas mutualistas, los intereses de la planta y su defensor entran en conflicto, en este caso con respecto a los polinizadores. Para lidiar con el conflicto, las flores jóvenes producen compuestos volátiles disuasivos para las hormigas en la etapa crucial de la dehiscencia, permitiendo que las abejas y otros polinizadores visiten las flores (Willmer & Stone 1997). Las hormigas patrullan los brotes jóvenes y también regresan a las flores después de la dehiscencia, protegiendo los óvulos fertilizados. El resultado es un conjunto de semillas directamente

mejorado en presencia de hormigas (en lugar de una asignación indirecta de recursos reproductivos adicionales debido a la disminución de la defoliación) (Willmer *et al.* 2009).

Algunos casos conocidos de interacciones mutualistas basadas en la fragancia son los que implican relaciones de las flores con sus polinizadores (Tabla 1). Uno de estos sistemas es el mutualismo del sitio de cría, en el cual las plantas sirven de refugio y alimento para la prole de sus polinizadores. En el mutualismo entre distintas especies de higo del género *Ficus* y sus polinizadores agaónidos, se produce una fragancia particular que atrae únicamente al polinizador específico de cada especie de higo (Knudsen & Gershenson 2006). Los polinizadores se reproducen dentro de la inflorescencia y las hembras ponen sus huevos en los ovarios de las flores pistiladas. Esto es posible ya que los polinizadores pueden distinguir entre complejos bouquets de

volátiles y, además, las plantas están sincronizadas con sus polinizadores, es decir, las emisiones máximas de volátiles florales coinciden con el horario pico de visita de sus polinizadores (Chen *et al.* 2009). Otro caso es el sistema de polinización en criadero que involucra un mutualismo obligatorio, como se observa en *Yucca* sp. (Asparagaceae), que libera un olor intenso por la noche cuando las polillas de la yuca están activas (*Tegeticula* sp. y *Parategeticula* sp., Prodoxidae), atrayéndolas y asegurando la polinización. Estas plantas de *Yucca* sp. dependen exclusivamente de las polillas adultas para su polinización y las larvas de la polilla dependen del desarrollo de semillas para obtener el alimento necesario para completar su desarrollo (Dobson 2006).

Las plantas exhiben también interacciones antagonistas, como la herbivoría, que pueden ser contrarrestadas con cambios en el bouquet de volátiles que incluyan la emisión de COVs florales

**Tabla 1.** Ejemplo de relaciones ecológicas mediadas por volátiles florales entre plantas e insectos.

**Table 1.** Examples of ecological relationships mediated by floral volatiles between plants and insects

Tipo de señal	Concepto	Referencias
<i>Señal honesta</i>		
Sitio de cría	Volátiles indican lugares apropiados para oviposición	(Pellmyr 2003)
Alimento	Volátiles funcionan como una señal de la presencia de néctar, polen u otra recompensa floral	(Dobson & Bergström 2000) (Raguso 2004) (Wright & Schiestl 2009) (Knauer & Schiestl 2015)
Reproducción	Volátiles son usados como precursores de atractivos sexuales	(Dafni 1992) (Armbruster & Webster 1979)
<i>Señal deshonesta</i>		
Sitio de cría	Volátiles imitan señales de sitios adecuados para oviposición (carcasas o productos animales en descomposición)	(Patt <i>et al.</i> , 1995) (Jürgens <i>et al.</i> 2006) (Urru <i>et al.</i> 2011) (Moré <i>et al.</i> 2013) (Li <i>et al.</i> 2006)
Alimento	Volátiles imitan las señales de fuentes de alimento (recompensas florales, presas)	(Salzmann <i>et al.</i> 2007) (Heiduk <i>et al.</i> 2016) (Stokl <i>et al.</i> 2011)
Reproducción	Volátiles imitan las feromonas de insectos hembra para la atracción de machos	(Schiestl <i>et al.</i> 2000) (Schiestl <i>et al.</i> 2003) (Mant <i>et al.</i> 2005)
<i>Disuasiva</i>		
Directa	Emisión de volátiles repelentes o tóxicos después de la herbivoría	(Zangerl & Berenbaum 2009)
	Reducción de la emisión de volátiles atractivos a herbívoros	(Kessler <i>et al.</i> 2010)
Indirecta	Emisión de volátiles que atraen predadores y/o parasitoides de herbívoros	(Patiny 2012)

disuasivos (Tabla 1). Sin embargo, debido a que esto interfiere en el proceso de atracción de mutualistas, los volátiles florales disuasivos se emiten y/o incrementan en niveles elevados de herbivoría, tanto en los casos de folivoría como florivoría (Farré-Armengol *et al.* 2015). Cabe destacar que las relaciones antagonistas aquí consideradas se refieren a aquellas realizadas por herbívoros que no participan en la polinización de las flores, o por flores que tienen señales deshonestas de atracción, ya que en ambos casos uno de los interactuantes resulta perjudicado.

