

UNIVERSIDAD VERACRUZANA  
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES



**BIOLOGÍA FLORAL Y REPRODUCTIVA DE *Spathiphyllum cochlearispathum* (Liebm.) Engl. Y *Spathiphyllum ortgiesii* Regel (ARACEAE) EN LA REGIÓN DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRO EN ECOLOGÍA TROPICAL**

**PRESENTA**

**PEDRO DÍAZ JIMÉNEZ**

**Comité tutorial:  
Dr. Thorsten Krömer  
Dra. María Cristina Mac Swiney González  
Dr. Heiko Hentrich**

**XALAPA, VERACRUZ**

**MAYO 2016**

## DERECHOS DE AUTOR

“Biología floral y reproductiva de *Spathiphyllum cochlearispathum* (Liebm.) Engl. y *Spathiphyllum ortgiesii* Regel (Araceae) en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México” es de mi autoría, no así los trabajos aquí citados. Esta tesis no ha sido utilizada anteriormente para obtener otros grados académicos.



Ecól. Pedro Díaz Jiménez

Candidato



Dr. Thorsten Krömer

Director de Tesis

©2016  
Pedro Díaz Jiménez  
DERECHOS RESERVADOS

## ACTA DE APROBACIÓN DE TESIS

El siguiente documento “Biología floral y reproductiva de *Spathiphyllum cochlearispathum* (Liebm.) Engl. y *Spathiphyllum ortgiesii* Regel (Araceae) en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México” realizado por Pedro Díaz Jiménez, ha sido aprobado y aceptado como requisito parcial para obtener el grado de Maestro en Ecología Tropical.

### Comité tutorial

Dr. Thorsten Krömer

---

Dra. María Cristina Mac Swiney González

---

Dr. Heiko Hentrich

---

### Sinodales

Dra. Jaqueline Campos Jiménez

---

Dr. Gustavo Carmona Díaz

---

Dr. Juan Carlos López Acosta

---

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis tutores: Dr. Thorsten Krömer, Dra. María Cristina Mac Swiney González y Dr. Heiko Hentrich por las sugerencias y constante apoyo durante la realización del presente estudio. Particularmente al **Dr. Hentrich** por su paciencia, comentarios y acertadas sugerencias para finalizar satisfactoriamente este trabajo. Así como por toda su ayuda en las diferentes etapas de este trabajo.

También quiero agradecer al comité revisor: Dra. Jaqueline Campos Jiménez, Dr. Gustavo Carmona Díaz y Dr. Juan Carlos López Acosta por sus comentarios y sugerencias para mejorar el presente manuscrito.

Agradezco a la Biol. **Rosamond I. Coates Lutes**, jefa de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” por toda su ayuda y facilidades otorgadas durante mi estancia en la Estación. Así mismo agradezco a la Biól. Martha Madora, Biol. Ismari Lucho, Lic. Felipe Moreno, Sra. Aurelia, Caro, Edgar y Goyo, por su amistad e incondicional apoyo. Principalmente a la **Biól. Martha e Ismari** por su ayuda en campo y en laboratorio.

A los doctores Prof. **Dr. Stefan Dötterl**, e **Irmgard Schäffler** por su asesoría y facilidades para el análisis del perfume floral en la Universidad de Salzburgo, Austria. Así como al Dr. Stefan Jarau, Dr. Günter Gerlach y Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz por su ayuda para la identificación entomológica. Particularmente al **Dr. Gerlach** por todo su apoyo durante mi estancia en el Jardín Botánico Nymphenburg, Múnich, Alemania.

A Ellen Salzer por su amable y entusiasta ayuda para el análisis de muestras botánicas en la Universidad de Ulm, Alemania y a Natascha Staub en la Universidad de Basilea, Suiza.

A la Dra. Rebeca Menchaca García por su apoyo con equipo de laboratorio para el trabajo en campo. Así como a los señores Chano, Mario Vásquez y Jorge Velazco por las facilidades otorgadas para trabajar en sus terrenos en La Palma y Laguna Azul.

Así mismo quiero agradecer a las mejores personas que he conocido durante mi estancia en Xalapa, mis amigos: **Valeria Guzmán Jacob** (Valerita) y **Pedro Adrián Aguilar Rodríguez** (El Batman de Los Tuxtlas), mil gracias por todos sus consejos e intensa ayuda en campo y laboratorio. Este trabajo logré finalizarlo gracias a ustedes.

A Samaria Armenta por su ayuda para el diseño del mapa, así como por su amable apoyo durante la parte final de este estudio. Así como a Cristian Martínez por su ayuda para la identificación de los primeros visitantes florales colectados al inicio de este estudio.

A mis compañeros y amigos: Pepe (concubino de Valerita), Esteban, Luis el antropólogo, Sabrina, Cesar, Gary, Mauricio, Roberto, Jorge, Sjoerd, Martín, Mayela, Julian, Karla, Oscar, Nicasio, Jason, Ivonne y Sherie.

Finalmente, quiero agradecer al Centro de Investigaciones Tropicales (CITRO) de la Universidad Veracruzana por aceptarme para estudiar la maestría, así como al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada.

## RESUMEN

*Spathiphyllum cochlearispathum* (Liebm.) Engl. y *S. ortgiesii* Regel (Araceae) son dos especies de hierbas terrestres que se encuentra en diferentes tipos de vegetación en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Ambas especies tienen flores bisexuales con inflorescencia expuesta y su biología reproductiva es desconocida. El objetivo del presente estudio fue conocer la biología floral y reproductiva de ambas especies. El trabajo se realizó en tres sitios de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, en donde se registró la fenología de la floración, la fauna de visitantes florales y polinizadores, la composición del perfume floral y la capacidad de autopolinización de las dos especies. Se determinó que las especies en estudio tienen una antesis de entre 15 a 44 días, pero con diferentes patrones de floración. Las abejas *Plebeia* sp. (Meliponini) y *Apis mellifera* (Apini) visitaron frecuentemente las inflorescencias (> 60% de visitas) en fase femenina y masculina de *S. cochlearispathum* para coleccionar polen. *Euglossa viridissima* (Euglossini) visitó inflorescencias de *S. cochlearispathum* solamente en un 10% de las visitas, y lo hacía para coleccionar perfume floral. En *S. ortgiesii*, la abeja *Trigona fulviventris* (Meliponini) fue el visitante más frecuente en ambas fases (> 90%); mientras que *Augochlora* sp. (Halictidae) fue un visitante menos frecuente en las dos fases de la antesis (3% de visitas). Ambas especies mostraron diferencias en la intensidad, el ciclo de emisión y composición de perfume floral. El mayor número de compuestos identificados en el aroma floral de *S. cochlearispathum* coincidió con el síndrome de polinización por Euglossini. Además, las especies en estudio requieren los servicios de los polinizadores para la producción de frutos y semillas. A pesar que los resultados sugieren que los principales polinizadores en ambas especies son abejas que coleccionan polen, el comportamiento y la duración de las visitas de *E. viridissima* sugieren que la polinización por esta especie promueve un mayor flujo de polen. Además, la composición de perfume floral, y quizá el hábitat de cada especie, son importantes en el aislamiento reproductivo de las especies estudiadas.

## ÍNDICE

Capítulo 1	Generalidades de la polinización en el género <i>Spathiphyllum</i>	1
1.1	Introducción	2
1.2	Antecedentes	6
1.3	Preguntas de investigación	9
1.4	Hipótesis	9
1.5	Objetivos	10
1.6	Literatura citada	11
Capítulo 2	Biología floral y reproductiva de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> (Araceae) en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México	18
2.1	Introducción	19
2.2	Materiales y métodos	21
2.2.1	Área de estudio	21
2.2.2	Especies de estudio	25
2.2.3	Morfología floral y fenología de la floración	28
2.2.4	Observación de visitantes	31
2.2.5	Análisis del perfume floral	34
2.2.6	Pruebas de autopolinización	38
2.3	Resultados	39
2.3.1	Morfología floral y fenología de la floración	39
2.3.2	Observación de visitantes	46
2.3.3	Análisis del perfume floral	56
2.3.4	Pruebas de autopolinización y apomixis	61
2.4	Discusión	62
2.4.1	Morfología floral y fenología de la floración	62

2.4.2	Observación de visitantes	66
2.4.3	Análisis del perfume floral	75
2.4.4	Pruebas de autopolinización y apomixis	80
2.5	Conclusiones	81
2.6	Literatura citada	83
2.7	Apéndice	97
2.8	Curriculum Vitae	103



## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1</b>	Localización de los tres sitios de estudio, EBT, Laguna Azul y La Palma, en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz, México.	22
<b>Figura 2</b>	Individuos de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> creciendo en el interior de la selva alta perennifolia en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, San Andrés Tuxtla, Veracruz.	23
<b>Figura 3</b>	Individuos agrupados de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> creciendo en las orillas de Laguna Azul, San Andrés Tuxtla, Veracruz.	24
<b>Figura 4</b>	Individuos agrupados de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> creciendo en un pastizal de La Palma, Catemaco, Veracruz.	25
<b>Figura 5</b>	Individuo de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> con inflorescencia en su hábitat ruderal; B) Inflorescencia en antesis de <i>S. cochlearispathum</i> (fase masculina).	26
<b>Figura 6</b>	Individuo de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> con inflorescencia en su hábitat de la selva alta perennifolia; B) Inflorescencia de <i>S. ortgiesii</i> en antesis (fase femenina).	28
<b>Figura 7</b>	Inflorescencia de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> en la cual se indican las flores de las tres zonas.	30
<b>Figura 8</b>	Toma del perfume floral de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> en La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, utilizando el método “dynamic headspace”.	36
<b>Figura 9</b>	Inflorescencia de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> antes de la antesis cubierta con tela tipo tul colocada sobre una estructura de alambre de aluminio.	38
<b>Figura 10</b>	Fotografías SEM de la superficie del pistilo con estomas: A) <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y B) <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> , C) Estigma de una flor de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> , y D) Antera de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> .	40
<b>Figura 11</b>	Fotografías SEM de granos de polen: A) <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y B) <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> .	40
<b>Figura 12</b>	Número de inflorescencias en antesis de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> registrada entre el 01 de mayo y 25 de junio del 2014. Las líneas azules indican la fase femenina y masculina de <i>S. cochlearispathum</i> , y las líneas rojas	

	indican la fase femenina y masculina de <i>S. ortgiesii</i> .	43
<b>Figura 13</b>	Espádices de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> : A) Fase femenina, B) Fase masculina. Espádices de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> : C) Fase femenina y D) Fase masculina.	45
<b>Figura 14</b>	Visitantes florales más frecuentes de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> (A-C) y <i>S. ortgiesii</i> (D-F): A, B) <i>Plebeia</i> sp., C) <i>Apis mellifera</i> sobre la inflorescencia en fase masculina, D) <i>Trigona fulviventris</i> , E) <i>T. fulviventris</i> sobre la inflorescencia en fase femenina y F) <i>T. fulviventris</i> sobre la inflorescencia en fase masculina.	48
<b>Figura 15</b>	Espectro de visitantes florales de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> ( $n = 14$ inflorescencias) y <i>S. ortgiesii</i> ( $n = 20$ inflorescencias) en ambas fases de la antesis. Se indica el porcentaje de visitas de cada especie de visitante del total de visitas de las inflorescencias observadas.	49
<b>Figura 16</b>	Otros visitantes florales de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> : A) <i>Euglossa viridissima</i> sobre la inflorescencia en fase femenina, B) <i>Partamona bilineata</i> , C) <i>Trigona fulviventris</i> y D) <i>Trigona nigerrima</i> sobre la inflorescencia en fase masculina.	51
<b>Figura 17</b>	Periodo de tiempo y número promedio de las visitas de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> (A; $n = 14$ inflorescencias) y <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> (B; $n = 20$ inflorescencias) en intervalo de 15 minutos.	54
<b>Figura 18</b>	Otros visitantes florales de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> : A) <i>Caenaugochlora</i> sp. y B) Chrysomelidae sobre la inflorescencia en fase masculina.	56
<b>Figura 19</b>	Cuadro bidimensional NMDS de las 16 muestras de los perfumes florales de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y doce muestras de <i>S. ortgiesii</i> , basados en el índice de similitud Bray-Curtis.	61
<b>Figura 20</b>	A) Inflorescencia de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> expuesta a los polinizadores (formación del 100% de los frutos), B) Inflorescencia de <i>S. cochlearispathum</i> aislada de los polinizadores, formación de dos frutos, C) Inflorescencia de <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> protegida después de finalizar la antesis, y D) Inflorescencia de <i>S. ortgiesii</i> expuesta a los polinizadores.	62

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1</b>	Número de granos de polen por antera y flor, tamaño de los granos de polen, número de óvulos por flor y relación P/O en ambas especies. Los valores indican el promedio con su desviación estándar.	42
<b>Tabla 2</b>	Lista de especies de visitantes florales de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y <i>S. ortgiesii</i> . Se indica el número (N) y tiempo (T) de visitas por cada fase de la antesis. El tiempo se presenta con el promedio en segundos y su desviación estándar.	47
<b>Tabla 3</b>	Lista de los compuestos principales de los perfumes florales de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y <i>S. ortgiesii</i> . Los compuestos están divididos dentro de las clases químicas y dentro de cada clase en el orden del tiempo de retención de la cromatografía de gases. Los valores indican la mediana (Me) y el rango (R) de los porcentajes de cada compuesto presentes en todas las muestras y por cada fase de la antesis. N indica el número de muestras por cada fase de la antesis en donde se encontró cada compuesto. Las medianas con valor mayor a 2% se indican en negrita.	60

## APÉNDICES

<b>Apéndice 1</b>	Microestructuras analizadas en las inflorescencias de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> y <i>Spathiphyllum ortgiesii</i> : a) pistilos, b) óvulos y c) estambres.	97
<b>Apéndice 2</b>	Lista y descripción del comportamiento de los visitantes florales en ambas especies.	97
<b>Apéndice 3</b>	Lista de compuestos de los perfumes florales de <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> de los dos sitios de estudio. Los compuestos están divididos dentro de las clases químicas y dentro de cada clase en el orden del tiempo de retención de la cromatografía de gases. F1-F8 corresponden a muestras de inflorescencias en fase femenina. M1-M8, pertenecen a muestras de inflorescencias en fase masculina. F1/M1, F4/M4 y F5/M5, corresponden a muestras de las mismas inflorescencias en ambas fases de la antesis. F2, F3, F6, F7, F8, M2, M3, M6, M7 y M8, pertenecen a muestras de inflorescencias de diferentes individuos. Los valores corresponden al porcentaje del total de los perfumes. En negritas se indican las cantidades de los compuestos > 2% en al menos una de las muestras.	98

**Apéndice 4** Lista de compuestos de los perfumes florales de *Spathiphyllum ortgiesii* de los dos sitios de estudio. Los compuestos están divididos dentro de las clases químicas y dentro de cada clase en el orden del tiempo de retención de la cromatografía de gases. F1-F8 corresponden a muestras de inflorescencias en fase femenina. M1-M4, pertenecen a muestras de inflorescencias en fase masculina. F1/M1, F2/M2, F6/M3 y F7/M4, corresponden a muestras de las mismas inflorescencias en ambas fases de la antesis. F3, F4, F5 y F8, pertenecen a muestras de inflorescencias de diferentes individuos. En negritas se indican las cantidades de los compuestos > 2% en al menos una de las muestras.

101

# **CAPÍTULO 1**

## **GENERALIDADES DE LA POLINIZACIÓN EN EL GÉNERO *Spathiphyllum***

## 1.1 INTRODUCCIÓN

Las Araceae comprenden una familia cosmopolita de monocotiledóneas herbáceas (Bown, 2000). Está conformada por 110 géneros y aproximadamente 4,700 especies (Croat y Acebey, 2015), las cuales se distribuyen principalmente en los trópicos (Bown, 2000). La mayoría de las especies son trepadoras, epífitas y terrestres, y muy pocas son acuáticas (Croat, 1988, 1998).

En esta familia, las pequeñas flores se encuentran en inflorescencias compuestas por un espádice, subtendido por una bráctea llamada espata (Mayo *et al.*, 1997). Las aráceas son protóginas, es decir, la antesis se divide en dos fases, una femenina (con estigmas receptivos) y después una masculina (donde emergen las anteras). La polinización cruzada parece ser obligada en la mayoría de las especies, ya que tanto la fase femenina como la masculina raramente se traslapan en una misma inflorescencia (Mayo *et al.*, 1997).

Dentro de esta familia, se pueden distinguir dos tipos de inflorescencias: aquellas con flores unisexuales, presentes en los géneros como *Dieffenbachia*, *Montrichardia*, *Philodendron*, *Syngonium* y *Xanthosoma* (Croat, 1981, 1997, 2004; Mayo *et al.*, 1997), y el segundo tipo tiene flores bisexuales, presente en géneros como *Anthurium*, *Monstera* y *Spathiphyllum* (Bunting, 1960; Madison, 1977; Croat, 1980). En los géneros con flores unisexuales, la polinización se realiza durante la noche, y toma lugar dentro de una cámara floral formada por la espata cubriendo el espádice (mecanismo de trampa), durante un corto ciclo de floración, además de contar con una producción de calor (termogénesis) y emisión de olor (Mayo *et al.*, 1997; Barabé y Lacroix, 2001; Seymour *et al.*, 2003). El perfume floral funciona para la atracción de los polinizadores, que en su mayoría son escarabajos, mientras que un conjunto de flores estériles que separan las flores femeninas y las masculinas, además del calor y el polen, constituyen las recompensas (p. ej. Gottsberger y Amaral, 1984; Young, 1986; Gibernau y Barabé, 2002; Gibernau *et al.*, 2003). Estudios recientes han documentado que el ciclo de emisión, y la composición del perfume floral en Araceae con sistema de trampa, son importantes para la atracción de sus polinizadores de actividad nocturna (Maia *et al.*, 2010; Dötterl *et al.*, 2012; Gottsberger *et al.*, 2013). Este

sistema de polinización es uno de los más estudiados dentro de las Araceae (Mayo *et al.*, 1997 y citas dentro).

Por otro lado, los géneros con flores bisexuales, tienen un largo ciclo de floración (en algunos casos hasta de 40 días, Gibernau *et al.*, 2010b). En estos géneros, las flores se encuentran sobre un espádice cónico o cilíndrico, con cuatro tépalos (excepto *Monstera*), cuatro estambres y un pistilo. La mayoría de las especies tienen la espata erecta y/o reflexa, persiste durante la antesis y hasta la fructificación, sólo en algunas especies cae después de finalizar la floración (Madison, 1977; Mayo *et al.*, 1997). En este grupo, la polinización puede ocurrir durante las mañanas, en la tarde o incluso durante la noche, según el tipo polinizador (Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Chouteau *et al.*, 2007; Gibernau *et al.*, 2010a).

En aráceas con inflorescencia expuesta se han observado visitantes florales como abejas (Apidae, Halictidae), chinches (Hemiptera), escarabajos (Curculionidae, Chrysomelidae, Nitidulidae, Scarabaeidae, Staphylinidae), moscas (Cecidomyiidae, Drosophilidae, Syrphidae, Tephritidae) y hasta colibríes (Williams y Dressler, 1976; Kraemer y Schmitt, 1999; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Gibernau, 2003; Chouteau *et al.*, 2007; Franz, 2007), que en ocasiones han sido reportados como polinizadores de estas plantas (Montalvo y Ackerman, 1986; Chouteau *et al.*, 2007; Franz, 2007; Hentrich *et al.*, 2010).