Muchos compuestos volátiles florales también pueden actuar en interacciones mutualistas y antagonistas al mismo tiempo. Al producir un compuesto volátil, las plantas sufren un "dilema de señalización" sobre cómo atraer a los polinizadores y, a la vez, disuadir a los visitantes antagónicos (Schiestl & Johnson 2013). Una posible solución al dilema de la señalización es la producción de compuestos volátiles específicos que atraen a los polinizadores, además de otros que disuaden a los antagonistas (Junker & Blüthgen 2010). Dicha división funcional entre los volátiles puede explicar la evolución de las fragancias florales químicamente complejas (Schiestl & Johnson 2013). Además, las plantas pueden reducir la emisión de los volátiles que atraen a los antagonistas (visitantes no polinizadores y herbívoros), perdiendo en parte la atracción de sus polinizadores, pero garantizando su supervivencia y su posible adaptación. La interacción de COVs con visitantes florales mutualistas y antagonistas puede ser compleja. Por ejemplo, el benzoato de metilo emitido por flores de *Petunia* (Solanaceae) (Kessler *et al.* 2013), o los compuestos aromáticos emitidos por *Cirsium arvense* (L.) (Asteraceae) (Theis 2006), atraen tanto a mutualistas como a antagonistas, mostrando efectos positivos en la adecuación biológica atrayendo polinizadores, y efectos negativos atrayendo también a herbívoros. Un interesante ejemplo lo constituyen las flores de *Nicotiana attenuata* Steud. (Solanaceae), cuyo herbívoro y polinizador *Manduca sexta* (L.) (Sphingidae) es atraído por las emisiones nocturnas de bencil acetona. En poblaciones de *N. attenuata*, bajo una fuerte herbivoría las plantas reducen sus emisiones de bencil acetona y cambian su anthesis nocturna a una diurna y así

son visibles a polinizadores alternativos diurnos como picaflores (Kessler *et al.* 2010). Otra forma de interacción es el incremento de la producción de compuestos que en concentraciones relevantes actúen como repelentes tóxicos, como el butirato de octilo, que en bajas concentraciones o en conjunto con otros compuestos es atractivo para insectos, pero en concentraciones elevadas en *Pastinaca sativa* L. (Apiaceae), actúa en la disuasión del florívoro *Depressaria pastinacella* (Duponche) (Depressariidae) (Zangerl & Berenbaum 2009).

Los volátiles florales pueden tener un efecto directo contra los antagonistas por una función disuasiva de sus compuestos, como se ha mencionado anteriormente, pero también pueden tener un efecto indirecto contra antagonistas cuando estos volátiles atraen a los enemigos de los herbívoros, jugando así un papel en las interacciones multitróficas. Los volátiles inducidos se producen cuando la planta está bajo ataque de insectos herbívoros, como predadores y parasitoides de herbívoros (Price 2011). Un ejemplo de esto son las emisiones de volátiles florales de *Ceratonia siliqua* L. (Fabaceae) que atrae especies de moscas que ovipositan en la planta y sus larvas carnívoras se alimentan de los áfidos herbívoros (Patinay 2012).

## VOLÁTILES COMO SEÑALES HONESTAS Y DESHONESTAS

Los polinizadores pueden asociar la información floral con la recompensa que ofrece la planta, y sus capacidades sensoriales y cognitivas les permiten continuar visitando las flores tras el reconocimiento de una recompensa adecuada, caracterizando una relación honesta de señal-recompensa. Las plantas han desarrollado señales visuales y químicas (entre otras) que les permiten diferenciarse de las congéneres, atrayendo y manteniendo a sus polinizadores aun en la presencia de individuos de otras especies (Chittka & Raine 2006). Sin embargo, la fragancia floral también puede ser utilizada como atrayente deshonesto para los polinizadores (Bohman *et al.* 2014), en lugar de las señales honestas asociadas a alguna recompensa como néctar, polen o aceites (Raguso 2004). En este caso, los compuestos

químicos emitidos por las flores no están directamente relacionados con la presencia de una recompensa, correspondiendo entonces a señales deshonestas (Wright & Schiestl 2009).

Un ejemplo de señalización deshonestas se encuentra en los compuestos volátiles metoxilados que han sido identificados como componentes de feromonas sexuales o de agregación en escarabajos. Estos mismos compuestos se encuentran en los volátiles florales de aráceas polinizadas por escarabajos. Debido a que la función de los compuestos volátiles metoxilados como feromonas es evolutivamente más antigua que su función como atrayente floral, este puede ser considerado un caso claro de sesgo preexistente (Schiestl & Dötterl 2012). Esta atracción deshonestas también puede presentarse sólo en un tipo floral en especies unisexuadas, *e.g.* las flores femeninas de la palma de aceite *Elaeis guineensis* Jacq. (Arecaceae) no poseen recompensa, pero emiten un olor anisado que atrae a sus polinizadores coleópteros, consiguiendo que el polen adherido previamente durante la visita a las flores masculinas con señales honestas sea transportado, logrando una polinización exitosa (Proctor *et al.* 1996).

Aun en el proceso de señalización deshonestas, se ha observado alteración de los volátiles florales previamente usados como atractivos, para que actúen como repelentes a los polinizadores, una vez que éstos han cumplido su rol. La orquídea *Ophrys sphegodes* Mill. (Orchidaceae) emite volátiles florales antes de la polinización que mimetizan a los de una hembra receptiva de la abeja *Andrena nigroaenea* (Kirby) (Apidae) y después de la polinización emite volátiles que imitan a los de hembras no receptoras, repeliendo a los polinizadores y guiándolos hacia flores aún no polinizadas (Schiestl & Ayasse 2000). El engaño por volátiles florales también atrae polinizadores que buscan un lugar apropiado para poner sus huevos (sitio de cría). Tal es el caso de algunas especies de la familia Asclepiadaceae y Araceae, cuya fragancia floral se asemeja al olor de la materia orgánica en descomposición que atrae principalmente a dípteros y coleópteros asociados con sapromiofilia (Proctor *et al.* 1996).