Dentro de los diferentes géneros (p. ej. *Anthurium*, *Monstera* o *Spathiphyllum*), las recompensas varían de acuerdo al tipo de polinizador, y éstas pueden incluir desde polen, tejidos o perfumes florales, y en raros casos hasta néctar (Kraemer y Schmitt, 1999; Chouteau *et al.*, 2007; Franz, 2007; Hentrich *et al.*, 2010). Incluso, algunas especies de *Anthurium* presentan un sistema de polinización por engaño, en donde los polinizadores, particularmente moscas Drosophilidae, aparentemente no reciben recompensa (Schwerdtfeger *et al.*, 2002).

De igual manera como ocurre en los géneros con inflorescencia de trampa, en las Araceae con inflorescencia expuesta, la composición del perfume floral juega un papel importante en la atracción de sus polinizadores (Williams y Dressler, 1976; Croat, 1980; Kuanprasert

*et al.*, 1998; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2010). Sin embargo, en la mayoría de los estudios, particularmente en géneros con flores bisexuales, el registro sobre el ciclo de emisión y el análisis sobre la composición del perfume floral son frecuentemente excluidos (p. ej. Kraemer y Schmitt, 1999; Montalvo y Ackerman, 1986; Chouteau *et al.*, 2007, 2009; Franz, 2007). Muchas flores de este grupo de plantas, emiten olores “dulces y agradables” al ser humano, y otros “desagradables”, parecidos a fruta en descomposición (Croat 1980; Kuanprasert *et al.*, 1998; Schwerdtfeger *et al.*, 2002).

El ciclo de emisión del perfume floral puede variar a lo largo de la antesis (Kuanprasert *et al.*, 1998; Hentrich *et al.*, 2007); por ejemplo, en géneros polinizados por himenópteros, el perfume floral es “agradable”, y el tiempo de mayor emisión ocurre por lo general durante las mañanas (Montalvo y Ackerman, 1986; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2010). Algunos estudios mencionan que el perfume floral de la especie determina el grupo de insectos atraídos a las flores (Gerlach y Schill, 1991; Lewis *et al.*, 1988; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Schiestl y Dötterl, 2012), promueve la especificidad de los polinizadores y puede fungir como medio para aislar especies simpátricas a nivel reproductivo (Armbruster *et al.*, 1989; Hentrich *et al.*, 2010).

El género *Spathiphyllum* comprende 50 especies, 47 de las cuales están restringidas al Neotrópico (Cardona, 2004). Se distribuyen desde el Sur de México y en toda América Central, al Sur de Perú y Brasil (Amazonía, Centro-Oeste y Noreste; Bunting, 1960; Mayo *et al.*, 1997; Cardona, 2004). Las otras tres especies se encuentran en Asia, en las Filipinas e Indonesia (Nicolson, 1968; Cardona, 2004). Para México se reportan siete especies, de las cuales cuatro se encuentran en el estado de Veracruz (Acebey y Krömer, 2008; Croat y Acebey, 2015). Estas plantas crecen por lo general en lugares húmedos y sombríos, que pueden ser inundados ocasionalmente, a menudo formando poblaciones a lo largo de los márgenes de ríos, arroyos y pantanos (Bunting, 1960; Croat, 1998; Bown, 2000).

Los limitados estudios indican que las especies del género *Spathiphyllum* son polinizadas por himenópteros, que incluyen abejas Euglossini machos y Meliponini (Williams y Dressler, 1976; Montalvo y Ackerman, 1986). Según los estudios, cada especie de este



género produce un perfume diferente que atrae a distintas especies de polinizadores (Williams y Dressler, 1976; Montalvo y Ackerman, 1986; Hentrich *et al.*, 2010). En el caso de las Euglossini, la polinización la realizan de una forma similar a las orquídeas de perfume (Roubik y Hanson, 2004), en donde las fragancias florales, además de actuar como atrayentes, constituyen también la recompensa (Ackerman, 1983; Gerlach y Schill, 1991). Por otro lado, la polinización por abejas Meliponini, se lleva a cabo cuando estos insectos visitan las inflorescencias de estas plantas en busca de polen en fase masculina y por error visitan las inflorescencias en fase femenina (Montalvo y Ackerman, 1986; Ackerman y Roubik, 2012).

*Spathiphyllum cochlearispathum* (Liebm.) Engl. y *S. ortgiesii* Regel son especies que se distribuyen de México a Costa Rica, y de México hasta Honduras, respectivamente (Bunting, 1960; Acebey y Krömer, 2008; Díaz-Jiménez *et al.*, 2015). Cada especie se encuentra en diferentes tipos de vegetación en la región de Los Tuxtlas (entre los 100 y 1,000 m s.n.m; Acebey y Krömer, 2008), ubicado en el sureste de Veracruz y su biología reproductiva es prácticamente desconocida. Sólo en el caso de *S. ortgiesii*, Gerlach y Schill (1991) documentaron sobre la composición del perfume floral de esta especie cultivada bajo condiciones de invernadero, y con base a la composición del aroma, se infiere sobre sus posibles polinizadores.

Teniendo en cuenta la escasa información sobre la biología reproductiva del género *Spathiphyllum*, el presente estudio tiene como finalidad incrementar el conocimiento del género, abordando aspectos como el ciclo de la floración de ambas especies, los visitantes y/o polinizadores, la presencia y composición del perfume floral de cada especie, así como determinar si ambas especies tienen la capacidad de autopolinizarse.

## 1.2 ANTECEDENTES

Los insectos polinizadores muestran preferencias por diferentes perfumes florales, lo que puede propiciar una mayor constancia floral, es decir, visitas repetidas y casi únicas a un solo tipo de flor (Waser, 1986; Knudsen *et al.*, 2006; Dötterl y Vereecken, 2010). Las plantas polinizadas por abejas tienen por lo general perfume floral “agradable y dulce” para el olfato humano (Proctor *et al.*, 1996). Estos himenópteros detectan un amplio rango de compuestos del perfume floral, y en algunos casos, pueden discriminar entre compuestos individuales y/o diferentes combinaciones de éstos (Dobson, 2006).

Aunque el perfume floral funciona principalmente como medio para atraer y guiar a los polinizadores a las flores (Robacker *et al.*, 1988; Knudsen *et al.*, 2006; Dötterl y Vereecken, 2010), en las Araceae representan un factor importante para la reproducción sexual de sus especies, como lo indican diversos estudios (p. ej. Kite *et al.*, 1995; Patt *et al.*, 1995; Vogel y Martens, 2000; Hentrich *et al.*, 2007, 2010; Dötterl *et al.*, 2012). En general, el perfume floral de las plantas polinizadas por abejas se componen principalmente de terpenoides, y en menor número los benzenoides y derivado de lípidos (Dobson, 2006 y citas adentro). El número de compuestos reportados en Araceae polinizadas por abejas con flores bisexuales es variado entre las especies (Gerlach y Schill, 1991; Schwerdtfeger *et al.*, 2002). En los géneros como *Anthurium* y *Spathiphyllum*, se han reportado entre ocho y 36 compuestos (Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2007; 2010). En estos géneros, así como en otras familias que tienen especies con síndrome de polinización por abejas Euglossini y/o Meliponini (p. ej., Araceae, Gesneriaceae, Orchidaceae, Solanaceae; Roubik y Hanson, 2004), las clases químicas dominantes son los terpenoides, seguido de los compuestos aromáticos o benzenoides (Williams, 1983; Gerlach y Schill, 1991; Knudsen, 1999; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2007; 2010).

Pellmyr y Thien (1986) mencionan que los compuestos volátiles del perfume floral pudieron haber evolucionado de compuestos disuasivos a defensivos para la protección de los tejidos florales. En las primeras angiospermas, Knudsen *et al.* (2006) hipotetizan que estos compuestos sirvieron como señales olfativas para polinizadores primitivos (como

escarabajos; Gottsberger, 1988), con la finalidad de atraerlos a sitios de apareamiento o alimentación, a cambio de exportar el polen. La selección natural favorece la producción de perfumes florales que atraen al gremio de polinizadores más efectivo (aquellos que contribuyan más a la adecuación de la planta), modificando la principal clase química del perfume floral, la cantidad de compuestos volátiles producidos, así como el tiempo y duración de la producción, para adaptarse a la óptima condición que favorece la reproducción de las plantas (Pellmyr y Thien, 1986). En muchas especies de Araceae con inflorescencia expuesta y Orchidaceae Neotropicales, el perfume floral pudo haber evolucionado de manera convergente para compartir muchos compuestos que resultan atractivos para abejas (Wright & Schiestl, 2009), particularmente de la tribu Euglossini (Roubik y Hanson, 2004).

Según Bown (2000), las flores bisexuales de *Spathiphyllum* no son especializadas, ya que presentan recompensas expuestas y el polen que producen es colectado principalmente por abejas Euglossini hembras, que son atraídas por los olores dulces asociados con este género. Sin embargo, otros estudios indican que la polinización en *Spathiphyllum* está asociada principalmente a las abejas Euglossini machos, las cuales colectan perfumes de la inflorescencia (Williams y Dressler, 1976; Hentrich *et al.*, 2010), así como a las abejas Meliponini que colectan polen (Montalvo y Ackerman, 1986; Ackerman y Roubik, 2012). En el caso de las abejas Euglossini machos, la recolección del perfume se realiza raspando con sus patas delanteras las superficies de las flores, y almacenan la esencia del perfume en una masa de fibras en forma de red de sus patas posteriores (Roubik y Hanson, 2004). En estas abejas, el perfume funciona como atrayente y al mismo tiempo como recompensa (Gerlach y Schill, 1991).

En algunos grupos de plantas con flores primitivas, donde se carece de pétalos, el perfume floral es producido por los estambres y estaminodios (Endress, 1994). Sin embargo, las Araceae con flores bisexuales, como las especies del género *Spathiphyllum*, carecen de estaminodios y la emisión del perfume floral se presenta también en fase femenina (Hentrich *et al.*, 2010). Roubik y Hanson (2004) mencionan que las abejas Euglossini machos colectan perfumes florales de la zona donde es liberado (o de máxima

concentración). Las estructuras asociadas a la liberación del perfume floral son conocidas como osmóforos, los cuales pueden presentar formas variadas entre especies, incluso de un mismo género (Stern *et al.*, 1986; Curry *et al.*, 1991; Vogel y Martens, 2000).

Uno de los primeros estudios (Williams y Dressler, 1976) en *Spathiphyllum*, menciona que se ha observado a las abejas Euglossini machos como los polinizadores de varias especies Neotropicales. Además documentan, que los perfumes florales de estas especies son similares a muchas especies de orquídeas como *Catasetum*, *Gongora*, *Stanhopea* y otros miembros de las subtribu Catasetinae y Gongoreae, que también son polinizadas por este grupo de abejas. Bajo condiciones de invernadero, Gerlach y Schill (1991) analizaron los perfumes florales de tres especies cultivadas de *Spathiphyllum* (*S. cannaefolium*, *S. ortgiesii* y *S. wallisii*), según el cual, la mayoría de los compuestos identificados también se encuentran en orquídeas de perfume, y son altamente atractivos para abejas Euglossini machos.

En *S. humboldtii*, Hentrich *et al.* (2010) encontraron seis compuestos principales (exclusivamente terpenoides) del análisis de los perfumes florales de esta especie. Ellos determinaron que éstos compuestos atraen a las abejas Euglossini machos, que incluyen cinco especies del género *Euglossa*, una especie de *Eulaema* y *Exaerete*, respectivamente, siendo estos sus específicos polinizadores. Sin embargo, Lewis *et al.* (1988) y Chuah *et al.* (1996), analizaron los perfumes florales de *S. cannaefolium* (una especie de origen americano cultivada en Asia; Bown, 2000), y determinaron que los compuestos encontrados como acetato de bencilo y metil eugenol, atraen a las moscas asiáticas de la fruta. La mezcla de compuestos produce un perfume “agradable” atractivo a moscas (ver Woodcock *et al.*, 2014). Sin embargo, no se ha determinado a estos insectos como los polinizadores de *S. cannaefolium*.

En *S. friedrichsthalii*, una especie Centroamericana, Montalvo y Ackerman (1986) determinaron a las abejas del género *Trigona* (Meliponini), como los principales polinizadores de esta especie. Además, comprobaron que las abejas euglosinas representaron una minoría de las visitas (1.5% del total). Otras especies de abejas de la

familia Halictidae, fueron determinados sólo como ladrones de polen, y aunque se registró la presencia de perfume floral fuerte en las inflorescencias de esta especie, su composición no fue documentada. Estos mismos autores, realizaron pruebas de autopolinización en *S. friedrichsthalii*, y determinaron que esta especie no se autopoliniza. Ellos concluyen que el bajo número de frutos producidos en plantas aisladas de polinizadores, puede ser resultado de granos de polen de otras inflorescencias, dispersado por el viento y/o por hormigas. En contraste, Hentrich *et al.* (2010) encontraron que plantas de *S. humboldtii*, en ausencia de polinizadores, produce gran cantidad de frutos con semillas viables, lo cual podría ser resultado de apomixis.

### **1.3 PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN**

¿Cuál es la duración del ciclo de floración de *Spathiphyllum cochlearispathum* y *S. ortgiesii*?

¿Cuál es la fauna de visitantes florales y los polinizadores de cada especie de *Spathiphyllum*?

¿Cuál es la composición química del perfume floral que produce cada especie de *Spathiphyllum* y qué relación tienen con los polinizadores?

¿Ocurre autopolinización en las dos especies de estudio?

### **1.4 HIPÓTESIS**

- 1) Las especies en estudio tendrán un ciclo de floración similar a lo documentado en otras especies del género.
- 2) Ambas especies serán visitadas por abejas y moscas, además estas serán diferentes para cada especie en estudio.

- 3) Las abejas de las tribus Euglossini y Meliponini serán los polinizadores de ambas aráceas, debido su conducta de forrajeo y a que visitarán ambas fases de la antesis.
- 4) Los componentes del perfume de cada especie serán diferentes, pero ambos estarán dominados por terpenoides y benzenoides.
- 5) El perfume floral será atrayente para abejas Meliponini y a su vez, atrayente y recompensa para abejas Euglossini.
- 6) Ambas especies de *Spathiphyllum* serán xenógamas obligadas, ya que serán protogínicas sin traslape de fases, como en otras especies del mismo género, por lo tanto, necesitarán la visita de polinizadores para producir frutos con semillas.

## **1.5 OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Conocer la biología floral y reproductiva de *Spathiphyllum cochlearispathum* y *S. ortgiesii* (Araceae) en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

### **Objetivos particulares**

- a) Determinar la fenología de la floración de ambas aráceas.
- b) Determinar la fauna de visitantes florales de ambas especies y sus polinizadores.
- c) Analizar y comparar el perfume floral en relación a sus polinizadores.
- d) Determinar la capacidad de autopolinización de ambas especies.

## 1.6 LITERATURA CITADA

Acebey, A. y T. Krömer. 2008. Diversidad y distribución de Araceae de la Reserva de la Biosfera los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 465-471.

Ackerman, J.D. 1983. Specificity and mutual dependency of the orchid-euglossine bee interaction. *Biological Journal of the Linnean Society* 20: 301-314.

Ackerman, J.D. y D.W. Roubik. 2012. Can extinction risk help explain plant-pollinator specificity among euglossine bee pollinated plants? *Oikos* 212: 1821-1827.

Armbruster, W.S., S. Keller, M. Matsuki y T.P. Clausen. 1989. Pollination of *Dalechampia magnoliifolia* (Euphorbiaceae) by male Euglossine bees. *American Journal of Botany* 76: 1279-1285.

Barabé, D. y C. Lacroix. 2001. Aspects of floral development in *Philodendron grandifolium* and *Philodendron megalophyllum* (Araceae). *International Journal of Plant Sciences* 162: 47-57.

Bown, D. 2000. Aroids. Plants of the Arum family, 2nd ed. Timber Press. Portland. 392 p.

Bunting, G.S. 1960. A revision of *Spathiphyllum* (Araceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10: 1-53.

Cardona, F. 2004. Synopsis of the genus *Spathiphyllum* (Araceae) in Colombia. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 448-456.

Chouteau, M., M. McClure y M. Gibernau. 2007. Pollination ecology of *Monstera obliqua* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 23: 607-610.

Chouteau, M., D. Barabé y M. Gibernau. 2009. Flowering and thermogenetic cycles in two species of *Monstera* (Araceae). *Bulletin de la Société d' Histoire Naturelle de Toulouse* 145: 5-10.

Chuah, C.H., L.E. Ooi y S.H. Goh. 1996. New male fruitfly attractants from spadix of *Spathiphyllum cannaefolium* (Araceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 24: 189-193.

Croat, T.B. 1980. Flowering behavior of the Neotropical genus *Anthurium* (Araceae). *American Journal of Botany* 67: 888-904.

Croat, T.B. 1981. A revision of *Syngonium* (Araceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68: 565-651.

Croat, T.B. 1988. Ecology and life forms of Araceae. *Aroideana* 11: 4-55.

Croat, T.B. 1997. A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 311-704.

Croat, T.B. 1998. Tropical aroids: taxonomy, diversity and ecology. En: Mathew, P. y M. Sivadasan. Eds. *Diversity and taxonomy of tropical flowering plants*, pp. 235-286, Mentor, Calicut.

Croat, T.B. 2004. Revision of *Dieffenbachia* (Araceae) of Mexico, Central America and the West Indies. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 668-772.

Croat, T.B. y A. Acebey. 2015. Araceae. Flora de Veracruz. Fascículo 164. Instituto de Ecología A, C., Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Xalapa.

Curry, K.J., L.M. McDowell, W.S. Judd y W.L. Stern. 1991. Osmophores, Floral Features, and Systematics of *Stanhopea* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 78: 610-623.



Díaz-Jiménez, P., M.A. Guadarrama-Olivera y T.B. Croat. 2015. Diversidad florística de Araceae en el estado de Tabasco, México. *Botanical Sciences* 93: 131-142.

Dobson, H.E.M. 2006. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. En: Dudareva, N y E. Pichersky. Eds. *Biology of floral scent*. Taylor & Francis, pp. 147-198, Boca Raton.

Dötterl, S. y N.J. Vereecken. 2010. The chemical ecology and evolution of bee-flower interactions: a review and perspectives. *Canadian Journal of Zoology* 88: 668-697.

Dötterl, S., A. David, W. Boland, I. Silberbauer-Gottsberger y G. Gottsberger. 2012. Evidence for behavioral attractiveness of methoxylated aromatics in a dynastid scarab beetle-pollinated Araceae. *Journal of Chemical Ecology* 38: 1539-1543.

Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 511 p.

Franz, N. 2007. Pollination of *Anthurium* (Araceae) by derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 55: 269-277.

Gerlach, G. y R. Schill. 1991. Composition of orchid scents attracting euglossine bees. *Botanica Acta* 104: 379-391.

Gibernau, M. 2003. Pollinators and visitors of aroid inflorescences. *Aroideana* 26: 66-83.

Gibernau, M. y D. Barabé. 2002. Pollination ecology of *Philodendron squamiferum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany* 80: 316-320.

Gibernau, M., D. Barabé., D. Labat., P. Cerdan y A. Dejean. 2003. Reproductive biology of *Montrichardia arborescens* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 19: 103-107.

Gibernau, M., M. Chartier y D. Barabé. 2010a. Recent advances towards an evolutionary comprehension of Araceae pollination. En: Seberg, O., G. Petersen, A.S. Barfod y I.D. Jerrold. Eds. *Diversity, phylogeny, and evolution in the monocotyledons*. Aarhus University Press, pp. 101-114, Denmark.

Gibernau, M., M. Chouteau, K. Lavallée y D. Barabé. 2010b. Notes on the phenology, morphometry and floral biology of *Anaphyllopsis americana* (Araceae). *Aroideana* 33: 183-191.

Gottsberger, G. 1988. The reproductive biology of primitive angiosperms. *Taxon* 37: 630-643.

Gottsberger, G. y A. Amaral. 1984. Pollination strategies in Brazilian *Philodendron* species. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 97: 391-410.

Gottsberger, G., I. Silberbauer-Gottsberger y S. Dötterl. 2013. Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 299: 793-809.

Hentrich, H., R. Kaiser y G. Gottsberger. 2007. Floral scent collection at the perfume flowers of *Anthurium rubrinervium* (Araceae) by the kleptoparasitic orchid bee *Aglae caerulea* (Euglossini). *Ecotropica* 13: 149-155.

Hentrich, H., R. Kaiser y G. Gottsberger. 2010. Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant Biology* 12: 587-596.

Kite, G.C. 1995. The floral odour of *Arum maculatum*. *Biochemical Systematics and Ecology* 23: 343-354.

Knudsen, J.T. 1999. Floral scent differentiation among coflowering, sympatric species of *Geonoma* (Araceae). *Plant Species Biology* 14: 137-142.

Knudsen, J.T., R. Eriksson, J. Gershenzon y B. Stahl. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *The Botanical Review* 72: 1-120.

Kraemer, M. y U. Schmitt. 1999. Possible pollination by hummingbirds in *Anthurium sanguineum* Engl. (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 217: 333-335.

Kuanprasert, N., A.R. Kuehnle y C.S. Tang. 1998. Floral fragrance compounds of some *Anthurium* (Araceae) species and hybrids. *Phytochemistry* 49: 521-528.

Lewis, J.A., C.J. Moore, M.T. Fletcher, R.A. Drew y W. Kitching. 1988. Volatile compounds from the flowers of *Spathiphyllum cannaefolium*. *Phytochemistry* 27: 2755-2757.

Madison, M. 1977. A revision of *Monstera* (Araceae). *Contributions from the Gray Herbarium* 207: 3-100.

Maia, A.C.D., C. Schlindwein, D.M.A.F. Navarro y M. Gibernau. 2010. Pollination of *Philodendron acutatum* (Araceae) in the Atlantic forest of Northeastern Brazil: A single scarab beetle species guarantees high fruit set. *International Journal of Plant Sciences* 171: 740-748.

Mayo, S.J., J. Bogner y P.C. Boyce. 1997. The genera of Araceae. Kew Publishing, London, Great Britain. 370 p.

Montalvo, A.M. y J.D. Ackerman. 1986. Relative pollinator effectiveness and evolution of floral traits in *Spathiphyllum friedrichsthali* (Araceae). *American Journal of Botany* 73: 1665-1676.

Nicolson, D.H. 1968. The genus *Spathiphyllum* in the east Malesian and west Pacific Islands (Araceae). *Blumea* 16: 119-121.

Patt, J.M., J.C. French, C. Schal, J. Lech y T.G. Hartman. 1995. The pollination biology of Tukahoe, *Peltandra virginica* (Araceae). *American Journal of Botany* 82: 1230-1240.

Pellmyr, O. y L.B. Thien. 1986. Insect reproduction and floral fragrances: keys to the evolution of the angiosperms? *Taxon* 35: 76-85.

Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Harper Collins New Naturalist, Londres. 487 p.

Robacker, D.C., B.J.D. Meeuse y E.H. Erickson. 1988. Floral aroma: How far will plants go to attract pollinators? *BioScience* 38: 390-398.

Roubik, D.W. y P.E. Hanson. 2004. Abejas de orquídeas de la América Tropical: Biología y guía de campo. INBio Press, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 370 p.

Schiestl, F.P. y S. Dötterl. 2012. The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? *Evolution* 66: 2042-2055.

Schwerdtfeger, M., G. Gerlach y R. Kaiser. 2002. Anthecology in the Neotropical genus *Anthurium* (Araceae): a preliminary report. *Selbyana* 23: 258-267.

Seymour, R.S., C.R. White y M. Gibernau. 2003. Heat reward for insect pollinators. *Nature* 426: 243-244.

Stern, W.L., K.J. Curry y M. Whitten. 1986. Staining fragrance glands in orchid flowers. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 288-297.

Vogel, S. y J. Martens. 2000. A survey of the function of the lethal kettle traps of *Arisaema* (Araceae), with records of pollinating fungus gnats from Nepal. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 61-100.

Waser, N.M. 1986. Flower constancy: Definition, cause, and measurement. *The American Naturalist* 127: 593-603.

Williams, N.H. 1983. Floral fragrances as cues in animal behavior. En: Jones, C.E. y R.J. Little. Eds. *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, pp. 50-72, New York.

Williams, N.H. y R.L. Dressler. 1976. Euglossine pollination of *Spathiphyllum* (Araceae). *Selbyana* 1: 349-356.

Wright, G.A y F.P. Schiestl. 2009. The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signaling of floral rewards. *Functional Ecology* 23: 841-851.

Woodcock, T.S., B.M.H. Larson, P.G. Kevan, D.W. Inouye y K. Lanau. 2014. Flies and flowers II: Floral attractants and rewards. *Journal of Pollination Ecology* 12: 63-94.

Young, H.J. 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae). *American Journal of Botany* 73: 931-944.

## **CAPÍTULO 2**

# **BIOLOGÍA FLORAL Y REPRODUCTIVA DE *Spathiphyllum cochlearispathum* Y *Spathiphyllum ortgiesii* (ARACEAE) EN LA RESERVA DE LA BIOSFERA LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO**

## 2.1 INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la biología reproductiva de especies de Araceae Neotropicales son aún muy limitados (ver Valerio, 1983; Croat, 1997; Chouteau *et al.*, 2007). Gibernau (2003, 2011) documenta los polinizadores de cerca de 165 especies de Araceae en 58 géneros, es decir, aproximadamente del 5% de todas las especies descritas de la familia; sin embargo, mucha de la información existente se ha obtenido sólo a través de observaciones esporádicas en campo y colecciones entomológicas (Williams y Dressler, 1976; Madison, 1977; Croat, 1980). Además, solo existen estudios completos para menos del 50% de las especies enlistadas por Gibernau (2003, 2011), lo que representa una cifra muy baja considerando la gran diversidad de esta familia.

Las Araceae con flores unisexuales han sido más estudiadas que aquellas con flores bisexuales (Mayo *et al.*, 1997 y citas adentro). Además, en la mayoría de los géneros con flores bisexuales, particularmente en el género *Spathiphyllum*, los estudios sobre los sistemas de polinización están escasamente documentados. Se ha reportado abejas (Euglossini, Trigonas, Halictidae), escarabajos (Chrysomelidae) y moscas (Drosophilidae y Tephritidae) como visitantes y/o polinizadores de algunas de las especies de *Spathiphyllum* (Gibernau, 2003, 2011), y sólo los trabajos de Montalvo y Ackerman (1986) y Hentrich *et al.* (2010), describen en forma más completa la biología reproductiva en dos de las 50 especies conocidas del género. El primer estudio documenta sobre la fenología de la floración, sistema reproductivo, visitantes y el polinizador más efectivo de *S. friedrichsthali* en la isla de Barro Colorado, Panamá. Mientras que en el segundo trabajo, se determinó la morfología floral, fenología de la floración, sistema reproductivo, polinizadores y la composición química de los perfumes florales de *S. humboldtii* en la Guayana Francesa.

Montalvo y Ackerman (1986) reportan a las abejas Meliponini y Euglossini como los polinizadores de *S. friedrichsthali*. El primer grupo de abejas, visita las inflorescencias para colectar polen en fase masculina, y por error visita las inflorescencias en fase femenina. De acuerdo a su conducta y al efecto de los visitantes en la producción de frutos

y semillas, estas abejas representan los polinizadores más efectivos de esta especie. En el caso de las Euglossini, las inflorescencias son visitadas principalmente por los machos, para coleccionar las fragancias florales que emiten las inflorescencias durante la antesis. Estas abejas visitan las inflorescencias en ambas fases de la antesis para coleccionar sus perfumes florales, como ocurre en muchas especies de orquídeas de perfume (p. ej. *Catasetum*, *Gongora*, *Lycaste*, *Mormodes*; Roubik y Hanson, 2004). Un tercer grupo de visitantes florales, las abejas de la familia Halictidae, son reportados como robadores de polen. Por su parte, Hentrich *et al.* (2010) determinaron en *S. humboldtii*, que las abejas Euglossini machos son sus principales polinizadores. En esta misma especie, estos autores encontraron que otros visitantes como abejas Meliponini (p. ej. *Plebeia*, *Tetragona* y *Trigona*), así como escarabajos Curculionidae y moscas de la familia Syrphidae, realizaron algunas visitas en una sola fase de la antesis (masculina), y carecieron de importancia como polinizadores.

En otras especies de *Spathiphyllum*, como *S. cannaefolium*, *S. wallisii* y *S. ortgiesii*, los estudios se han basado únicamente en el análisis de las fragancias florales (Lewis *et al.*, 1988; Gerlach y Schill, 1991; Chuah *et al.*, 1996), así como en observaciones no sistemáticas (Williams y Dressler, 1976). Las fragancias florales de *S. cannaefolium*, especie neotropical cultivada en Asia, atraen moscas de la fruta y es utilizada en el norte de Tailandia para reducir la infestación de los árboles frutales (Lewis *et al.*, 1988; Chuah *et al.*, 1996). Sin embargo, al igual que las otras dos especies Neotropicales, *S. wallisii* y *S. ortgiesii* (Bunting, 1960; Bown, 2000), y de acuerdo a los compuestos registrados en sus fragancias florales, se cree que sus polinizadores podrían ser las abejas Euglossini machos (Gerlach y Schill, 1991). De hecho, Williams y Dressler (1976) reportan varias especies de éstas abejas de los géneros *Eulaema*, *Exaerete* y *Euglossa*, como los polinizadores de *S. cannaefolium* en Colombia, Brasil y Venezuela.

Otros aspectos relacionados con la reproducción de *Spathiphyllum* son prácticamente desconocidos. Por dicha escases de la información disponible hasta ahora, el presente estudio tiene como objetivo conocer y comparar la biología reproductiva de *S. cochlearispathum* y *S. ortgiesii* en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, en Veracruz, México. Para lo cual, se determinaron los siguientes aspectos biológicos y ecológicos



asociados a su reproducción en ambas especies: la fenología de la floración, la fauna de visitantes florales y sus polinizadores, análisis, composición y comparación del perfume floral y la relación con sus polinizadores, así como la capacidad de autopolinización en ambas especies.

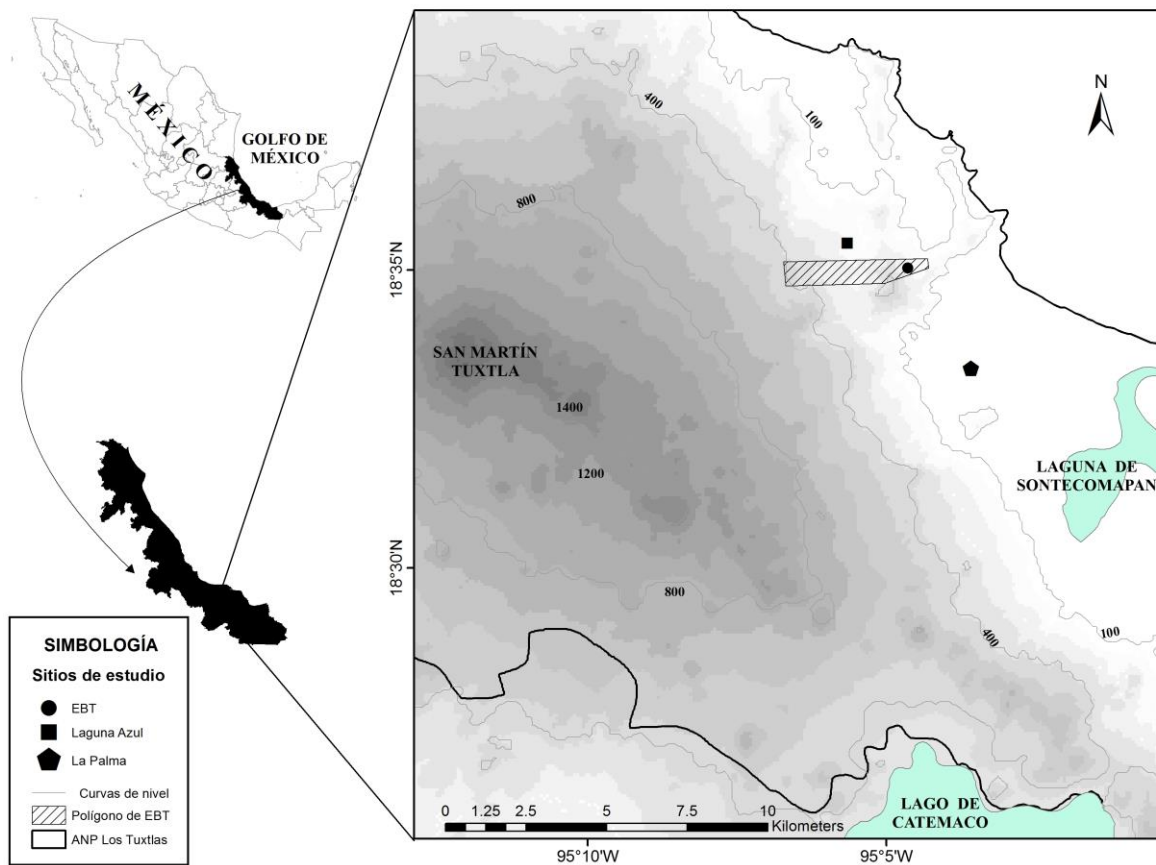
Las hipótesis de este trabajo son: 1) Las especies en estudio tendrán un largo ciclo de floración como ocurre con otras especies del género; 2) Ambas especies serán visitadas por abejas y moscas, las abejas de las tribus Euglossini y Meliponini serán sus principales polinizadores y serán diferentes para cada especie; 3) La composición química de los perfumes florales será diferente entre las dos especies; 4) En las dos especies no ocurrirá autopolinización, por lo cual dependerán de la visita de polinizadores para producir frutos con semillas.

## **2.2 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.2.1 Área de estudio**

El presente estudio se realizó en tres sitios: el primero es La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBT) de la UNAM (18°43'N, 95°25'W), la cual cubre una superficie de 640 hectáreas de área protegida, localizada al oriente del volcán San Martín Tuxtla en un intervalo altitudinal de 120 a 530 msnm (Figura 1). El segundo sitio es conocido como "Laguna Azul" (18°35'N, 95°05'W), perteneciente a la Colonia Adolfo Ruíz Cortines del municipio de San Andrés Tuxtla. Este sitio se encuentra al norte de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, entre los 100 y 150 msnm (Durand-Smith y Ruiz, 2009). Ambos sitios de estudio se encuentran en línea recta de 2.14 km aprox. La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, se localiza dentro de la zona núcleo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, ubicada en el sureste del estado de Veracruz (CONANP, 2006), mientras que Laguna Azul se encuentra dentro de la zona de amortiguamiento (Subzona de aprovechamiento sustentable de los recursos naturales).

El tercer sitio, la localidad de La Palma (Figura 1), fue incluido en este estudio exclusivamente para tomar muestras adicionales del perfume floral de *S. cochlearispathum*. Este sitio se encuentra en línea recta a 3 km aproximadamente del primer sitio de estudio y a 5 km de Laguna Azul. Se encuentra dentro de la zona de amortiguamiento (Subzona de aprovechamiento sustentable de los ecosistemas; CONANP, 2006). El clima en la región es cálido-húmedo, siendo una de las cinco áreas de México en donde la precipitación media anual supera los 4,000 mm (Guevara *et al.*, 2004).



**Figura 1.** Localización de los tres sitios de estudio, EBT, Laguna Azul y La Palma, en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

En la reserva de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, el tipo de vegetación es la selva alta perennifolia, en donde se reportan 943 especies de plantas vasculares, distribuidas en 545 géneros y 137 familias (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Las familias con mayor número de especies son Orchidaceae, Polypodiaceae, Asteraceae, Fabaceae y Rubiaceae.

Los géneros más representativos son *Epidendrum* (Orchidaceae), *Ficus* (Moraceae), *Piper* y *Peperomia* (Piperaceae), *Psychotria* (Rubiaceae) y *Eupatorium* (Asteraceae). En este lugar, *S. ortgiesii* crece en el interior de la selva, por lo general de forma dispersa (Figura 2). Ya que el sotobosque en las selvas tropicales es por lo general un sitio donde penetra poca luz y con un microclima húmedo (Kang y Bawa, 2003), esta especie parece crecer favorablemente bajo estas condiciones.



**Figura 2.** Individuos de *Spathiphyllum ortgiesii* creciendo en el interior de la selva alta perennifolia en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, San Andrés Tuxtla, Veracruz.

La “Laguna Azul” es un cuerpo de agua ubicada al norte de la EBT que se encuentra adjunto a un continuo de selva alta perennifolia en la parte sur, y al sureste colinda con un área abierta de más de una hectárea de pastizal. Al noreste colinda con otra gran extensión de selva alta perennifolia y algunas cabañas abandonadas, y en la parte norte, noroeste y suroeste, se encuentra junto a angostos cordones de vegetación de selva alta perennifolia adyacentes a grandes extensiones de pastizales. Algunas de las especies características de la selva alta perennifolia, presentes en los alrededores de este sitio son árboles como



*Brosimum alicastrum*, *Ficus* spp., *Lonchocarpus cruentus* y *Poulsenia armata*. En el sotobosque hay algunas palmas como *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea tepejilote*, así como otras formas biológicas, principalmente lianas y hemiepífitas de la familia Araceae (Guevara *et al.*, 2004). Los árboles característicos de los potreros son por lo general introducidos y cultivados, como los cítricos (*Citrus* spp.) y otros frutales (*Psidium guajava* o *Byrsonima crassifolia*; Guevara *et al.*, 1997). En este sitio, *S. cochlearispathum* se encuentra representado por individuos aglomerados (> 100) dentro y en las orillas de este cuerpo de agua (Figura 3). Un gran número de individuos crece expuesto a la luz solar, mientras que otros crecen bajo sombra de algunas especies arbóreas, principalmente Moraceae. Esta especie se encuentra asociada con otras hierbas terrestres como *Heliconia* sp., *Colocasia esculenta* (especie de Araceae asiática cultivada en América), y adjunto al continuo de la selva alta perennifolia con algunas plantas de *S. ortgiesii*, que por lo general crece de forma dispersa sin formar poblaciones agregadas.



**Figura 3.** Individuos agrupados de *Spathiphyllum cochlearispathum* creciendo en las orillas de Laguna Azul, San Andrés Tuxtla, Veracruz.

La localidad La Palma se encuentra rodeada de extensos terrenos usados para la ganadería y agricultura. En este sitio, *S. cochlearispathum* se encuentra creciendo dentro y en la orilla de un pequeño arroyo, a una distancia entre 20 a 50 m de la carretera principal (Catemaco-Montepío; Figura 4), a menudo formando pequeñas poblaciones debajo de algunas especies arbóreas esparcidas, principalmente de las familias Fabaceae y Moraceae. Sin embargo, un gran número de individuos se encuentran totalmente expuestos a la luz solar.