Otra forma de engaño involucra a fragancias florales que mimetizan fuentes de alimento, como, por ejemplo, compuestos provenientes de anima-

les que hayan sufrido depredación. Un ejemplo de esto se observa en los volátiles florales de *Ceropegia sandersonii* Decne. ex Hook.f. (Apocynaceae) que presenta compuestos similares a los secretados por abejas bajo ataque. Estos volátiles atraen a polinizadores cleptoparasíticos que se alimentan de estas abejas, asegurando la visita de los polinizadores (Heiduk *et al.* 2016). Un caso similar es el de la orquídea *Epipactis veratrifolia* Boiss. & Hohen. (Orchidaceae) que emite volátiles que imitan feromonas de alarma de áfidos, atrayendo así a sírfidos que se alimentan de estos áfidos (*Megoura viciae* Buckton, Aphididae) y que actúan como su polinizador (Stokl *et al.* 2011).

## EVOLUCIÓN DE LA SEÑALIZACIÓN COVS

La selección favorece las señales florales que explotan las preferencias y las capacidades de percepción de los polinizadores localmente abundantes y/o efectivos (Schiestl & Johnson 2013). Considerando que la mayoría de las angiospermas dependen de los polinizadores para la reproducción, podemos concluir que las preferencias sensoriales de los insectos pueden seleccionar señales florales específicas, facilitando así el proceso de diversificación (Galen 1985, Campbell *et al.* 1997, Gomez *et al.* 2008, Ollerton *et al.* 2011, Schiestl & Johnson 2013). Por lo tanto, los cambios en las comunidades polinizadoras pueden influir en la evolución de los rasgos florales y del sistema reproductivo de las especies vegetales (Gervasi & Schiestl 2017).

Además de los polinizadores, los antagonistas de las plantas también pueden influir en la evolución de las señales florales, ya sea a través de efectos directos en la aptitud mediante la destrucción de las flores, o indirectamente a través de compensaciones de asignación entre la defensa (supervivencia) y la reproducción (Schiestl & Johnson 2013). Es también probable entonces que los volátiles emitidos por las estructuras reproductivas de las plantas hayan evolucionado como rasgos principalmente defensivos en los antepasados de las plantas con flores (Schiestl 2010). Así, los sistemas de polinización en las primeras angiospermas se habrían basado en la tolerancia de los insectos a los volátiles florales repelentes y al acoplamiento entre los ciclos

reproductivos de insectos y plantas, cuyos volátiles florales sirvieron como señales asociadas a sitios de apareamiento y alimento. Las observaciones que apoyan esta hipótesis son: (1) los volátiles florales están presentes en la mayoría de las angiospermas basales existentes y en algunas gimnospermas; (2) la similitud entre volátiles florales y compuestos químicos que repelen herbívoros, (3) grupos de insectos polinizadores antiguos con fitofagia como condición ancestral; y (4) el alto porcentaje de flores que actúan como sitios de apareamiento en las angiospermas basales existentes (Thien *et al.* 2000, Bernhardt *et al.* 2003, Knudsen *et al.* 2006).

Además, se cree que la evolución de los volátiles florales es una consecuencia del sesgo preexistente en insectos primitivos hacia compuestos utilizados en sus propios canales de comunicación química, como feromonas de agregación para atraer conespecíficos, o feromonas de alarma para evitar visitantes no deseados (Schiestl & Johnson 2013). En un análisis utilizando los COVs más comunes extraídos de 96 familias de plantas y 87 familias de insectos, Schiestl (2010) encontró una superposición del 87% entre plantas e insectos. La asociación de volátiles florales fue positivamente correlacionada entre angiospermas, polinizadores y herbívoros (Schiestl 2010). Estos resultados nos dan pistas sobre el surgimiento de los COVs, sugiriendo que muchos compuestos considerados florales surgieron antes de las propias flores y que preferencias preexistentes de los insectos pueden haber jugado un papel fundamental en la comunidad de volátiles en distintos grupos de angiospermas. Por ejemplo, muchas flores polinizadas por lepidópteros emiten COVs similares a las feromonas producidas por las mariposas hembra, atrayendo al sexo opuesto (Proctor *et al.* 1996). Esto también se observa en las flores polinizadas por murciélagos, que presentan una fragancia similar al de la secreción glandular que permite a los murciélagos encontrarse dentro de bandadas (Proctor *et al.* 1996). De forma similar, en las flores polinizadas por mamíferos no voladores, los volátiles florales imitan a los compuestos urinarios involucrados en la comunicación animal, que son atractivos para ellos de forma innata (Johnson *et al.* 2011).