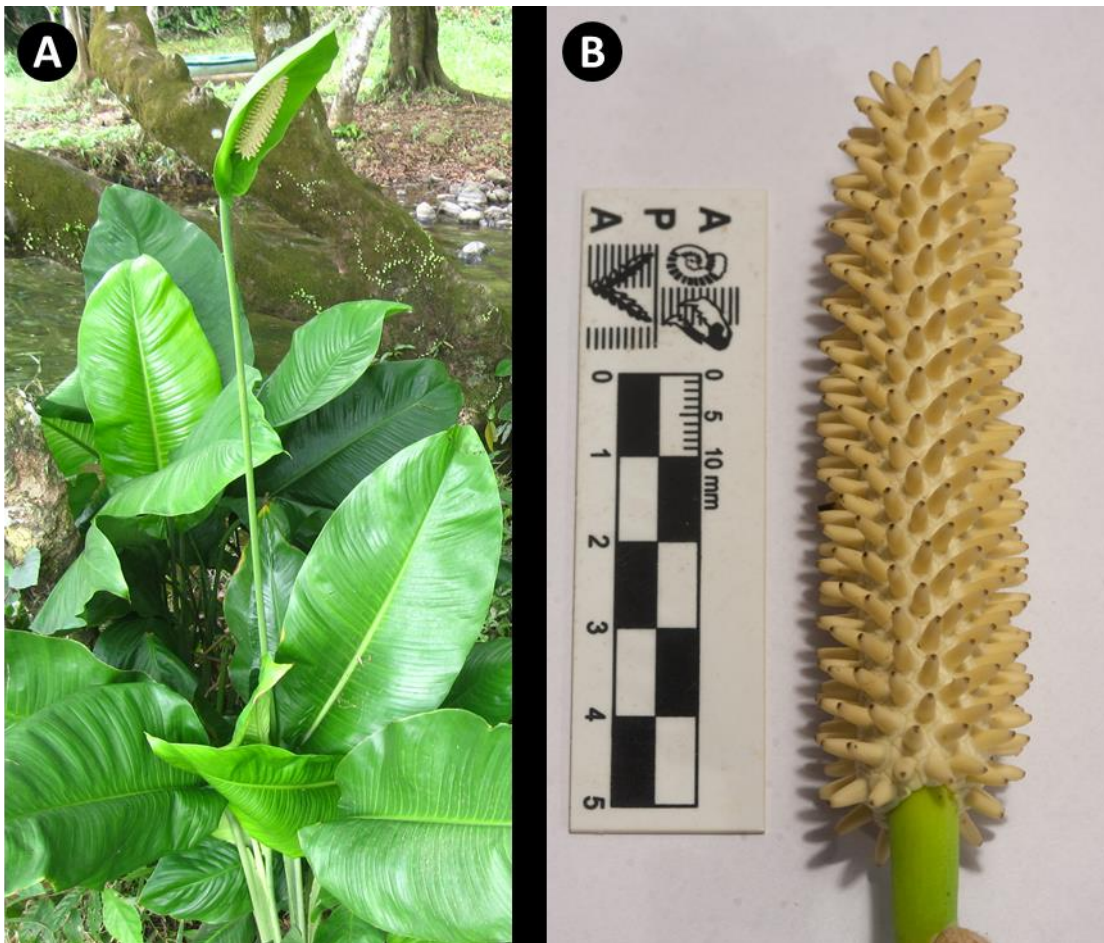
**Figura 4.** Individuos agrupados de *Spathiphyllum cochlearispathum* creciendo en un pastizal de La Palma, Catemaco, Veracruz.

### 2.2.2 Especies de estudio

*Spathiphyllum cochlearispathum* (Liebm.) Engl. es una especie terrestre de hasta 2 m de alto, que se distribuye de México a Costa Rica, desde el nivel del mar hasta cerca de los 1,600 msnm (Croat y Acebey, 2015). Habita en diferentes tipos de vegetación como la selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, bosque caducifolio, selva mediana subcaducifolia, pinar, manglar, vegetación riparia y áreas pantanosas (Croat y Acebey,



2015). Sin embargo, se encuentra principalmente en vegetación ruderal, perturbada y riparia, en donde forma agregaciones (Bunting, 1960; Díaz-Jiménez *et al.*, 2015). Se caracteriza por presentar láminas oblongas a oblongo-lanceoladas, y hasta estrechamente elípticas con la inflorescencia a menudo sobrepasando las hojas. Presenta un espádice de 5.5-11.5 cm de largo, sécil o sobre un estipe de 1 (-1.8) cm de largo, cuyo color es verde claro, luego blanco cremoso en antesis, y finalmente verde oscuro en fructificación. Los pistilos puntiagudos son emergentes (Figura 5); el ovario tri-locular, superpuesto, con entre 6 y 16 óvulos por ovario. Los frutos son obovoides, rostrados, de hasta 1 cm de largo; semillas oblicuo-ovoides hasta oblongas de hasta 4 mm de largo (Croat y Acebey, 2015).



**Figura 5.** A) Individuo de *Spathiphyllum cochlearispathum* con inflorescencia en su hábitat ruderal; B) Inflorescencia en antesis de *S. cochlearispathum* (fase masculina).

*Spathiphyllum ortgiesii* Regel es una especie terrestre de hasta 60 cm de alto, que se distribuye en México y Honduras, desde el nivel del mar hasta cerca de los 1,100 msnm (Croat y Acebey, 2015). Habita en el interior de la selva natural, selva alta perennifolia, selva mediana subperennifolia, bosque caducifolio y bosque de encino con selva alta perennifolia (Croat y Acebey, 2015). Se caracteriza por presentar láminas elíptica-ob lanceoladas hasta anchamente elípticas, muy oblicuas, con la inflorescencia erecta-extendida con un pedúnculo de hasta 55 cm de largo y un espádice de 5-10 cm de largo, sobre un estipe de 0.5 (-1.8) cm de largo, y de color verde intermedio hasta blanco-verdusco. Los pistilos frecuentemente son comprimidos entre el estilo y el ovario, de color verde y blancos en antesis, prematuramente emergentes, exsertos y puntiagudos (Figura 6); el ovario tri-ocular (Bunting, 1960). Frutos ovoides menos 1 cm de largo y semillas oblongas de color café (P. Díaz-Jiménez, obs. pers.).

En las inflorescencias de *S. cochlearispathum* y *S. ortgiesii*, el espádice por lo general presentaba una posición inclinada, alcanzando un ángulo entre 30 a 45 grados. En ambas especies la espata es cuculada, y en algunas inflorescencias, la parte superior se dobla horizontal sobre el espádice. En plantas con pedúnculos inclinados o arqueados, la espata alcanza a cubrir casi por completo el espádice como un tipo de “sombrija”



**Figura 6.** A) Individuo de *Spathiphyllum ortgiesii* con inflorescencia en su hábitat de la selva alta perennifolia; B) Inflorescencia de *S. ortgiesii* en antesis (fase femenina).

### 2.2.3. Morfología floral y fenología de la floración

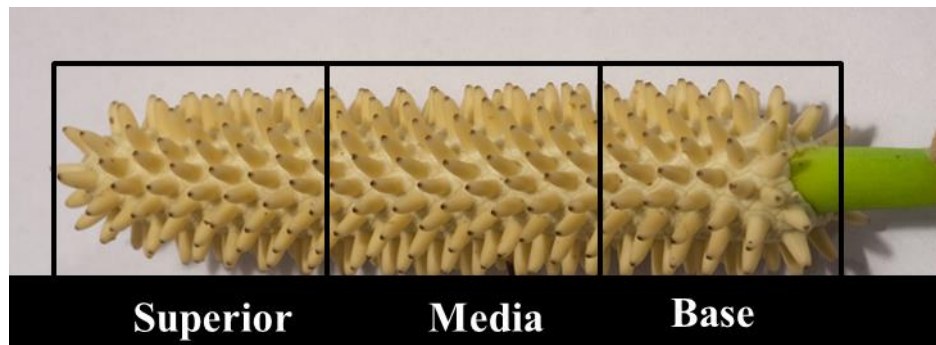
De diferentes individuos seleccionados al azar y de acuerdo a la metodología de Chouteau *et al.* (2006) para seleccionar una mínima cantidad de inflorescencias, se utilizaron cinco inflorescencias de *S. cochlearispathum* y cinco de *S. ortgiesii* (tres en fase masculina y dos en fase femenina por especie), las cuales fueron conservadas cerca de dos meses en etanol 70%. En ambas especies, se analizaron microestructuras florales (p. ej. estigma, estoma, superficie de los pistilos, polen y presencia de cristales de oxalato de calcio mezclados con polen), por medio de dos microscopios electrónicos de barrido (SEM): uno marca Zeiss DSM 942 (Zeiss, Oberkochen, Alemania) y otro FEI XL30 ESEM (FEI, Eindhoven, Holanda). Además, adicionalmente para observar las mismas microestructuras, se utilizaron



tres inflorescencias de *S. cochlearispathum* de origen mexicano y cultivado en el Jardín Botánico de Nymphenburg (Munich, Alemania). Las inflorescencias de entre 6 y 10 cm, fueron previamente conservadas en etanol de 70%. Para el análisis, se cortaron pequeños fragmentos del espádice, seleccionando flores de diferentes partes, las cuales se colocaron en propanol 70% y después en propanol 100%. Posteriormente, las flores de cinco inflorescencias de *S. cochlearispathum* y tres de *S. ortgiesii* se secaron usando la técnica “punto crítico de secado” en Ulm, Alemania (BAL-TEC CPD 030, Balzers, Liechtenstein). Por cuestiones logísticas y usando la misma técnica, las muestras de tres inflorescencias de *S. cochlearispathum* y dos de *S. ortgiesii* fueron secadas en Basilea, Suiza (Autosamdri-815, Maryland, USA). Esta técnica consiste en que una muestra orgánica hidratada, se seque sin que la muestra sufra algún daño y conserve su forma para su posterior análisis. Esto se logra pasando el agua contenida en los tejidos del estado líquido a la fase gas. De esta manera, la deformación en las muestras se evita ya que el proceso de secado tiene lugar por encima del punto crítico del líquido, donde el límite entre la fase líquida y la fase gas no existe (Watson *et al.*, 1980). Finalmente, las muestras se cubrieron con una capa fina de oro en Ulm, Alemania (Balzers Union Sputter Coater, Balzers, Liechtenstein) y en Basilea, Suiza (Leica EM ACE600 Sputter - Double Sputter Coater, Wetzlar, Alemania). Las muestras cubiertas con una capa fina de metal como el oro, producen sombras y dan lugar a una imagen con apariencia tridimensional que revela la forma y el tamaño (Rao, 2006).

En 17 inflorescencias de *S. cochlearispathum* y nueve de *S. ortgiesii* colectadas al azar en Laguna Azul y la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas respectivamente, y de acuerdo a la metodología propuesta por Croat (1980), se determinó manualmente el número de flores por inflorescencia y la longitud de los espádices con una cinta métrica. En siete inflorescencias de *S. cochlearispathum* y nueve de *S. ortgiesii* se determinó la longitud (mm) de los pistilos con una regla (nueve flores por inflorescencia en cada especie, tres en la base, tres en medio y tres en la parte superior de cada inflorescencia; Figura 7, Apéndice 1). En ambas especies se contó el número de óvulos por flor, utilizando un microscopio estereoscópico. En *S. cochlearispathum* se utilizaron 126 flores de seis inflorescencias, 21 flores por espádice (siete en la base, siete en medio y siete en la parte superior de cada inflorescencia). En *S. ortgiesii*, el número de óvulos se contó en 81 flores de nueve

inflorescencias, nueve flores por espádice (tres en la base, tres en medio y tres en la parte superior de cada inflorescencia; Chouteau *et al.*, 2006; Apéndice 1).



**Figura 7.** Inflorescencia de *Spathiphyllum cochlearispathum* en la cual se indican las flores de las tres zonas.

Utilizando un microscopio estereoscópico, se contó el número de anteras por flor en 45 flores de cinco inflorescencias de cada especie (15 flores por espádice, tres en la base, tres en medio y tres en la parte superior de cada inflorescencia; Apéndice 1). Para determinar la cantidad de granos de polen por antera, se eligieron diez anteras antes de emerger de diez flores diferentes, de cinco inflorescencias (tres en fase masculina y dos en fase femenina). Las anteras se depositaron en un recipiente y se aplicaron 5 ml de solución isotónica de CASYton (Schärfe System GmbH, Reutlingen, Alemania). Empleando un estereoscopio y un alfiler se abrió cada teca y se extrajeron los granos de polen, los cuales fueron depositados junto con la solución en tubos de plástico de 10 ml. Posteriormente, con un contador de células CASY TTC (Schärfe System GmbH, Reutlingen, Alemania), se determinó el número promedio de granos de polen por antera. De acuerdo a la relación polen/óvulo (Cruden, 1977), se determinó el sistema reproductivo de cada especie, para lo cual, se multiplicó el número de granos de polen de cada antera por cinco, el resultado se multiplicó por el número de anteras por flor y el número promedio final, se dividió entre el número promedio de óvulos por flor.

El estudio de la fenología se realizó siguiendo el método de Ollerton y Dafni (2005) entre marzo y junio del 2014, donde se seleccionaron 43 individuos de *S. cochlearispathum* (por

lo general plantas  $\geq 1$  m de alto) y 64 individuos de *S. ortgiesii* (plantas  $\geq 50$  cm de alto) antes del comienzo de la floración. Todos los individuos se marcaron con una cinta y se enumeraron con un marcador permanente para poder registrar los datos de la floración de cada uno. Posteriormente se observaron las inflorescencias diariamente desde el inicio hasta el final de la floración, en donde se registraron los siguientes datos: presencia de perfume floral, lo cual se determinó oliendo la inflorescencia (Schwerdtfeger *et al.*, 2002), duración de la floración de la inflorescencia (que incluye desde el inicio de la fase femenina hasta el final fase masculina), duración de la fase femenina, la cual se determinó con observación directa de los estigmas, y si estos presentaban una apariencia blanquizca y húmeda. Además se aplicaron gotas de peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ), para comprobar la receptividad estigmática con la formación de pequeñas burbujas (Galen y Plowright, 1987). Cuando los estigmas presentaban una apariencia oscura y marchita, se determinó que había terminado la fase femenina. Así mismo, se registró la duración de la fase masculina, comenzando con la emergencia de las primeras anteras hasta la aparición de las últimas sobre el espádice. Se observaron los cambios en la coloración del espádice, y se determinó si el perfume floral era perceptible al terminar esta fase, lo cual se determinó oliendo la inflorescencia (Schwerdtfeger *et al.*, 2002).

Las muestras botánicas de las especies en estudio, fueron depositadas en los herbarios de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas y del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. *P. Díaz J.* 1307, 1321 (MEXU).

#### **2.2.4. Observación de visitantes**

El registro de los visitantes florales se realizó siguiendo el método de Hentrich *et al.* (2010), que consiste en realizar observaciones preliminares antes de realizar las observaciones focales para conocer los visitantes florales y la hora de la visita. Este estudio se llevó a cabo entre mayo y septiembre del 2014, en ambos sitios de estudio. En este trabajo, se consideró un visitante floral a todo animal que tenía contacto con la inflorescencia (Montalvo y Ackerman, 1986; Schmid *et al.*, 2011). Además, en este estudio

fue considerada “una visita”, el tiempo desde que el visitante aterrizaba sobre la inflorescencia hasta que éste se alejaba (Bloch *et al.*, 2006).

Para conocer los visitantes florales y la hora de visita, se realizaron observaciones preliminares durante tres días en las inflorescencias de diferentes individuos de cada especie en estudio, las cuales fueron de 06:00 a 18:00 h, y de 21:00 a 01:00 h. Se realizaron observaciones nocturnas en intervalos de una hora cada 60 min, y se utilizaron lámparas con filtro rojo para evitar la llegada de insectos que son atraídos por luz blanca (Ashfaq *et al.*, 2005). Además, se hicieron grabaciones de video diurnas y nocturnas utilizando una cámara JVC Everio GZ-MG50 (JVCKENWOOD Corporation, EUA) y una cámara de video con visión nocturna Sony DCR-SR65 (Sony Corporation, Japón), enfocando a una inflorescencia por vez. Las cámaras se colocaron a una distancia aproximada de 1.20 m de la inflorescencia. En total, en las observaciones preliminares se registraron 24 horas de grabación diurna y 18 horas nocturnas, los primeros días del inicio de la fase femenina y fase masculina.

Durante las observaciones preliminares, se utilizó una red entomológica y se colectaron tres individuos de cada uno de los visitantes observados para su posterior identificación, las cuales fueron corroboradas por los siguientes especialistas: Dr. Stefan Jarau (Universidad de Ulm, Alemania), Dr. Günter Gerlach (Jardín Botánico Nymphenburg, Múnich, Alemania) y Dr. Ismael Alejandro Hinojosa Díaz (Universidad Nacional Autónoma de México).

Una vez determinado el horario de visitas e identificados los visitantes durante las observaciones preliminares, se procedió a realizar observaciones focales a las inflorescencias, en un máximo de dos inflorescencias cercanas al mismo tiempo por un solo observador, de 07:00 a 11:00 h (el horario de mayor actividad de los visitantes florales), en 14 inflorescencias de *S. cochlearispathum* (siete en fase femenina y siete en fase masculina) en Laguna Azul. En *S. ortgiesii*, las observaciones focales se realizaron en un máximo de tres inflorescencias al mismo tiempo, de 08:00 a 14:00 h, en un total de 20 inflorescencias, diez en Laguna Azul y diez en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, cinco por cada

fase de la antesis en cada sitio de estudio (diez en fase femenina y diez en fase masculina). En total, se realizaron 56 h de observación en *S. cochlearispathum* y 140 h en *S. ortgiesii*. Si un nuevo visitante no fue registrado durante las observaciones preliminares, durante esta etapa, algunos individuos fueron capturados e identificados.

Durante las observaciones focales, se registraron los datos de cada visitante como son: especie o morfo-especie de visitante, duración de la visita (periodo de tiempo que permanecía en la inflorescencia). Para determinar si había diferencias significativas entre la duración de las visitas en las fases de ambas especies, se utilizó el programa Statistica versión 7. Además, para cada visitante se registró la fase de la antesis en la que visita y su comportamiento (Hentrich *et al.*, 2010; Apéndice 2). Cuando fue posible observar a simple vista, se registró si los visitantes arribaban con o sin masas de polen a las inflorescencias, si removían anteras, o si iban a las inflorescencias de otros individuos cercanos. Los datos registrados fueron de uno o dos visitantes al mismo tiempo.

Con base en su comportamiento de forrajeo, las visitas a ambas fases de la antesis, así como la presencia de polen en el cuerpo de los animales, los visitantes fueron considerados polinizadores (Montalvo y Ackerman, 1986); mientras que aquellos que realizaron visitas en una sola fase de la antesis se consideraron exclusivamente visitantes florales (Hentrich *et al.*, 2010). Las observaciones se realizaron en días con y sin lluvia, ya se observó que algunos visitantes llegaban en los días lluviosos. Los visitantes y polinizadores colectados fueron depositados en la colección entomológica de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtles de la UNAM, y algunos duplicados fueron donados a las colecciones de las instituciones de los especialistas (Jardín Botánico Nymphenburg, Múnich, Alemania y Universidad Nacional Autónoma de México). Adicionalmente, se emplearon guías para la determinación de las especies (Borror y White, 1970; Roubik y Hanson, 2004), y se siguió la clasificación de Pedro y Camargo (2003) y Michener (2007), para las categorías taxonómicas de orden y género de los visitantes. Se señalaron como morfo-especies los visitantes que no se pudieron identificar a nivel específico.

### 2.2.5. Análisis del perfume floral

El registro de perfume se realizó siguiendo el método de Kearns e Inouye (1993), el cual consiste en coleccionar el perfume floral durante la antesis en una o más flores/inflorescencias. Este estudio se realizó entre mayo y septiembre del 2014. Se utilizaron 16 inflorescencias de *S. cochlearispathum*, seis en Laguna Azul (tres por cada fase de la antesis), y diez de una población en la localidad cercana La Palma (cinco en fase femenina y cinco en fase masculina). En *S. ortgiesii*, se utilizaron 12 inflorescencias, siete en la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (cinco en fase femenina y dos en fase masculina), y cinco en Laguna Azul (tres en fase femenina y dos en fase masculina). La toma del perfume se realizó entre el primer y cuarto día del inicio de cada fase de la antesis. Para esto, se usó el método “dynamic headspace” (Hills y Schutzman, 1990; Figura 8), el cual consiste en cubrir las inflorescencias con una bolsa de plástico inerte (marca Toppits), con una entrada y salida de aire. En la entrada se colocó un filtro que limpió el aire (tubo de vidrio de 10 cm con carbón activado y dos capas de fibra de vidrio; Macherey-Nagel) y en la salida un absorbente (con 25 mg de Tenax TA, mesh 80-100, Supelco-21009-U) y 40 mg de Carboxen 1000 (mesh 20-40, Supelco-20273), separados por tres capas de fibra de vidrio; Macherey-Nagel), el cual se encontró dentro de un tubo de vidrio de 10 cm de largo, 6 mm de diámetro en la parte exterior y 3 mm en el interior. El tubo que lleva el absorbente fue conectado a una pequeña bomba (G12/01-4 EB; Gardner Denver Thomas GmbH, Memmingen, Alemania) por medio de una manguera de silicona, prendido a una velocidad de flujo de 250 ml/min, la cual fue medida con un flujómetro (65 mm 500 ml/min; Novodirect GmbH, Kehl, Alemania). La bomba permaneció encendida durante tres horas continuas. El absorbente capturó los perfumes de la inflorescencia, los cuales fueron disueltos con 0,1 ml de acetona (Rotisol, > 99.99 limpia para CG), después del muestreo en pequeños frascos de 2 ml (No. 9 Macherey-Nagel, de 11.6 x 32 mm), con tapas de PTFE.

La toma del perfume se llevó a cabo cuando la emisión del aroma fue más fuerte (Schwerdtfeger *et al.*, 2002), en *S. cochlearispathum* entre 07: 00 y 11: 00 h, y en *S. ortgiesii* entre 11:00 y 14:00 h (plantas  $\geq$  1m de alto y creciendo en áreas sombreadas), lo

cual se determinó previamente al registro del perfume con tan solo oler la inflorescencia (aproximadamente cada hora) durante los días de observación (Schwerdtfeger *et al.*, 2002) y colecta de visitantes, así como durante los primeros días de la toma de datos fenológicos.

En la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, al inicio del registro del perfume de *S. ortgiesii*, se hizo una sola toma de control o prueba en blanco en el mismo horario de la toma de una inflorescencia. Por otro lado, en Laguna Azul, al inicio y al final del registro del perfume de *S. cochlearispathum*, se hizo una toma de control. En La Palma, donde se tomaron muestras adicionales de esta misma especie, se hizo una sola toma de control al inicio. La toma de control o prueba en blanco, consistió en hacer una toma del aire, utilizando una bolsa vacía del mismo material y marca, y colocada a 1.50 m de la inflorescencia. Además, se colocó el filtro de carbón que limpia el aire.



**Figura 8.** Toma del perfume floral de *Spathiphyllum ortgiesii* en La Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, utilizando el método “dynamic headspace”.

Las muestras fueron analizadas del 26 de septiembre al 30 de octubre del 2014, en la Universidad de Salzburgo, Austria y en la Universidad de Basilea, Suiza; bajo la asesoría del Prof. Dr. Stefan Dötterl, la Dra. Irmgard Schäffler y el Dr. Heiko Hentrich. Para el análisis, a cada muestra de perfume se le agregó 100  $\mu$ l de acetona (Rotisolv, > 99.99 limpia para CG), posteriormente se colocaron en viales de 0.2 ml (La-Pha-Pack, Langerwehe, Alemania; de 31 x 5 mm), con tapas de butilo rojo/PTFE gris (La-Pha-Pack, Langerwehe, Alemania). Todas las muestras fueron analizadas en un cromatógrafo de gas Shimadzu GC-MS-QP2010 ultra equipado con un auto-inyector AOC-20i (Shimadzu, Tokio, Japón), y una columna de sílice fundida ZB-5 (5% fenil polisiloxano; 30 m de largo,



0.32 mm de diámetro en el interior, 0.25  $\mu\text{m}$  de espesor, Phenomenex). Se inyectó en el cromatógrafo 1  $\mu\text{l}$  de cada muestra (temperatura de inyección a 220°C, relación de división: 1) y la columna de flujo (gas portador: helio) fue establecida sobre 3  $\text{ml min}^{-1}$ . El equipo también contiene un sistema de detección antenográfico, la columna se divide al extremo (paquete divisor AFT, Shimadzu) y un tercio del afluyente es transferido al espectrómetro de masas. La temperatura del horno del cromatógrafo de gas se mantuvo durante un 1 min a 40°C, se fue incrementando 10°C por minuto hasta alcanzar los 220°C, la cual se mantuvo durante 2 min. La interface del espectrómetro de masas trabajo a 220°C, y la fuente de iones a 200°C. Los espectros de masas se tomaron a 70 eV (modo EI) de  $m/z$  30 a 350.

Se procesaron los datos obtenidos de cada muestra de perfume usando el paquete GCMS Solution, versión 2.72 (Shimadzu Corporation). Por este medio, se analizaron y se enlistaron todos los compuestos de cada muestra, y posteriormente, de las áreas del pico de cada compuesto registrado en el cromatograma, se calcularon los porcentajes para cada uno de ellos. Usando estos porcentajes de cada muestra en ambas especies, se calculó una matriz de similitud con el índice de similitud Bray-Curtis (Clarke, 1993). Posteriormente, los valores fueron log-transformados, y finalmente se obtuvo un cuadro bidimensional NMDS. En el cuadro bidimensional, se visualizan el total de muestras de cada sitio de estudio, donde la cercanía entre las muestras indica una mayor similitud entre cada una de ellas. En términos de estrés con valores  $<0.15$ , se indica una similitud entre las muestras.

Por medio del método NMDS (non-metric multidimensional scaling) y ANOSIM (analysis of similarity; Clarke y Gorley, 2001), se analizó la similitud de los compuestos de los perfumes florales entre las muestras de ambos sitios de estudio, para lo cual se utilizó el programa Primer v5 (Primer-E Ltd; Clarke y Gorley, 2001).

Para determinar la posibilidad de agrupar muestras de los perfumes flores de *S. cochlearispathum* de dos hábitats diferentes, y posteriormente compararlos con los perfumes de *S. ortgiesii*, se hizo un análisis de similaridad entre sitios (ANOSIM:  $R = 0.134$ ;  $P < 11.5$ ). Cuando la composición química de perfumes florales de una especie en hábitats diferentes no presenta diferencias significativas, es posible agrupar las muestras y

poder compararlas con las muestras de los perfumes florales de otra especie (S. Dötterl, com. pers.).

### 2.2.6. Pruebas de autopolinización

Para evitar el contacto con los visitantes y el polen con otras inflorescencias, entre mayo y junio del 2014, se cubrieron 14 inflorescencias de *S. cochlearispathum* y 14 de *S. ortgiesii*, antes de la antesis, y hasta el final de la misma. Se utilizó tela tipo tul con orificios de diámetro inferior a 1 mm, y se colocó sobre una estructura de alambre de aluminio (Figura 9). Posteriormente, se observó entre el segundo y tercer mes después del inicio de esta prueba, si los frutos se desarrollaron.



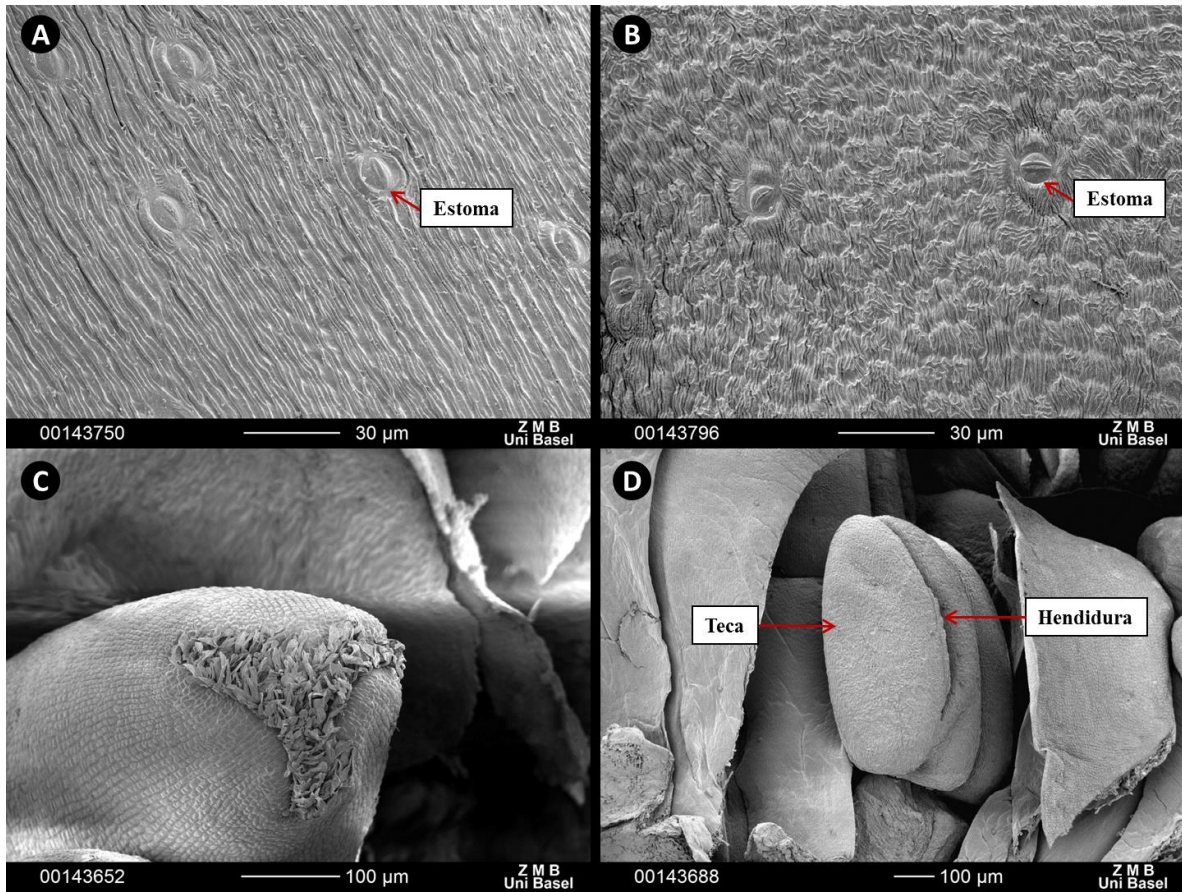
**Figura 9.** Inflorescencia de *Spathiphyllum cochlearispathum* antes de la antesis cubierta con tela tipo tul colocada sobre una estructura de alambre de aluminio.

## 2.3 RESULTADOS

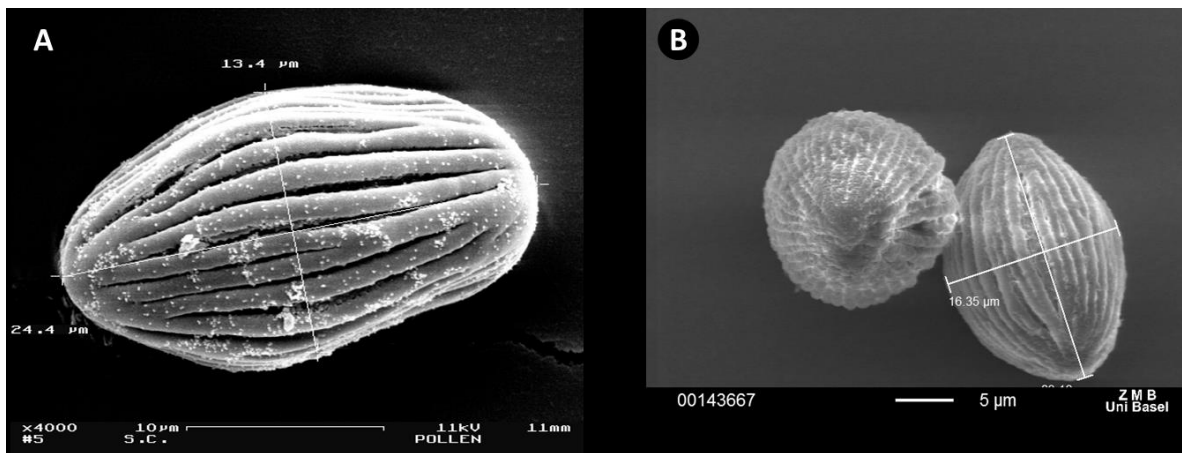
### 2.3.1 Morfología floral y fenología de la floración

Las flores en ambas especies son hermafroditas. En *S. cochlearispathum*, las flores se encuentran agrupadas sobre un espádice con una mediana de 8 cm de largo (rango: 3.6-12.2 cm,  $n = 17$  inflorescencias), con una mediana de 139 flores por inflorescencia (rango: 93-351,  $n = 17$  inflorescencias). *Spathiphyllum ortgiesii* tiene un espádice con una mediana de 6 cm de largo (rango: 5-12 cm,  $n = 9$ ) y una mediana de 171 flores por inflorescencia (rango: 131-297,  $n = 9$  inflorescencias). Después de la apertura total de la espata, ambas especies presentan flores expuestas con pistilos cortos, en *S. cochlearispathum* con una mediana de 5 mm de largo (rango: 4-6 mm,  $n = 7$  inflorescencias), y de hasta 3 mm (mediana) de largo en *S. ortgiesii* (rango: 2-4 mm,  $n = 9$  inflorescencias). En esta última especie, la superficie de los pistilos es rugosa-estriada de forma irregular (Figura 10A), y en *S. cochlearispathum*, la epidermis es de forma fisurada (Figura 10B). En la epidermis de ambas especies, se pueden observar estomas distribuidos sobre la superficie de los pistilos (Figura 10A, B). El área receptiva del estigma en ambas especies, presenta una apertura lineal o con tres segmentos unidos en forma de “Y”, y una masa de tejido en forma de cerdas de peine (Figura 10C).

Ambas especies presentan cuatro tépalos y cuatro estambres libres con filamentos cortos, los cuales rodean el pistilo. Cada estambre tiene dos tecas oblongas, cada una con una hendidura longitudinal dehiscente (Figura 10D). En *S. cochlearispathum*, los granos de polen son de color amarillo, y en *S. ortgiesii* son blancos. En las dos especies los granos de polen son de forma oblonga con estrías (Figura 11A, B), con un tamaño promedio de 22.76  $\mu\text{m}$  de largo, y 14.6  $\mu\text{m}$  de ancho en *S. cochlearispathum* y de 21.05  $\mu\text{m}$  de largo por 17.11  $\mu\text{m}$  de ancho en *S. ortgiesii* (Tabla 1). No se encontraron granos de polen mezclados con cristales de oxalato de calcio en ninguna de las dos especies estudiadas.



**Figura 10.** Fotografías SEM de la superficie del pistilo con estomas: A) *Spathiphyllum cochlearispathum* y B) *Spathiphyllum ortgiesii*, C) Estigma de una flor de *Spathiphyllum ortgiesii*, y D) Antera de *Spathiphyllum ortgiesii*.



**Figura 11.** Fotografías SEM de granos de polen: A) *Spathiphyllum cochlearispathum* y B) *Spathiphyllum ortgiesii*.

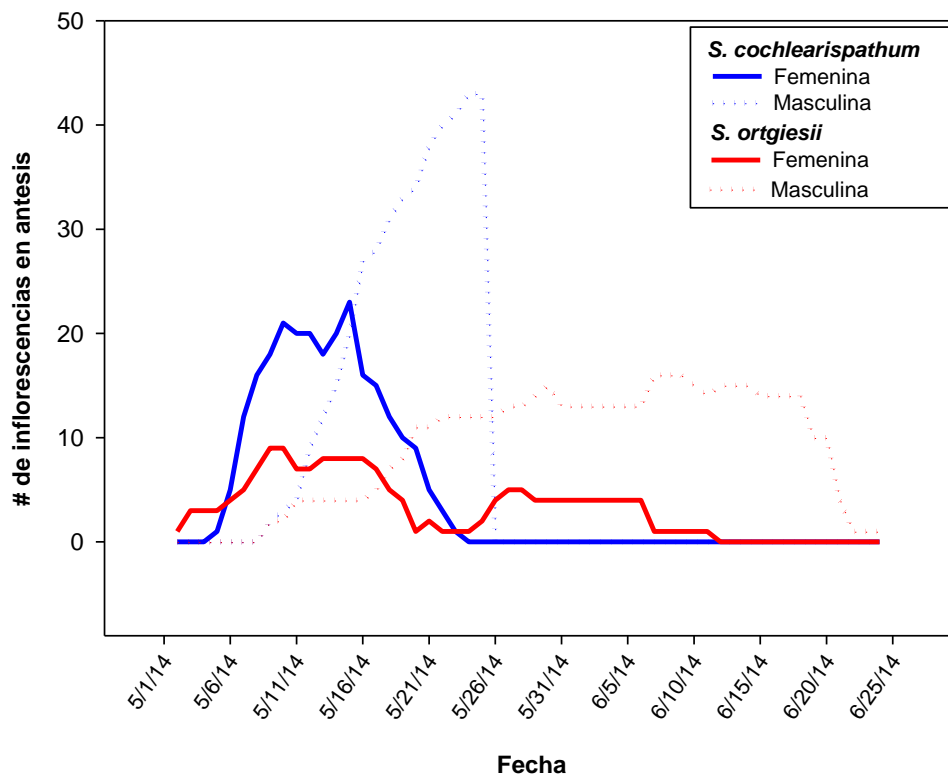
El número promedio de granos de polen por antera en *S. cochlearispathum* fue de 4,753 y en *S. ortgiesii* de 2,671 (Tabla 1). El número promedio de granos de polen y óvulos por flor, en *S. cochlearispathum* fue de 95,060 y 11.64 respectivamente. En *S. ortgiesii*, fue de 53,422 granos de polen, y 6.08 óvulos. La relación polen/óvulo fue alta en las dos especies, en *S. cochlearispathum* de 8,164.66 y en *S. ortgiesii* de 8,773.68 (Tabla 1). Esto sugiere que ambas especies son xenógamas obligadas.

**Tabla 1.** Número de granos de polen por antera y flor, tamaño de los granos de polen, número de óvulos por flor y relación P/O en ambas especies. Los valores indican el promedio con su desviación estándar.

<b>Especie</b>	<b>Granos de polen promedio por antera</b>	<b>Granos de polen promedio por flor</b>	<b>Largo promedio de granos de polen (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Ancho promedio de granos de polen (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Óvulos por flor</b>	<b>Relación P/O</b>
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	4,753 $\pm$ 1271.90 (n = 10)	95,060 $\pm$ 6,359.53 (n = 10)	22.76 $\pm$ 1.68 (n = 13)	14.6 $\pm$ 1.36 (n = 13)	11.64 $\pm$ 2.17 (n = 126)	8,164.66 $\pm$ 6,359.53
<i>Spathiphyllum ortgiesii</i>	2,671 $\pm$ 676.20 (n = 10)	53,422 $\pm$ 3,381.01 (n = 10)	21.05 $\pm$ 2.45 (n = 14)	17.11 $\pm$ 1.30 (n = 14)	6.08 $\pm$ 1.29 (n = 81)	8,773.68 $\pm$ 3,381.01



Todas las plantas marcadas de *S. cochlearispathum* desarrollaron sus inflorescencias en el mes de mayo. Dentro del grupo muestreado ( $n = 43$ ), la emergencia de las inflorescencias fue por lo general de forma sincrónica. En el caso de *S. ortgiesii*, de los 64 individuos marcados, sólo 20 desarrollaron inflorescencias entre mayo y junio, y no desarrollaron inflorescencia en el resto del año. En esta última especie, la emergencia de las inflorescencias fue por lo general de forma asincrónica entre las plantas durante los dos meses (Figura 12).