La divergencia de rasgos florales (*e.g.*, fragan-

cia, color, morfología, recompensa) relacionados con la polinización condujo a un aislamiento reproductivo de las angiospermas actuales (Gregg 1983, Groth *et al.* 1987, Schiestl & Ayasse 2000, Gross *et al.* 2016). Parte de esta diversificación puede explicarse por la ausencia de volátiles florales o la producción de menor cantidad de volátiles en flores con algún síndrome floral específico, por ejemplo, flores ornitófilas (Knudsen *et al.* 2004). Por otro lado, a lo largo de la evolución, los volátiles florales convergieron en su composición química en órdenes de plantas y especies que comparten un conjunto de caracteres morfológicos y fenológicos, adaptándose a un grupo específico de polinizadores (Knudsen & Tollsten 1995, Bestmann *et al.* 1997, von Helversen *et al.* 2000, Levin *et al.* 2001, Raguso *et al.* 2003). Esta contradicción, debida a las diferentes vías que intentan explicar la gran diversidad de las angiospermas, sugiere que la evolución de los volátiles florales está influenciada por muchos factores. De este modo, los volátiles florales se definen mejor como un mosaico producido a través de la dinámica de la vía biosintética, restricciones filogenéticas y selección mediada por polinizadores, herbívoros y condiciones ambientales diversas (Raguso 2001, Knudsen *et al.* 2006, Holopainen & Gershenzon 2010).

A pesar de la gran importancia de los volátiles florales en el éxito reproductivo de las angiospermas, los estudios sobre la evolución de este rasgo floral son escasos. La mayoría de ellos aborda una selección significativa pero específica de COVs (Schiestl *et al.* 2011, Ehrlén *et al.* 2012, Parachnowitsch *et al.* 2012, Gross *et al.* 2016). A partir de estos estudios, se puede inferir que los volátiles florales están bajo selección y están mediados por factores ecológicos (Zu *et al.* 2016), indicando una divergencia adaptativa en estos COVs (Gross *et al.* 2016). Aun así, existe una brecha de conocimiento sobre cómo la diversidad de los COVs y sus funciones han evolucionado en la naturaleza. Por otra parte, los estudios relativos a la selección de señales visuales, incluyendo el color, han sido bien documentados (Maad 2000, Sletvold *et al.* 2010, Schiestl *et al.* 2011, Renoult *et al.* 2013).

Hasta la fecha, la mayor parte de la información relativa a los COVs se refiere a datos que abarcan desde sus orígenes biosintéticos

(bioquímica y química), hasta la percepción por insectos (efectos neurofisiológicos) (Gang 2005, Carlsson & Hansson 2006, Dudareva *et al.* 2006, Smith *et al.* 2006). Sin embargo, los estudios centrados en los procesos que modelan la diversidad, complejidad y evolución de los COVs son escasos (Raguso 2009, Bohman *et al.* 2014, Amrad *et al.* 2016, Gross *et al.* 2016), así como los estudios que contemplan la percepción de las señales más complejas, donde se involucran diferentes modalidades sensoriales (Leonard & Masek 2014).

### CONCLUSIÓN

En la mayoría de las plantas que presentan interacciones con visitantes florales, la producción de volátiles puede haberse originado como una señal de disuasión hacia herbívoros y/o atracción de polinizadores, asegurando así la supervivencia y reproducción de las especies vegetales. Estos volátiles son una mezcla compleja de compuestos químicos que puede verse modificada como resultado de estas interacciones en el tiempo y el espacio, y por lo tanto estudios futuros que involucren volátiles florales deberían incluir interacciones mutualistas y antagonistas para lograr una comprensión más integral y real de su función ecológica.

### AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a la Universidad Federal de Uberlândia, Brasil, por la ejecución del Curso "Fundamentos e Fronteiras em Ecologia da Polinização", a Carlos Eduardo Pereira Nunes y a dos revisores anónimos que contribuyeron para mejorar este manuscrito, al Programa "Magister en Ecología Aplicada" de la Universidad de Talca, Chile por el financiamiento que permitió la asistencia de MB al Curso. FJT agradece por la beca PNPd (CAPES-1659767) del PPGECRN, de la Universidade Federal de Uberlândia, UFU. Este estudio fue desarrollado con el apoyo de la Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001".

### REFERENCIAS

- Amrad, A., Moser, M., Mandel, T., de Vries, M., Schuurink, R. C., Freitas, L., & Kuhlemeier, C. 2016. Gain and loss of floral scent production through changes in structural genes during pollinator-mediated speciation. *Current Biology*, 26(24), 3303–3312. DOI: 10.1016/j.cub.2016.10.023
- Armbruster, W., & Webster, G. 1979. Pollination of two species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Mexico by *Euglossine* bees. *Biotropica*, 11(4), 278–283. DOI: 10.2307/2387919
- Balkenius, A., Bisch-Knaden, S., & Hansson, B. 2009. Interaction of visual and odour cues in the mushroom body of the hawkmoth *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology*, 212(4), 535–541. DOI: 10.1242/jeb.021220
- Bernhardt, P., Sage, T., Weston, P., Azuma, H., Lam, M., Thien, L., & Bruhl, J. 2003. The pollination of *Trimenia moorei* (Trimeniaceae): floral volatiles, insect/wind pollen vectors and stigmatic self-incompatibility in a basal Angiosperm. *Annals of Botany*, 92(3), 445–458. DOI: 10.1093/aob/mcg157
- Bestmann, H., Winkler, L., & von Helversen, O. 1997. Headspace analysis of volatile flower scent constituents of bat-pollinated plants. *Phytochemistry*, 46(7), 1169–1172. DOI: 10.1016/S0031-9422(97)00428-7
- Bohman, B., Phillips, R. D., Menz, M. H. M., Berntsson, B. W., Flematti, G. R., Barrow, R. A., Dixon, K. W., & Peakall, R. 2014. Discovery of pyrazines as pollinator sex pheromones and orchid semiochemicals: implications for the evolution of sexual deception. *New Phytologist*, 203(3), 939–952. DOI: 10.1111/nph.12800
- Brito, V., Telles, F., & Lunau, K. 2014. Ecologia cognitiva da polinização. In: A. Rech, K. Agostini, I. Machado, & P. Oliveira (Eds.), *Biologia da Polinização*. pp. 417–438. Brasília: Ministério do Meio Ambiente.
- Burke, L. A., & Runyon, J. B. 2017. The smell of environmental change: using floral scent to explain shifts in pollinator attraction. *Applications in Plant Sciences*, 5(6), 1600123. DOI: 10.3732/apps.1600123
- Campbell, D. R., Waser, N. M., & Melendez-Ackerman, E. J. 1997. Analyzing pollinator-mediated selection in a plant hybrid zone:

- hummingbird visitation patterns on three spatial scales. *The American Naturalist*, 149(2), 295–315. DOI: 10.1086/285991
- Carlsson, M., & Hansson, B. 2006. Detection and coding of flower volatiles in nectar-foraging insects. In: N. Dudareva & E. Pichersky (Eds.), *Biology of Floral Scent*. pp. 243–261. Boca Raton: Taylor & Francis Group.
- Chen, C., Song, Q., Proffitt, M., Bessi re, J.-M., Li, Z., & Hossaert-McKey, M. 2009. Private channel: a single unusual compound assures specific pollinator attraction in *Ficus semicordata*. *Functional Ecology*, 23(5), 941–950. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01622.x
- Chen, F., Tholl, D., D’Auria, J. C., Farooq, A., Pichersky, E., & Gershenzon, J. 2003. Biosynthesis and emission of terpenoid volatiles from *Arabidopsis* flowers. *The Plant Cell*, 15(2), 481–494. DOI: 10.1105/tpc.007989
- Chittka, L., & Raine, N. E. 2006. Recognition of flowers by pollinators. *Current Opinion in Plant Biology*, 9(4), 428–435. DOI: 10.1016/j.pbi.2006.05.002
- Dafni, A. 1992. *Pollination ecology: a practical approach*. D. Rickwood, & B. D. Hames (Eds.), 1st ed. New York: Oxford University Press: p. 250.
- Dobson, H. E. M. 1994. Floral volatiles in insect biology. In: E. A. Bernays (Ed.), *Insect-plant Interactions*. pp. 47–81. Boca Raton: CRC Press.
- Dobson, H. E. M. 2006. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. In: N. Dudareva, & E. Pichersky (Eds.), *Biology of Floral Scent*. pp. 147–198. Boca Raton: Taylor & Francis Group.
- Dobson, H. E. M., & Bergstr m, G. 2000. The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Systematics and Evolution*, 222(1/4), 63–87. DOI: 10.1007/BF00984096
- Dudareva, N., Klempien, A., Muhlemann, J. K., & Kaplan, I. 2013. Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*, 198(1), 16–32. DOI: 10.1111/nph.12145
- Dudareva, N., Negre, F., Nagegowda, D. A., & Orlova, I. 2006. Plant volatiles: recent advances and future perspectives. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 25(5), 417–440. DOI: 10.1080/07352680600899973
- Dufay , M., Hossaert-McKey, M., & Anstett, M. C. 2003. When leaves act like flowers: how dwarf palms attract their pollinators. *Ecology Letters*, 6(1), 28–34. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2003.00382.x
- Effmert, U., Buss, D., Rohrbeck, D., & Birgit, P. 2006. Localization of the synthesis and emission of scent compounds within the flower. In: N. Dudareva & E. Pichersky (Eds.), *Biology of Floral Scent*. pp. 105–120. Boca Raton: Taylor & Francis Group.
- Ehrl n, J., Borg-Karlson, A.-K., & Kolb, A. 2012. Selection on plant optical traits and floral scent: Effects via seed development and antagonistic interactions. *Basic and Applied Ecology*, 13(6), 509–515. DOI: 10.1016/j.baae.2012.08.001
- Farr -Armengol, G., Filella, I., Llusia, J., & Pe uelas, J. 2013. Floral volatile organic compounds: between attraction and deterrence of visitors under global change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(1), 56–67. DOI: 10.1016/j.ppees.2012.12.002
- Farr -Armengol, G., Filella, I., Llusia, J., Primante, C., & Pe uelas, J. 2015. Enhanced emissions of floral volatiles by *Diplotaxis erucooides* (L.) in response to folivory and florivory by *Pieris brassicae* (L.). *Biochemical Systematics and Ecology*, 63, 51–58. DOI: 10.1016/j.bse.2015.09.022
- Filella, I., Bosch, J., Llusia, J., Pe uelas, A., & Pe uelas, J. 2011. Chemical cues involved in the attraction of the oligolectic bee *Hoplitis adunca* to its host plant *Echium vulgare*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 39(4–6), 498–508. DOI: 10.1016/j.bse.2011.07.008
- Friedman, M., Henika, P., & Mandrell, R. 2002. Bactericidal activities of plant essential oils and some of their isolated constituents against *Campylobacter jejuni*, *Escherichia coli*, *Listeria monocytogenes*, and *Salmonella enterica*. *Food Protect*, 65(10), 1545–1560. DOI: 10.4315/0362-028X-65.10.1545
- Frost, C. J., Appel, H. M., Carlson, J. E., De Moraes, C. M., Mescher, M. C., & Schultz, J. C. 2007. Within-plant signalling via volatiles overcomes vascular constraints on systemic signalling and primes responses against herbivores. *Ecology Letters*, 10(6), 490–498. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01043.x
- Galen, C. 1985. Regulation of seed-set in *Polemonium viscosum*: floral scents, pollina-