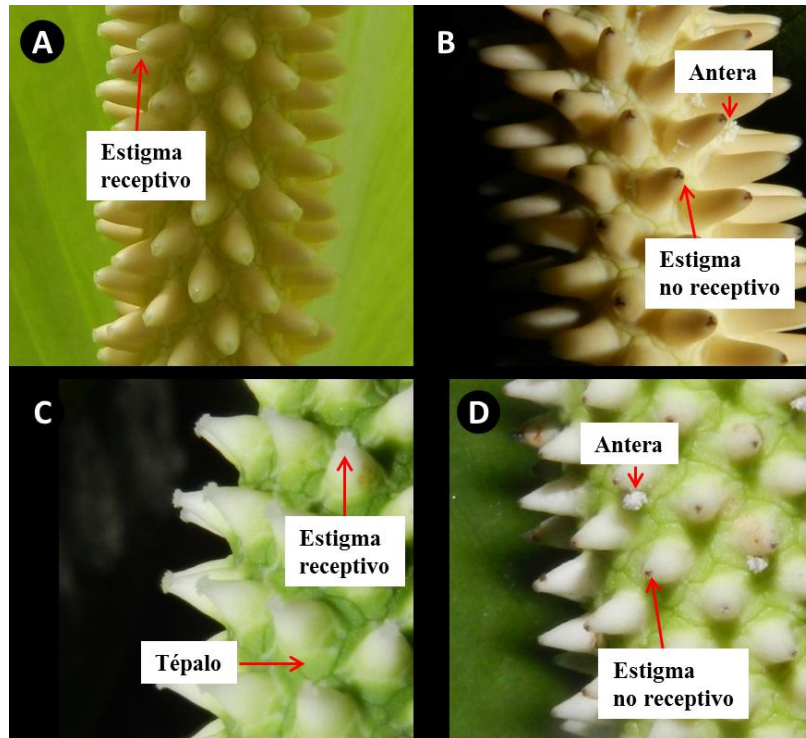
**Figura 12.** Número de inflorescencias en antesis de *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Spathiphyllum ortgiesii* registrada entre el 01 de mayo y 25 de junio del 2014. Las líneas azules indican la fase femenina y masculina de *S. cochlearispathum*, y las líneas rojas indican la fase femenina y masculina de *S. ortgiesii*.

El ciclo floral de *S. cochlearispathum* comenzó con la apertura de la espata. Las flores tenían un color crema-amarillento, y al mismo tiempo, comenzó la emisión del fuerte aroma parecido a “lavanda” (corroborado por varios observadores), lo cual coincide con la apariencia amarilla-transparente y húmeda en todos los estigmas, dando inicio a la fase

femenina (Figura 13A). En *S. ortgiesii*, el ciclo floral comenzó cuando las flores adquirieron un color blanco, después del tercer o cuarto día de la apertura total de la espata. Los estigmas mostraron una apariencia blanca y húmeda, coincidiendo con la presencia de aroma poco intenso y parecido a miel, iniciando la fase femenina (Figura 13C). En ambas especies, todos los estigmas fueron receptivos al inicio de la fase femenina, y al final de esta fase, todos los estigmas adquirieron un color oscuro (Figura 13B, D). Posteriormente, comenzó la fase masculina cuando emergieron las primeras anteras, iniciando en las flores cercanas a la base del espádice (Figura 13B, D).

En el transcurso de la fase masculina, en *S. cochlearispathum* y en *S. ortgiesii* se observó un patrón ascendente de aparición de las anteras sobre el espádice, sin embargo, en *S. ortgiesii* algunas inflorescencias no presentaron ese patrón, ya que algunas anteras emergieron de las flores de en medio y de la parte superior del espádice. Al final de la anthesis de cada flor, se observó un cambio de color en las flores conforme iba terminando la fase masculina, de crema-amarillento a verde en *S. cochlearispathum* y de blanco a verde en *S. ortgiesii*. Posteriormente, la inflorescencia se volvió totalmente verde y ninguna antera emergió, finalizando la fase masculina. Sin embargo, en dos de los 20 individuos de *S. ortgiesii*, emergieron algunas anteras cuando todas las flores presentaban una coloración totalmente verde. El aroma intenso que se percibía de la inflorescencia, permaneció a lo largo de toda la fase femenina y masculina para *S. cochlearispathum*, y en *S. ortgiesii*, sin embargo, era menos intenso que lo registrado durante la fase femenina. Además, sólo estaba presente durante los dos o tres primeros días de esta fase.





**Figura 13.** Espádices de *Spathiphyllum cochlearispathum*: A) Fase femenina, B) Fase masculina. Espádices de *Spathiphyllum ortgiesii*: C) Fase femenina y D) Fase masculina.

En ambas especies no se observó traslape de las fases en la inflorescencia de un mismo individuo, ya que ambas ocurrieron de forma separada. Además, no se observó la existencia de una fase intermedia. Sin embargo, en las inflorescencias de diferentes individuos, hubo traslape entre las fases a lo largo del ciclo de floración para ambas especies (Figura 12).

La antesis en *S. cochlearispathum* abarcó alrededor de 23 días (rango: 16-27 días,  $n = 43$ ), iniciando con la fase femenina con un periodo cerca de 6 días (rango: 3-10 días), seguido de la fase masculina de hasta 18 días (rango: 16-22 días). En *S. ortgiesii*, la duración de la antesis abarcó alrededor de 31 días (rango: 25-43 días,  $n = 20$ ), con un periodo de duración de la fase femenina cerca de 8 días (rango: 5-13 días) y la fase masculina de hasta 24 días (rango: 18-30 días).

### 2.3.2 Observación de visitantes

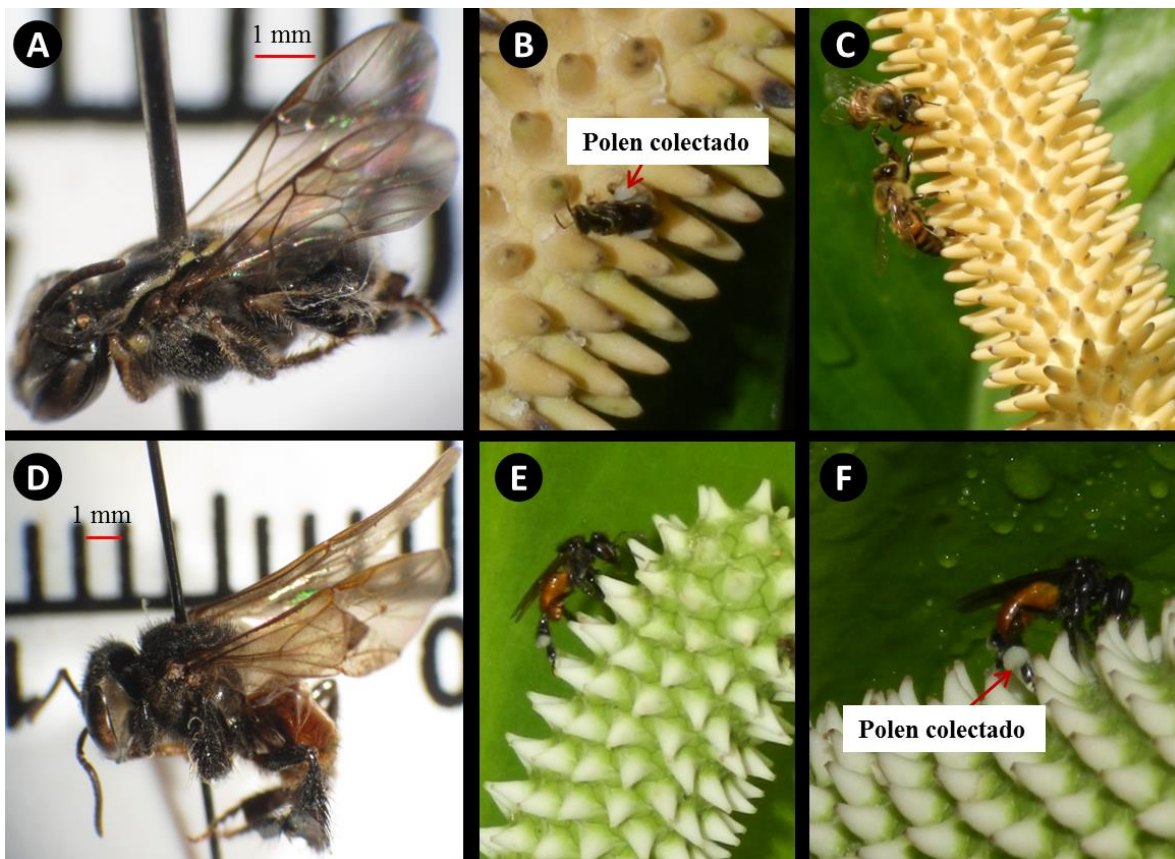
En *S. cochlearispathum* se identificaron diez especies de visitantes florales en 14 inflorescencias de diferentes individuos (siete inflorescencias en fase femenina y siete en fase masculina) durante 56 h de observación en siete días. Los visitantes florales fueron principalmente abejas de tres diferentes familias, y una especie de chinche (Tabla 2).

En *S. ortgiesii*, se registraron cinco especies de visitantes florales en 20 inflorescencias de diferentes individuos (diez inflorescencias por cada fase de la antesis) durante 140 h de observación en 12 días. En esta especie, los visitantes fueron abejas de dos familias diferentes y tres especies de escarabajos (Tabla 2). En esta última especie, las visitas fueron registradas durante los días despejados, ya que no se observó ningún visitante durante los días lluviosos o nublados. Sin embargo, en *S. cochlearispathum*, se registró a *Euglossa viridissima* (Euglossini) visitando inflorescencias durante los días despejados, nublados y con lluvia moderada. Los otros visitantes sólo realizaron visitas durante los días despejados.

**Tabla 2.** Lista de especies de visitantes florales de *Spathiphyllum cochlearispathum* y *S. ortgiesii*. Se indica el número (N) y tiempo (T) de visitas por cada fase de la antesis. El tiempo se presenta con el promedio en segundos y su desviación estándar.

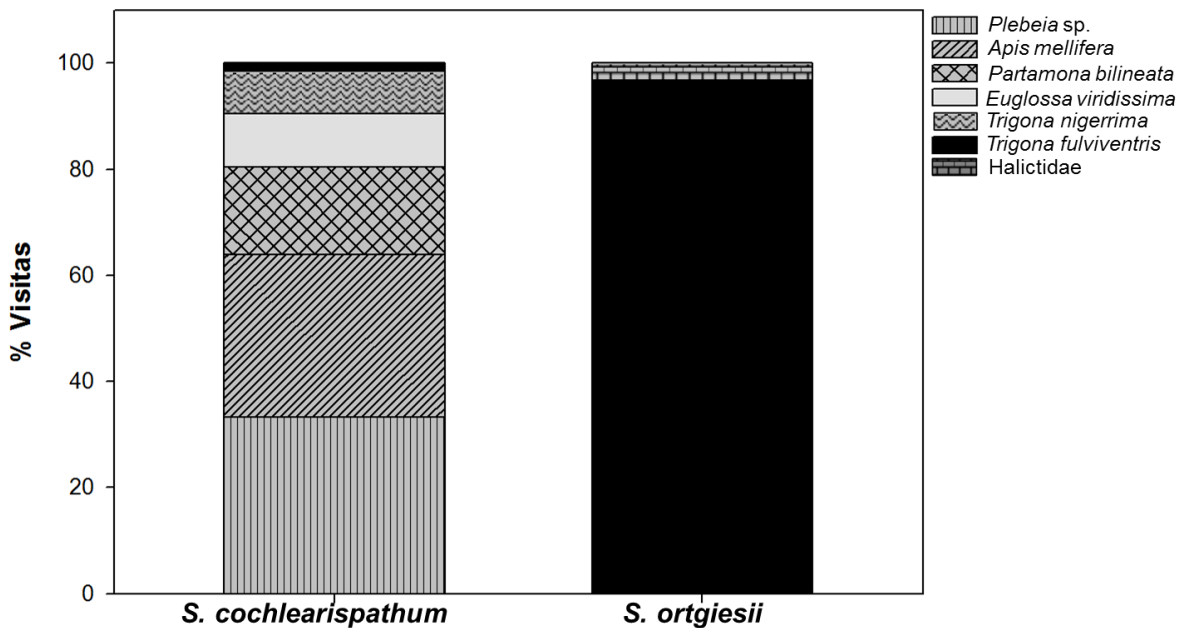
Hymenoptera/Hemiptera*/Coleoptera**		<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>				<i>Spathiphyllum ortgiesii</i>			
		Femenina		Masculina		Femenina		Masculina	
Tribu/Familia	Especie	N	T	N	T	N	T	N	T
Apini, Apidae	<i>Apis mellifera</i> L.	11	5.9 ± 4.7	86	72.67 ± 76.18				
Euglossini, Apidae	<i>Euglossa mixta</i> Friese	-	-	1	3				
	<i>Euglossa viridissima</i> Friese	7	274.33 ± 328.71	25	319.45 ± 255.44				
Augochlorini, Halictidae	No identificada 1	4	3.75 ± 0.82	-	-				
	No identificada 2	1	9	-	-				
	<i>Caenaugochlora</i> sp.	-	-	-	-	6	17.16 ± 13.01	5	166.4 ± 111.19
Meliponini, Apidae	<i>Partamona bilineata</i> Say	5	9.2 ± 7.46	47	67.42 ± 48.67				
	<i>Plebeia</i> sp.	13	5.76 ± 4.93	92	139.48 ± 104.02				
	<i>Trigona fulviventris</i> Guérin	3	23 ± 25.15	2	68 ± 69.29	86	106.88 ± 122.40	245	123.34 ± 112.29
	<i>Trigona nigerrima</i> Cresson	4	25 ± 13.57	21	217.14 ± 132.77				
	No identificada*	-	-	2	6 ± 3				
Chrysomelidae**	No identificada	-	-	-	-			6	14.687 ± 752.54
Curculionidae**	No identificada	-	-	-	-	-	-	1	4
Nitidulidae**	No identificada	-	-	-	-	-	-	3	3.722 ± 898.25

En total, se registraron 324 visitas para *S. cochlearispathum* y 352 para *S. ortgiesii* (en 56 y 140 h de observación respectivamente), realizadas por las diferentes especies de visitantes. El mayor número de visitas en *S. cochlearispathum* en ambas fases de la antesis, fueron realizadas por *Plebeia* sp. (Meliponini; Figura 14A, B; Figura 15), con un total de 105 visitas (13 en fase femenina y 92 en fase masculina; Tabla 2), y *Apis mellifera* (Apini; Figura 14C) con 97 visitas (11 en fase femenina y 86 en fase masculina; Tabla 2). En *S. ortgiesii*, *Trigona fulviventris* (Meliponini; Figura 14D, F), fue el visitante que realizó el mayor número de visitas en ambas fases de la antesis (Figura 15), con 86 en fase femenina y 245 en fase masculina (Tabla 2).



**Figura 14.** Visitantes florales más frecuentes de *Spathiphyllum cochlearispathum* (A-C) y *S. ortgiesii* (D-F): A, B) *Plebeia* sp., C) *Apis mellifera* sobre la inflorescencia en fase masculina, D) *Trigona fulviventris*, E) *T. fulviventris* sobre la inflorescencia en fase femenina y F) *T. fulviventris* sobre la inflorescencia en fase masculina.

El espectro de visitantes florales fue diferente entre las dos especies de *Spathiphyllum*, ya que en *S. cochlearispathum* se encontraron seis especies de visitantes, mientras que en *S. ortgiesii* se registraron solamente dos. Las visitas realizadas por *Plebeia* sp. y *A. mellifera* representaron más del 60% del total de visitas registradas en *S. cochlearispathum*. Mientras que en *S. ortgiesii*, las visitas de *T. fulviventris* fueron mayor al 90% del total de visitas (Figura 15). En general, en *S. cochlearispathum* las visitas realizadas por las diferentes especies de abejas Apini y Meliponini, representaron cerca del 88% del total de las visitas. En esta última especie, las visitas registradas por la única especie de abeja Euglossini, *E. viridissima*, representaron tan solo el 10% del total de visitas (Figura 15).



**Figura 15.** Espectro de visitantes florales de *Spathiphyllum cochlearispathum* ( $n = 14$  inflorescencias) y *S. ortgiesii* ( $n = 20$  inflorescencias) en ambas fases de la antesis. Se indica el porcentaje de visitas de cada especie de visitante del total de visitas de las inflorescencias observadas.

En ambas especies de *Spathiphyllum*, la duración de las visitas fue entre 8 y 25 veces mayor en fase masculina que lo observado en la fase femenina para la mayoría de los visitantes florales (Tabla 2). Sólo *E. viridissima* (Figura 16A) en *S. cochlearispathum* y *T. fulviventris* en *S. ortgiesii*, registraron una mayor duración en las inflorescencias en fase femenina en comparación con los otros visitantes florales (Tabla 2). La duración de las

visitas de todas las especies de abejas Apini y Meliponini en las dos fases de la antesis de *S. cochlearispathum* fueron significativamente diferentes. *Plebeia* sp., registró un tiempo promedio de 139.48 segundos en fase masculina y 5.76 segundos en fase femenina en las inflorescencias de *S. cochlearispathum* ( $t_{101} = 4.61$ ;  $P < 0.05$ ; Tabla 2). Este mismo patrón se observó para *A. mellifera*, que tuvo mayor tiempo de duración en fase masculina ( $\bar{X} = 72.67$  seg), que en fase femenina ( $\bar{X} = 5.9$  seg;  $t_{100} = 2.75$ ;  $P < 0.006$ ). Por otro lado, en el tiempo de duración de las visitas realizadas por *T. fulviventris* en las inflorescencias de *S. ortgiesii*, no se observaron diferencias significativas entre la fase masculina ( $\bar{X} = 123.34$  seg) y la fase femenina ( $\bar{X} = 106.88$  seg;  $t_{319} = 1.11$ ;  $P > 0.266$ ; Tabla 2).

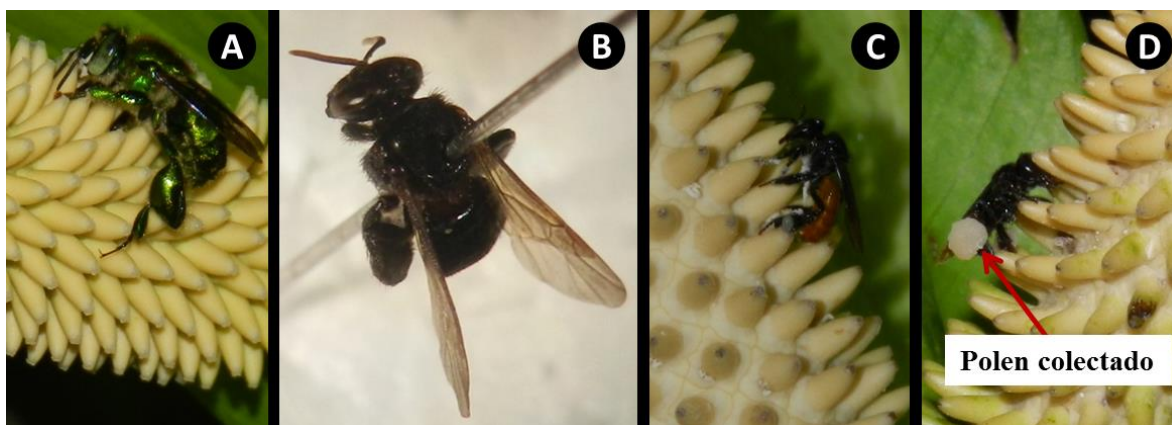
En *S. cochlearispathum*, el periodo de tiempo con más visitas fue de 07:45-10:15 h (Figura 17). No se observó diferencias entre el periodo de tiempo de las visitas de *Plebeia* sp. y *A. mellifera*. En esta especie, las visitas fueron por lo general constantes a lo largo del tiempo de observación, con un promedio de dos visitas por intervalo de 15 minutos.

*Plebeia* sp. recorría los espádices rápidamente entre y sobre los pistilos y colectaba polen. Además, removía las anteras en fase masculina. El polen era constantemente almacenado en la corbícula que se encuentra en la tibia posterior, luego la abeja volaba por lo general a la inflorescencia más cercana, en fase masculina y/o femenina.

En el caso de *A. mellifera*, esta especie recorría los espádices rápidamente sólo sobre los pistilos, y de igual forma colectaba polen, que era almacenado en la corbícula. Además, al coleccionar polen removía las anteras, luego volaba a otra inflorescencia más cercana en fase masculina y/o femenina. Fue posible observar algunos individuos de las dos especies de abejas, llegar sin polen y salir con masas de polen colectado y almacenado en la tibia, esto después de visitar inflorescencias en fase masculina. Luego se observó a estas abejas aterrizar con las masas de polen en inflorescencias en la fase femenina. En esta fase de la antesis, se observó que las masas de polen de algunos individuos de las dos especies de visitantes, hacían contacto con los estigmas receptivos de *S. cochlearispathum*.



Otras tres especies de Meliponini, *Partamona bilineata* (Figura 16B), *T. fulviventris* (Figura 16C) y *T. nigerrima* (Figura 16D), así como la Euglossini *E. viridissima*, también realizaron visitas en ambas fases de la antesis en *S. cochlearispathum*. Sin embargo, el número de visitas fue menor que lo observado en *Plebeia* sp. y *A. mellifera* (Figura 15; Tabla 2). *Partamona bilineata* y *T. nigerrima*, visitaban inflorescencias principalmente en fase masculina, recorrían el espádice, colectaban polen y removían anteras, posteriormente volaban a la inflorescencia más cercana, por lo general en la misma fase de la antesis. Sólo en un menor número de visitas se observó algunos individuos de las dos especies aterrizar en inflorescencias en fase femenina, haciendo breves recorridos sobre la inflorescencia. Además, se observaron algunos individuos de estos visitantes con masas de polen en las patas posteriores, y éstas hacer contacto con los estigmas receptivos al forrajear en inflorescencias en fase femenina. El mayor tiempo de duración de las visitas de las dos especies fue en inflorescencias en fase masculina (*P. bilineata*;  $\bar{X} = 67.42$  seg y *T. nigerrima*; 217.14 seg) que lo observado en fase femenina (*P. bilineata*;  $\bar{X} = 9.2$  seg;  $t_{48} = 2.64$ ;  $P < 0.010$  y *T. nigerrima*; 25 seg;  $t_{23} = 2.83$ ;  $P < 0.009$ ).



**Figura 16.** Otros visitantes florales de *Spathiphyllum cochlearispathum*: A) *Euglossa viridissima* sobre la inflorescencia en fase femenina, B) *Partamona bilineata*, C) *Trigona fulviventris* y D) *Trigona nigerrima* sobre la inflorescencia en fase masculina.

Aunque el número de visitas realizadas por *E. viridissima* fue menor que lo observado por otras especies de visitantes, en esta especie se registró el mayor tiempo de duración de las visitas para las dos fases de la antesis en *S. cochlearispathum* ( $\bar{X} = 319.45$  seg en fase masculina y  $\bar{X} = 274.33$  seg en fase femenina). Además, no hubo diferencias significativas

en el tiempo de duración de las visitas de *E. viridissima* entre las dos fases de la antesis ( $t_{28} = 0.36$ ;  $P > 0.716$ ). Esta especie mostró un comportamiento diferente a los otros visitantes durante las visitas. Una vez que la abeja aterrizaba sobre la inflorescencia en fase femenina y/o masculina, recorría la inflorescencia. Al recorrer las inflorescencias en fase masculina, las patas delanteras y traseras hacían contacto con las anteras. Posteriormente tallaba sus patas delanteras sobre la superficie de los pistilos, en fase femenina o masculina. Luego volaba y suspendiéndose en el aire, tallaba sus patas delanteras con las tibias posteriores. Este comportamiento era repetido durante varios minutos en una misma inflorescencia. Después de varios minutos la abeja volaba velozmente hacia cualquier dirección, nunca se observó volar a una segunda o tercer inflorescencia.

Sólo cinco visitas fueron realizadas por *T. fulviventris* en *S. cochlearispathum*, tres en fase femenina y dos en fase masculina. En inflorescencias en fase femenina, esta especie recorría el espádice, volaba de frente y aterrizaba nuevamente, posteriormente volaba a otra inflorescencia. El comportamiento en la fase masculina fue similar, sin embargo, en esta fase la abeja colectaba polen y mordía las anteras. Por otro lado, *Euglossa mixta* (Euglossini), dos especies de abejas de la familia Halictidae y una especie de hemíptero, realizaron visitas en una sola fase de la antesis. La primera especie de abeja sólo realizó una breve visita, recorrió la inflorescencia en fase masculina y voló velozmente. Las dos abejas halictidas, visitaron exclusivamente inflorescencias en fase femenina, recorrieron brevemente la inflorescencia y posteriormente volaron hacia las hojas de la planta. Finalmente, la única especie de hemíptero realizó dos breves visitas en inflorescencia en fase masculina, permaneció inmóvil y posteriormente voló hacia una infrutescencia.

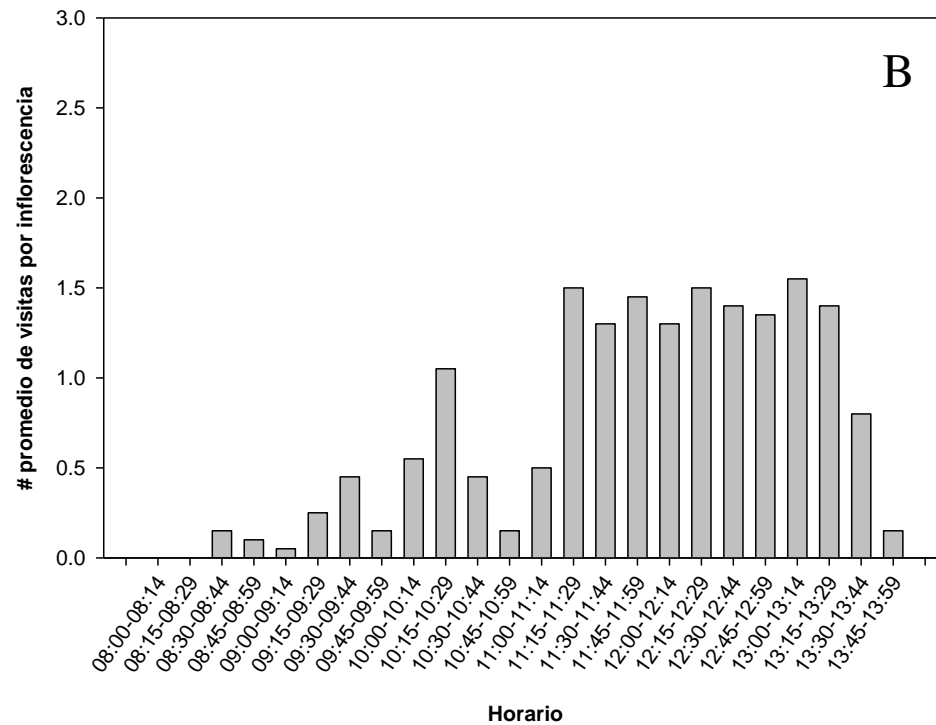
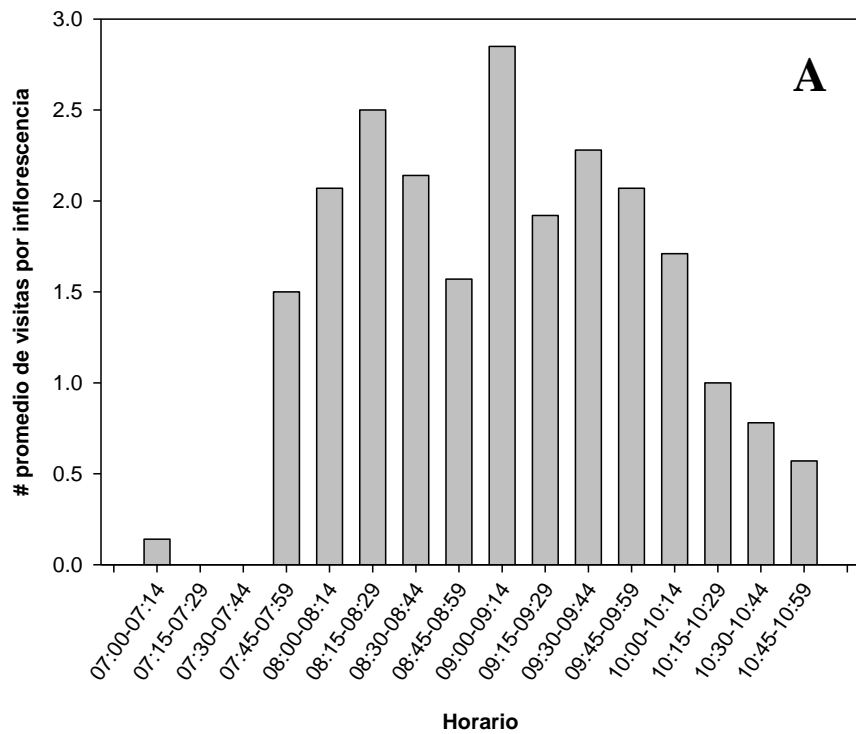
Por lo general, más de dos individuos de *A. mellifera*, *E. viridissima*, *P. bilineata*, *Plebeia* sp., *T. fulviventris* y *T. nigerrima* se observaron al mismo tiempo por inflorescencia en *S. cochlearispathum*. Del resto de los visitantes, *Euglossa mixta*, las dos especies de Halictidae y la única especie de hemíptero, sólo se observó un individuo por inflorescencia. Algunos visitantes como *A. mellifera*, *P. bilineata* y *T. nigerrima* mostraron un comportamiento agresivo con otros visitantes durante las visitas. Sólo en el caso de *E.*



*viridissima*, *Plebeia* sp. y *T. fulviventris* no se observó a ningún individuo ser agresivos con otros visitantes florales.

El periodo de tiempo con más visitas en *S. ortgiesii* fue entre 11:15 y 13:29 h (Figura 17). En esta especie, se registró un aumento en el número de visitas con un promedio de 1.5 visitas por intervalo de 15 minutos entre las 11:15 y 13:30 h.

*Trigona fulviventris* visitaba las inflorescencias, en presencia y/o ausencia de aroma. Cuando la inflorescencia se encontraba en fase masculina, *T. fulviventris* aterrizaba sobre la inflorescencia, recorría el espádice lentamente, por lo general en toda su longitud, colectaba polen, y al hacerlo, mordía las anteras. El polen era almacenado en la corbícula de la tibia posterior. Después de permanecer varios segundos o hasta minutos, masas de polen se podían observar en la tibia de sus patas traseras. Posteriormente volaba a la inflorescencia más cercana en fase masculina y/o femenina. El comportamiento de *T. fulviventris* en la fase masculina fue siempre el mismo, y en fase femenina, esta especie sólo recorría el espádice en busca de polen. En esta fase, se podía observar que las masas de polen en las patas traseras de algunos individuos de *T. fulviventris*, hacían contacto con los estigmas receptivos de las flores cuando recorrían a lo largo y ancho del espádice.



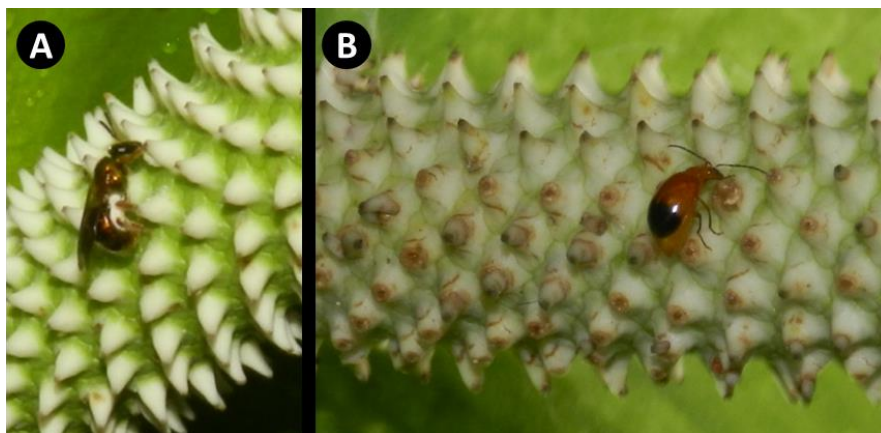
**Figura 17.** Periodo de tiempo y número promedio de las visitas de *Spathiphyllum cochlearispathum* (A;  $n = 14$  inflorescencias) y *Spathiphyllum ortgiesii* (B;  $n = 20$  inflorescencias) en intervalo de 15 minutos.

Frecuentemente un sólo individuo de *T. fulviventris* visitaba dos o tres inflorescencias seguidas, volando lentamente de una inflorescencia a otra durante varias horas, generalmente, inflorescencias de plantas cercanas entre sí. En algunas ocasiones se observaron más de dos o tres individuos por inflorescencia al mismo tiempo. En inflorescencias con dos o tres visitantes simultáneos distintos, *T. fulviventris* mostró un comportamiento agresivo con los otros visitantes. Además, durante la toma de perfume, se observó a *T. fulviventris* llegar a las inflorescencias embolsadas y volar alrededor de la bolsa, posteriormente voló a otra inflorescencia cercana donde la abeja aterrizó. Así mismo, se observaron algunos individuos de estas abejas visitar en algunas ocasiones infrutescencias.

En esta especie, un segundo visitante floral que se observó en ambas fases de la antesis fue una abeja *Caenaugochlora* sp. (Halictidae; Figura 18A), pero las visitas fueron mínimas en comparación con lo registrado para *T. fulviventris* (Tabla 2). El tiempo de duración de las visitas de *Caenaugochlora* sp. fue significativamente diferente en inflorescencias en fase masculina ( $\bar{X} = 166.4$  seg) que lo observado en fase femenina ( $\bar{X} = 17.16$  seg;  $t_9 = 2.94$ ;  $P < 0.016$ ). Antes de aterrizar, esta especie de abeja volaba velozmente en frente de la inflorescencia, haciendo un movimiento en forma de “zig-zag”, y posteriormente aterrizaba sobre la inflorescencia. Después de aterrizar, recorría el espádice sobre los pistilos y después se alejaba de la inflorescencia volando rápidamente. El comportamiento en ambas fases de la antesis fue el mismo, sin embargo, en las visitas realizadas en fase masculina, la abeja consumió polen. Durante las visitas en esta última fase de la antesis, fue posible observar algunos de individuos de *Caenaugochlora* sp. llegar sin polen y salir con polen sobre la superficie ventral abdominal y las patas traseras.

Las otras especies de visitantes de *S. ortgiesii* fueron tres especies de escarabajos de diferentes familias, Chrysomelidae (Figura 18B), Curculionidae y Nitidulidae, los cuales sólo realizaron visitas en inflorescencias en fase masculina. Al primer visitante se le observó consumir tejidos florales, mordiendo principalmente diferentes partes de los pistilos, y además también consumía polen. Este escarabajo permanecía sobre el espádice

cerca de cinco horas, moviéndose lentamente y se observó un amplio daño en las inflorescencias que visitaba. El segundo visitante realizó una breve visita de cuatro segundos y luego se marchó, y al último visitante, sólo se le observó comer polen.



**Figura 18.** Otros visitantes florales de *Spathiphyllum ortgiesii*: A) *Caenaugochlora* sp. y B) Chrysomelidae sobre la inflorescencia en fase masculina.

### 2.3.3 Análisis del perfume floral

*Spathiphyllum cochlearispathum* producía un perfume floral fuerte y agradable en ambas fases de la antesis, el aroma era parecido a “lavanda”. La emisión del perfume era más fuerte durante las mañanas, entre 07:00 y 11:00 h, y menos fuerte después del mediodía. Sin embargo, aún se podía oler acercándose a la inflorescencia durante toda la tarde. En *S. ortgiesii*, el perfume era emitido entre 11:00 y 14:00 h, y no se encontraba presente durante toda la antesis. La emisión del perfume iniciaba después del tercer o cuarto día de la apertura total de la espata, al inicio de la fase femenina. Éste era poco intenso con un aroma suave, parecido al olor de la miel. En fase masculina, el perfume floral era muy bajo, en algunas inflorescencias casi imperceptibles. Además, no estaba presente durante todos los días de la fase masculina, a menudo sólo en los dos o tres primeros días del inicio de esta fase. En esta última especie, no se detectó la producción de perfume durante la noche, sin embargo, en *S. cochlearispathum* un débil aroma fue perceptible sólo acercándose a la inflorescencia, hasta que las flores hacían contacto con la nariz.

Un total de 46 compuestos fueron identificados del análisis de las 16 muestras de *S. cochlearispathum* (Apéndice 3), de los cuales 24 son compuestos que incluyen doce terpenoides, diez benzenoides y sólo dos compuestos nitrogenados. Once terpenoides y cuatro compuestos nitrogenados, son aún desconocidos. Además, en siete compuestos, que por lo general se encontraron en pequeñas cantidades, no fue posible su determinación a la clase química que pertenecen.

En fase femenina se encontraron entre 21 y 42 compuestos, y en fase masculina entre 21 y 35 (Apéndice 3). Los compuestos principales (> 2% en más del 50% de las muestras) en ambas fases de la antesis son: (E,E)- $\alpha$ -farneseno, E- $\alpha$ -farneseno epóxido, metil benzoato, salicilato de metilo, fenilacetónitrilo y dos compuestos nitrogenados desconocidos (Tabla 3). En menos del 50% de las muestras, se identificó a Linalool con altos porcentajes, entre 10 y 60% ( $n = 5$  muestras, dos en fase femenina y tres en fase masculina) y a metil (E)-cinamato con porcentajes menores, entre 2 y 6% en seis muestras (cuatro en fase femenina y dos en fase masculina). Además, se registró altas diferencias en el porcentaje de los compuestos principales entre las muestras (Tabla 3).

Los porcentajes de los compuestos (E,E)- $\alpha$ -farneseno, E- $\alpha$ -farneseno epóxido y salicilato de metilo, mostraron amplias diferencias entre las fases de la antesis. En fase femenina, el primer compuesto registró cantidades entre 11 y 26% ( $n = 6$ ) y entre 2 y 72% en fase masculina ( $n = 7$ ), y el segundo compuesto entre 6 y 25% en fase femenina ( $n = 7$ ) y entre 7 y 45% en fase masculina ( $n = 7$ ). Finalmente, salicilato de metilo presentó porcentajes entre 5 y 39% en fase femenina ( $n = 7$ ) y entre 2 y 14% en la fase masculina ( $n = 8$ ). En general, los dos primeros compuestos registrados en fase masculina, presentaron mayores cantidades. Por otro lado, los compuestos que registraron cantidades menores en comparación con los otros compuestos principales como metil benzoato, fenilacetónitrilo y los dos compuestos desconocidos, no presentaron amplias diferencias entre las fases de la antesis (Apéndice 3).