- tion, and resources. *Ecology*, 66(3), 792–797. DOI: 10.2307/1940540
- Gang, D. 2005. Evolution of flavors and scents. *Annual Review of Plant Biology*, 56(1), 301–325. DOI: 10.1146/annurev.arplant.56.032604.144128
- Gervasi, D. D. L., & Schiestl, F. P. 2017. Real-time divergent evolution in plants driven by pollinators. *Nature Communications*, 8, 14691. DOI: 10.1038/ncomms14691
- Gomez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernandez, J. ., Abdelaziz, M., & Camacho, J. 2008. Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648), 2241–2249. DOI: 10.1098/rspb.2008.0512
- Goyret, J., & Yuan, M. L. 2015. Influence of ambient illumination on the use of olfactory and visual signals by a nocturnal hawkmoth during close-range foraging. *Integrative and Comparative Biology*, 55(3), 486–494. DOI: 10.1093/icb/icv009
- Gregg, K. B. 1983. Variation in floral fragrances and morphology: incipient speciation in *Cynoches*? *Botanical Gazette*, 144(4), 566–576. DOI: 10.1086/337412
- Gross, K., Sun, M., & Schiestl, F. P. 2016. Why do floral perfumes become different? Region-specific selection on floral scent in a terrestrial orchid. *PLoS ONE*, 11(2), e0147975. DOI: 10.1371/journal.pone.0147975
- Groth, I., Bergstrom, G., & Pellmyr, O. 1987. Floral fragrances in *Cimicifuga*: chemical polymorphism and incipient speciation in *Cimicifuga simplex*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 15(4), 441–444. DOI: 10.1016/0305-1978(87)90058-5
- Gu, D., Yang, D.-R., Yang, P., Peng, Y.-Q., & Wang, Z.-J. 2016. Work division of floral scent compounds in mediating pollinator behaviours. *Chemistry and Ecology*, 32(8), 733–741. DOI: 10.1080/02757540.2016.1189538
- Heiduk, A., Brake, I., von Tschirnhaus, M., Göhl, M., Jürgens, A., Johnson, S. D., Meve, U., & Dötterl, S. 2016. *Ceropegia sandersonii* mimics attacked honeybees to attract kleptoparasitic flies for pollination. *Current Biology*, 26(20), 2787–2793. DOI: 10.1016/j.cub.2016.07.085
- Heil, M., & Karban, R. 2010. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(3), 137–144. DOI: 10.1016/j.tree.2009.09.010
- Holopainen, J. K., & Gershenzon, J. 2010. Multiple stress factors and the emission of plant VOCs. *Trends in Plant Science*, 15(3), 176–184. DOI: 10.1016/j.tplants.2010.01.006
- Johnson, S. D., Burgoyne, P. M., Harder, L. D., & Dotterl, S. 2011. Mammal pollinators lured by the scent of a parasitic plant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1716), 2303–2310. DOI: 10.1098/rspb.2010.2175
- Junker, R. R., & Blüthgen, N. 2010. Floral scents repel facultative flower visitors, but attract obligate ones. *Annals of Botany*, 105(5), 777–782. DOI: 10.1093/aob/mcq045
- Jürgens, A., Dötterl, S., & Meve, U. 2006. The chemical nature of fetid floral odours in stapeliads (Apocynaceae, Asclepiadoideae, Ceropegieae). *New Phytologist*, 172(3), 452–468. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01845.x
- Kessler, D., Diezel, C., & Baldwin, I. T. 2010. Changing pollinators as a means of escaping herbivores. *Current Biology*, 20(3), 237–242. DOI: 10.1016/j.cub.2009.11.071
- Kessler, D., Diezel, C., Clark, D. G., Colquhoun, T. A., & Baldwin, I. T. 2013. Petunia flowers solve the defence/apparency dilemma of pollinator attraction by deploying complex floral blends. *Ecology Letters*, 16(3), 299–306. DOI: 10.1111/ele.12038
- Knauer, A. C., & Schiestl, F. P. 2015. Bees use honest floral signals as indicators of reward when visiting flowers. *Ecology Letters*, 18(2), 135–143. DOI: 10.1111/ele.12386
- Knudsen, J., Eriksson, R., Gershenzon, J., & Ståhl, B. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *The Botanical Review*, 72(1), 1–120. DOI: 10.1663/0006-8101(2006)72
- Knudsen, J. T., & Gershenzon, J. 2006. The chemical diversity of floral scent. In: N. Dudareva & E. Pichersky (Eds.), *Biology of Floral Scent*. pp. 27–45. Boca Raton: Taylor & Francis Group.
- Knudsen, J. T., & Tollsten, L. 1995. Floral scent in bat-pollinated plants: a case of convergent evolution. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 119(1), 45–57. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1995.tb00728.x

- Knudsen, J. T., Tollsten, L., Groth, I., Bergström, G., & Raguso, R. A. 2004. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: floral scent composition in hummingbird-pollinated taxa. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 146(2), 191–199. DOI: 10.1111/j.1095-8339.2004.00329.x
- Leonard, A. S., & Masek, P. 2014. Multisensory integration of colors and scents: insights from bees and flowers. *Journal of Comparative Physiology A*, 200(6), 463–474. DOI: 10.1007/s00359-014-0904-4
- Levin, R. A., Raguso, R. A., & McDade, L. A. 2001. Fragrance chemistry and pollinator affinities in *Nyctaginaceae*. *Phytochemistry*, 58(3), 429–440. DOI: 10.1016/S0031-9422(01)00257-6
- Li, P., Luo, Y. B., Bernhardt, P., Yang, X. Q., & Kou, Y. 2006. Deceptive pollination of the Lady's Slipper *Cypripedium tibeticum* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 262(1–2), 53–63. DOI: 10.1007/s00606-006-0456-3
- Maad, J. 2000. Phenotypic selection in hawkmoth-pollinated *Platanthera bifolia*: targets and fitness surfaces. *Evolution*, 54(1), 112–123. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2000.tb00012.x
- Maffei, M. E. 2010. Sites of synthesis, biochemistry and functional role of plant volatiles. *South African Journal of Botany*, 76(4), 612–631. DOI: 10.1016/j.sajb.2010.03.003
- Mant, J., Peakall, R., & Schiestl, F. 2005. Does selection on floral odor promote differentiation among populations and species of the sexually deceptive orchid genus *Ophrys*? *Evolution*, 59(7), 1449–1463. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb01795.x
- Moré, M., Cocucci, A. A., & Raguso, R. A. 2013. The importance of oligosulfides in the attraction of fly pollinators to the brood-site deceptive species *Jaborosa rotacea* (Solanaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 174(6), 863–876. DOI: 10.1086/670367
- Muhlemann, J. K., Klempien, A., & Dudareva, N. 2014. Floral volatiles: from biosynthesis to function. *Plant, Cell and Environment*, 37(8), 1936–1949. DOI: 10.1111/pce.12314
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Parachnowitsch, A. L., Raguso, R. A., & Kessler, A. 2012. Phenotypic selection to increase floral scent emission, but not flower size or colour in bee-pollinated *Penstemon digitalis*. *New Phytologist*, 195(3), 667–675. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2012.04188.x
- Patiny, S. 2012. Evolution of plant-pollinator relationships. Cambridge: Cambridge University Press: p. 469.
- Patt, J. M., French, J. C., Schal, C., Lech, J., & Hartman, T. G. 1995. The pollination biology of Tuckahoe, *Peltandra virginica* (Araceae). *American Journal of Botany*, 82(10), 1230–1240. DOI: 10.2307/2446245
- Pellmyr, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90(1), 35–55. DOI: 10.2307/3298524
- Pichersky, E., & Gershenzon, J. 2002. The formation and function of plant volatiles: perfumes for pollinator attraction and defense. *Current Opinion in Plant Biology*, 5(3), 237–243. DOI: 10.1016/S1369-5266(02)00251-0
- Price, P. 2011. Multitrophic interactions. In: P. Price, R. Denno, M. Eubanks, D. Finke, & I. Kaplan (Eds.), *Insect ecology: behaviour, populations and communities*. pp. 489–534. Cambridge: Cambridge University Press.
- Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. 1996. The natural history of pollination. S. A. Corbet S. M. Walters R. West D. Streeter & D. A. Ratcliffe (Eds.), London: Timber Press: p. 646.
- Raguso, R. A. 2001. Floral scent, olfaction, and scent-driven foraging behavior. In: L. Chittka & J. Thomson (Eds.), *Cognitive ecology of pollination*. pp. 83–105. Cambridge: Cambridge University Press.
- Raguso, R. A. 2004. Why are some floral nectars scented? *Ecology*, 85(6), 1486–1494. DOI: 10.1890/03-0410
- Raguso, R. A. 2009. Floral scent in a whole-plant context: moving beyond pollinator attraction. *Functional Ecology*, 23(5), 837–840. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01643.x
- Raguso, R. A., Levin, R. A., Foose, S. E., Holmberg, M. W., & McDade, L. A. 2003. Fragrance chemistry, nocturnal rhythms and pollination “syndromes” in *Nicotiana*. *Phytochemistry*, 63(3), 265–284. DOI: 10.1016/S0031-9422(03)00113-4
- Raguso, R. A., & Weiss, M. R. 2015. Concerted changes in floral colour and scent, and the

- importance of spatio-temporal variation in floral volatiles. *Journal of the Indian Institute of Science*, 95(1), 69–92.
- Raguso, R. A., & Willis, M. A. 2002. Synergy between visual and olfactory cues in nectar feeding by wild hawkmoths, *Manduca sexta*. *Animal Behaviour*, 69(2), 407–418. DOI: 10.1016/j.anbehav.2004.04.015
- Ramya, M., Kwon, O. K., An, H. R., Park, P. M., Baek, Y. S., & Park, P. H. 2017. Floral scent: regulation and role of MYB transcription factors. *Phytochemistry Letters*, 19, 114–120. DOI: 10.1016/j.phytol.2016.12.015
- Renoult, J. P., Thomann, M., Schaefer, H. M., & Cheptou, P. 2013. Selection on quantitative colour variation in *Centaurea cyanus*: the role of the pollinator's visual system. *Journal of Evolutionary Biology*, 26(11), 2415–2427. DOI: 10.1111/jeb.12234
- Salzmann, C. C., Cozzolino, S., & Schiestl, F. P. 2007. Floral scent in food-deceptive orchids: species specificity and sources of variability. *Plant Biology*, 9(6), 720–729. DOI: 10.1055/s-2007-965614
- Schiestl, F. P. 2003. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science*, 302(5644), 437–438. DOI: 10.1126/science.1087835
- Schiestl, F. P. 2010. The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters*, 13(5), 643–656. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01451.x
- 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. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2012.01593.x
- Schiestl, F. P. 2015. Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. *New Phytologist*, 206(2), 571–577. DOI: 10.1111/nph.13243
- Schiestl, F. P., & Ayasse, M. 2000. Post-mating odor in females of the solitary bee, *Andrena nigroaenea* (Apoidea, Andrenidae), inhibits male mating behavior. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(4), 303–307. DOI: 10.1007/s002650000241
- Schiestl, F. P., Ayasse, M., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Ibarra, F., & Francke, W. 2000. Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 186(6), 567–574. DOI: 10.1007/s003590000112
- Schiestl, F. P., Huber, F. K., & Gomez, J. M. 2011. Phenotypic selection on floral scent: trade-off between attraction and deterrence? *Evolutionary Ecology*, 25(2), 237–248. DOI: 10.1007/s10682-010-9409-y
- Schiestl, F. P., & Johnson, S. D. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(5), 307–315. DOI: 10.1016/j.tree.2013.01.019
- Sletvold, N., Grindeland, J. M., & Ågren, J. 2010. Pollinator-mediated selection on floral display, spur length and flowering phenology in the deceptive orchid *Dactylorhiza lapponica*. *New Phytologist*, 188(2), 385–392. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03296.x
- Smith, B., Wright, G., & Daly, K. 2006. Learning-based recognition and discrimination of floral odors. In: N. Dudareva & E. Pichersky (Eds.), *Biology of Floral Scent*. pp. 263–295. Boca Raton: Taylor & Francis Group.
- Stokl, J., Brodmann, J., Dafni, A., Ayasse, M., & Hansson, B. S. 2011. Smells like aphids: orchid flowers mimic aphid alarm pheromones to attract hoverflies for pollination. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1709), 1216–1222. DOI: 10.1098/rspb.2010.1770
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. 2017. *Plant physiology and development*. 5th ed. Massachusetts: Sinauer Associates: p. 778.
- Theis, N. 2006. Fragrance of Canada thistle (*Cirsium arvense*) attracts both floral herbivores and pollinators. *Journal of Chemical Ecology*, 32(5), 917–927. DOI: 10.1007/s10886-006-9051-x
- Thien, L. B., Azuma, H., & Kawano, S. 2000. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, 161(S6), S225–S235. DOI: 10.1086/317575
- Urru, I., Stensmyr, M. C., & Hansson, B. S. 2011. Pollination by brood-site deception. *Phytochemistry*, 72(13), 1655–1666. DOI: 10.1016/j.phytochem.2011.02.014
- Vazquez, D. P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., &

- Chacoff, N. P. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103(9), 1445–1457. DOI: 10.1093/aob/mcp057
- Vivaldo, G., Masi, E., Taiti, C., Caldarelli, G., & Mancuso, S. 2017. The network of plants volatile organic compounds. *Scientific Reports*, 7(1), 1–18. DOI: 10.1038/s41598-017-10975-x
- von Helversen, O., Winkler, L., & Bestmann, H. J. 2000. Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A*, 186(2), 143–153. DOI: 10.1007/s003590050014
- Willmer, P. G., Nuttman, C. V, Raine, N. E., Stone, G. N., Pattrick, J. G., Henson, K., Stillman, P., McIlroy, L., Potts, S. G., & Knudsen, J. T. 2009. Floral volatiles controlling ant behaviour. *Functional Ecology*, 23(5), 888–900. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01632.x
- Willmer, P. G., & Stone, G. N. 1997. How aggressive ant-guards assist seed-set in *Acacia* flowers. *Nature*, 388(6638), 165–167. DOI: 10.1038/40610
- Wright, G. A., & Schiestl, F. P. 2009. The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signalling of floral rewards. *Functional Ecology*, 23(5), 841–851. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2009.01627.x
- Yan, J., Wang, G., Sui, Y., Wang, M., & Zhang, L. 2016. Pollinator responses to floral colour change, nectar and scent promote reproductive fitness in *Quisqualis indica* (Combretaceae). *Scientific Reports*, 6(1), 24408. DOI: 10.1038/srep24408
- Yue, Y., Yu, R., & Fan, Y. 2015. Transcriptome profiling provides new insights into the formation of floral scent in *Hedychium coronarium*. *BMC Genomics*, 16(1), 470. DOI: 10.1186/s12864-015-1653-7
- Zangerl, A. R., & Berenbaum, M. R. 2009. Effects of florivory on floral volatile emissions and pollination success in the wild parsnip. *Arthropod-Plant Interactions*, 3(3), 181–191. DOI: 10.1007/s11829-009-9071-x
- Zu, P., Blanckenhorn, W. U., & Schiestl, F. P. 2016. Heritability of floral volatiles and pleiotropic responses to artificial selection in *Brassica rapa*. *New Phytologist*, 209(3), 1208–1219. DOI: 10.1111/nph.13652

Enviado el: 14/07/2017

Aceptado: 22/09/2018

Editores Asociados: Marina Wolowski & Vinicius L.G. Brito