En *S. ortgiesii*, sólo tres compuestos fueron identificados del análisis de los perfumes florales ( $n = 12$  inflorescencias) en ambas fases de la antesis. Estos incluyen un terpenoide, un benzenoide y un compuesto derivado de lípidos (Tabla 3; Apéndice 4). 2-feniletanol e isoamíl alcohol fueron los compuestos con mayores porcentajes en el mayor número de muestras ( $n = 11$  y  $8$  respectivamente). En fase femenina, 2-feniletanol se encontró en cantidades relativamente más altas que lo registrado en la fase masculina. Por otro lado,  $\beta$ -mirceno e isoamíl alcohol, presentaron mayores cantidades en fase masculina que lo registrado en la fase femenina (Tabla 3; Apéndice 4).

Los compuestos 2-feniletanol y  $\beta$ -mirceno se encontraron en ambas especies. Sin embargo, las cantidades de los compuestos entre una y otra especie muestran amplias diferencias. El primer compuesto registró menos del 2% ( $n = 15$ ) y el segundo menos del 1% ( $n = 9$ ) en *S. cochlearispathum*; mientras que en *S. ortgiesii*, 2-feniletanol registró cantidades entre 48 y 99.50% ( $n = 11$ ) y  $\beta$ -mirceno entre 0.11 y 58% ( $n = 12$ ; Tabla 3). En cuanto a las clases químicas, en *S. cochlearispathum* no se encontraron compuestos derivados de lípidos, y los compuestos que dominaron en términos cuantitativos fueron terpenoides. Por otro lado, en *S. ortgiesii*, no se encontró ningún compuesto nitrogenado, y en ninguna clase química, se encontraron más de dos compuestos. El isoamíl alcohol, fue el compuesto exclusivo de esta especie (Tabla 3).

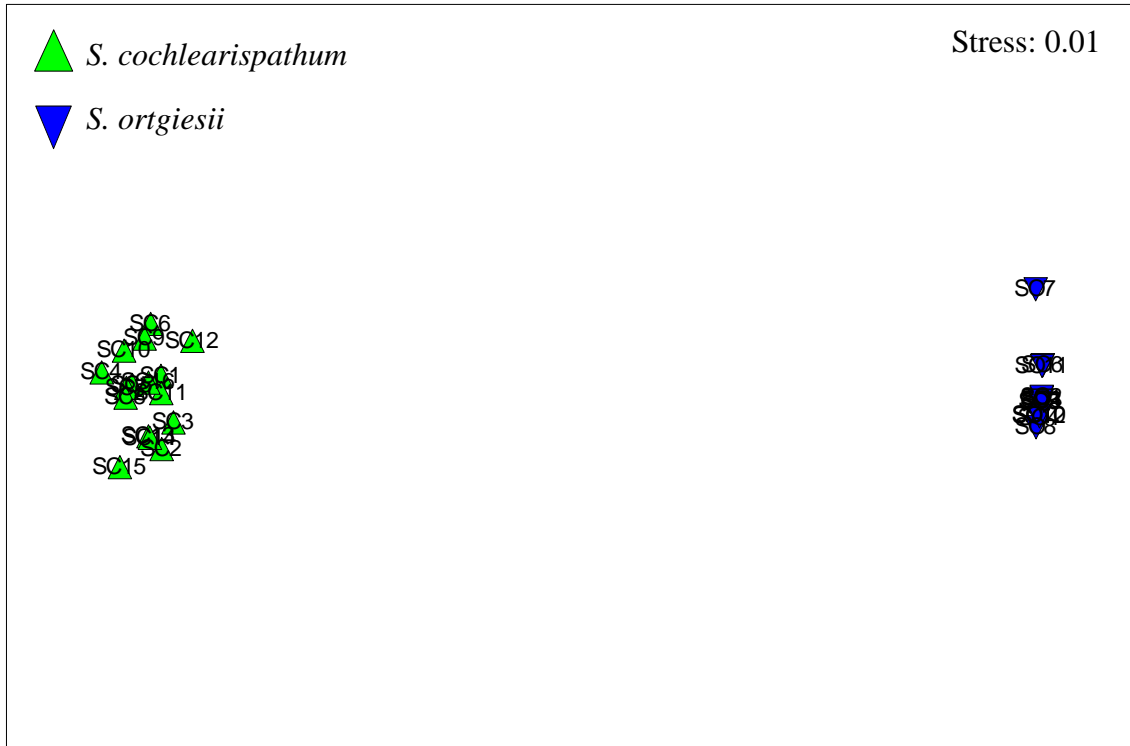
En el NMDS se observa una amplia separación entre las muestras de ambas especies, con un stress de 0.01 (Figura 19). Además, en *S. cochlearispathum* se observa una mayor heterogenidad de las muestras en comparación con las muestras de *S. ortgiesii*. En esta última especie, la muestra SO7 presentó una mayor separación en comparación con las otras muestras de esta especie (Figura 19). El análisis de similaridad (ANOSIM) muestra diferencias significativas en cuanto a la composición de los perfumes florales de las dos especies ( $R = 1$ ;  $P = < 0.1\%$ ). En cuanto a la composición de los perfumes florales, el análisis de similaridad en *S. cochlearispathum*, no mostró diferencias significativas entre las fases de la antesis ( $R = 0.06$ ;  $P = < 74.3\%$ ) y entre las muestras de los dos sitios de estudio ( $R = 0.134$ ;  $P = < 11.5\%$ ). Sin embargo, en *S. ortgiesii*, sí hubo diferencias significativas en la composición de los perfumes florales entre fases de la antesis ( $R =$

0.546;  $P = < 1.2\%$ ). Ningún compuesto de los 42 identificados en *S. cochlearispathum*, y los tres encontrados en *S. ortgiesii*, se encontraron en las tres muestras de control tomadas durante la toma de perfume. Además, al finalizar cada toma de control no se percibió aroma almacenado en las bolsas utilizadas.

**Tabla 3.** Lista de los compuestos principales de los perfumes florales de *Spathiphyllum cochlearispathum* y *S. ortgiesii*. Los compuestos están divididos dentro de las clases químicas y dentro de cada clase en el orden del tiempo de retención de la cromatografía de gases. Los valores indican la mediana (Me) y el rango (R) de los porcentajes de cada compuesto presentes en todas las muestras y por cada fase de la antesis. N indica el número de muestras por cada fase de la antesis en donde se encontró cada compuesto. Las medianas con valor mayor a 2% se indican en negrita.

Clases y Compuestos	<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>						<i>Spathiphyllum ortgiesii</i>					
	Fase Femenina			Fase Masculina			Fase Femenina			Fase Masculina		
	Me	R	N	Me	R	N	Me	R	N	Me	R	N
<b>Terpenoides</b>												
β-mirceno	0.04	0.02-0.29	5	0.03	0.02-0.71	4	1.31	0.11-2.20	8	<b>15.93</b>	0.82-57.86	4
(E,E)- α -farneseno	<b>14.64</b>	0.29-25.38	8	<b>18.61</b>	0.26-71.32	8	-		-	-		-
(E)- α -farneseno epoxido	<b>11.66</b>	6.42-24.88	7	<b>18.86</b>	7.78-44.30	7	-		-	-		-
<b>Benzenoides</b>												
Metilo benzoato	1.09	0.03-35.38	8	<b>5.58</b>	1.01-35.32	7	-		-	-		-
2-feniletanol	0.18	0.05-1.80	8	0.37	0.04-1.5	7	<b>93.43</b>	87.42-99.42	8	<b>50.26</b>	48.41-97.71	3
Metil salicilato	<b>17.71</b>	1.08-57.63	8	<b>9.22</b>	2.93-13.45	8	-		-	-		-
<b>Compuestos nitrogenados</b>												
Fenilacetitrilo	<b>3.96</b>	1.63-9.59	8	<b>3.13</b>	0.48-4.25	8	-		-	-		-
Id 2	<b>2.78</b>	0.46-11.41	8	<b>2.33</b>	0.03-11.06	8						
Id 3	<b>2.42</b>	0.46-8.76	8	1.32	0.05-7.45	8	-		-	-		-
<b>Compuesto derivado de lípidos</b>												
Isoamil alcohol	-		-	-		-	4.52	0.48-11.18	8	33.60	1.46-42.14	4





**Figura 19.** Cuadro bidimensional NMDS de las 16 muestras de los perfumes florales de *Spathiphyllum cochlearispathum* y doce muestras de *S. ortgiesii*, basados en el índice de similitud Bray-Curtis.

#### 2.3.4. Pruebas de autopolinización y apomixis

Seis de las 14 inflorescencias de *S. cochlearispathum* usadas para esta prueba, se secaron después de terminar la fase masculina. En las otras ocho inflorescencias, se observó un cambio de coloración en las flores, de verde claro a verde oscuro después de terminar la fase masculina. Posteriormente, sólo en cinco inflorescencias se observó la formación de frutos (ca. de 1 fruto por inflorescencia), los cuales contenían entre 1 a 8 semillas (Figura 20B). Las últimas tres inflorescencias permanecieron de color verde oscuro y finalmente se marhitaron sin producir frutos. Por otro lado, en ninguna inflorescencia de *S. ortgiesii* se observó la formación de frutos. Todas las inflorescencias de esta última especie se secaron después de terminar la fase masculina (Figura 20C).



**Figura 20.** A) Inflorescencia de *Spathiphyllum cochlearispathum* expuesta a los polinizadores (formación del 100% de los frutos), B) Inflorescencia de *S. cochlearispathum* aislada de los polinizadores, formación de dos frutos, C) Inflorescencia de *Spathiphyllum ortgiesii* protegida después de finalizar la antesis, y D) Inflorescencia de *S. ortgiesii* expuesta a los polinizadores.

## 2.4 DISCUSIÓN

### 2.4.1 Morfología floral y fenología de la floración

En ambas especies de *Spathiphyllum*, las características florales (como presentar sus recompensas expuestas, el color de las flores, la longitud de los pistilos y el tipo de polen) coinciden con aquellas especies polinizadas por insectos generalistas (Bawa, 1990; Sakai y Weller, 1999). Según Willmer (2011) las flores/inflorescencias que por lo general son polinizadas por insectos generalistas, como muchos grupos de abejas sociales, tienen inflorescencias o flores pequeñas a menudo con recompensas (néctar o polen) expuestas a los polinizadores.

Generalmente, las flores polinizadas por algunos grupos de abejas (p.ej. Apidae y Halictidae) tienen menos de 1 cm de largo, son de color blanco o crema, y en muchas especies el néctar está ausente (Endress, 1994). En *S. ortgiesii*, el polen fue la única recompensa para los visitantes, y en *S. cochlearispathum*, además del polen, el perfume floral que era emitido por los pistilos, también fue una recompensa. El perfume floral que funciona como recompensa (como en orquídeas de perfume; Roubik y Hanson, 2004) y emitido por estructuras específicas de la flor, provee una ventaja adaptativa como resultado de la selección por un específico grupo de polinizadores (Pridgeon y Stern, 1983; Wright y Schiestl, 2009). En ambas especies, las anteras estaban expuestas para los visitantes robadores y ladrones de polen (ver Inouye *et al.*, 1994).

En las Araceae, el polen de forma ovado-estriada, tal y como fue registrado en este estudio, carece de almidón y es rico en lípidos (Bown, 2000; Sannier *et al.*, 2009). Según Baker y Baker (1979) las flores asociadas a la polinización por abejas tienen por lo general polen sin almidón, ya que éste no es digerible por las abejas. Por otro lado, Gerlach y Schill (1991) determinaron que el polen de *S. wallisii*, al estar asociado a la polinización por abejas Euglossini que colectan perfume y no el polen, éste se encuentra mezclado con rafidios de oxalato de calcio, que lo protege contra los robadores de polen. Sin embargo, en el presente estudio se determinó que los granos de polen de las dos especies de *Spathiphyllum* no están mezclados con rafidios. En concordancia, un estudio sobre la presencia de cristales de oxalato de calcio del polen de 63 especies de Araceae, incluyendo géneros con flores bisexuales y unisexuales, mostró que no todas las especies de Araceae tienen polen mezclados con rafidios de oxalato de calcio (Barabé *et al.*, 2004). En cuanto al tamaño del polen, Chouteau *et al.* (2008) mencionan que el tamaño del polen en las Araceae (p. ej. en *Anthurium* y *Spathiphyllum* entre 17 y 28  $\mu\text{m}$ ; Grayum, 1985), podría ser un rasgo asociado al tipo de polinizador con el fin de maximizar su transporte. Por lo tanto, el tamaño del polen en géneros polinizados por escarabajos, es hasta 60% mayor al de los géneros polinizados por abejas o moscas (Grayum, 1985; Chouteau *et al.*, 2008), lo cual coincide con lo registrado en ambas especies.

En *S. cochlearispathum* se determinó que *Euglossa viridissima* (Euglossini) colectaba el perfume floral raspando las superficies de los pistilos. Es probable que la superficie fisurada de los pistilos de *S. cochlearispathum*, y la superficie rugosa-estriada en *S. ortgiesii*, podrían funcionar como osmóforos (ver Pridgeon y Stern, 1983), estructuras asociadas a la liberación de sustancias volátiles (Stern *et al.*, 1986; Vogel y Martens, 2000), y cuya forma (rugosa, papilosa, estriada) puede variar entre las especies de un mismo género (Curry *et al.*, 1991).

Los resultados sobre la relación polen/óvulo (P/O) de las dos especies de *Spathiphyllum* sugieren xenogamia obligada (Cruden, 1977). Estos resultados son consistentes con los obtenidos durante la prueba de autopolinización y apomixis. Sin embargo, Chouteau *et al.* (2006, 2008) sugieren que en Araceae, la relación P/O no es un indicador del sistema reproductivo como ocurre en otras familias. Estos autores determinaron que varias especies de *Anthurium* capaz de autopolinizarse, tienen una relación P/O incluso más alta que otras especies de *Anthurium* y *Philodendron* que no se autopolinizan. Por lo tanto, ellos concluyen que la relación P/O en las Araceae está relacionada con el tipo de inflorescencia, el ciclo de floración y el modo de crecimiento.

Ambas especies en estudio presentaron un largo ciclo de floración, de entre una hasta tres semanas, mayor a lo registrado para otras especies de *Spathiphyllum* (Montalvo y Ackerman, 1986; Hentrich *et al.*, 2010), pero similar a lo documentado en otros géneros de Araceae con flores bisexuales como *Anaphyllopsis* y *Anthurium*, en los cuales la duración de la antesis puede extenderse entre un mes a cerca de 40 días (Croat, 1980; Gibernau *et al.*, 2010; Hentrich *et al.*, 2010).

Las dos especies en estudio exhibieron diferentes patrones fenológicos de floración. *Spathiphyllum cochlearispathum* mostró un tipo de floración en masa (“mass flowering”; *sensu* Koptur *et al.*, 1988), es decir, el ciclo de floración fue sincrónico entre los individuos (“Cornucopia” *sensu* Gentry, 1974). Sin embargo, con base en este tipo de floración y la separación temporal de los sexos, las fases de la antesis pueden ser consideradas asincrónicas. Wada y Uemura (2000) registraron esta misma estrategia de floración en

*Symplocarpus renifolius* Schott ex Tzvelev, una aráceca de Asia, determinando que, durante el pico de floración, el mayor número de individuos se encuentran en fase femenina, y al final, la mayoría está en fase masculina. Este patrón de floración promueve un mayor movimiento de los polinizadores, y garantiza un mayor flujo de polen cuando hay sincronía de fases (Wada y Uemura, 2000) entre una o diferentes poblaciones.

La floración de tipo “mass flowering” registrado en *S. cochlearispathum*, ocurre por lo general en plantas tropicales durante la temporada seca (Rathcke y Lacey, 1985). En este periodo, la abundancia de los polinizadores, principalmente insectos, es mayor, causado por las especies de polinizadores oportunistas que varían en su abundancia y frecuencia de visita según la densidad de flores (Augspurger, 1983). Además, este patrón de floración coincide con la temporada de mayor abundancia y riqueza de abejas de la tribu Euglossini, entre la temporada seca y el inicio de la temporada de lluvias en tierras bajas (Ackerman, 1983). Montalvo y Ackerman (1986) documentaron que, en *S. friedrichsthalii*, la ocurrencia de individuos aglomerados y con un pico de floración marcado (entre la temporada seca y la temporada de lluvias) favorece principalmente a las abejas sociales (p.e. *Apis*, *Plebeia*, *Trigona*), a diferencia de las abejas Euglossini, que son abejas solitarias. Así mismo, determinaron que éstas últimas fueron polinizadores más efectivos durante la temporada seca.

En el caso de la otra especie estudiada, *Spathiphyllum ortgiesii*, se observó un tipo de floración de tipo “steady state” (*sensu* Gentry, 1974; Augspurger, 1983), lo que significa una asincronía del ciclo de floración entre los individuos (Willmer, 2011). Esta estrategia de floración es más común en plantas del sotobosque de las selvas tropicales y, por lo general, es un tipo de floración que se extiende en los trópicos a lo largo de la temporada de lluvias (Rathcke y Lacey, 1985). Este patrón fenológico promueve la polinización cruzada, debido a que la baja producción de flores/inflorescencias por día propicia el movimiento de los polinizadores entre las plantas, lo cual también refleja las diferencias en las conductas de forrajeo de las distintas especies de polinizadores (Sakai, 2001). Según Boyle y Bronstein (2012) una de las causas de la fenología que presentan las plantas del sotobosque se debe a los bajos niveles de luz que reciben, en comparación con las especies del dosel.

Este tipo de floración podría estar relacionado con el bajo número de individuos en floración (20 de 64) que se registraron en un periodo de dos meses. El pico de floración registrada en ambas especies en estudio, entre la temporada seca y el inicio de la temporada de lluvias, coincide con lo registrado en *S. friedrichsthalii* y *S. humboldtii* (Montalvo y Ackerman, 1986; Hentrich *et al.*, 2010).

La duración de la fase femenina en *S. cochlearispathum* y *S. ortgiesii* fue más corta que lo registrado para la fase masculina, lo cual coincide con lo documentado en la mayoría de las Araceae con inflorescencia expuesta (Hentrich *et al.*, 2010 y citas dentro). El ciclo de floración, con una larga fase masculina en comparación con la femenina, puede deberse a una presión selectiva en el componente de adecuación masculina de la planta. Por ejemplo, éste componente de la adecuación se promueve por la dispersión de polen (es decir, con un mayor número de visitas), tal como lo indica la hipótesis de donación de polen (ver Broyles y Wyatt, 1990). A mayor duración de la fase masculina (con polen viable), se promueve un mayor transporte de polen a otros individuos. La adecuación femenina sólo necesita una o pocas visitas para lograrse (p. ej. al menos un grano de polen por óvulo), mientras que la fase masculina se incrementa con un mayor número de visitas recibidas en las que el vector se lleve polen al irse (Broyles y Wyatt, 1990). Esto se vuelve más importante en un ambiente con pocos o limitados polinizadores (Schemske, 1980; Horvitz y Schemske, 1988).

Por otro lado, similar a lo reportado en *S. friedrichsthalii* y *S. humboldtii*, en ambas especies no se observó ninguna fase intermedia (Montalvo y Ackerman, 1986; Hentrich *et al.*, 2010). Sin embargo, en el género *Anthurium*, algunos estudios han documentado la existencia de una fase intermedia o inactiva en algunas de sus especies (Croat, 1980; Franz, 2007).

#### **2.4.2 Observación de visitantes**

En *S. cochlearispathum*, el 59% de las visitas en las dos fases de la antesis fueron realizadas por cuatro especies de abejas Meliponini, el 31% por la abeja europea *Apis*

*mellifera* (Apini), y el 10% por una sola especie de abeja Euglossini, *Euglossa viridissima*. Por su parte en *S. ortgiesii*, sólo dos visitantes se registraron en ambas fases de la antesis. El 97% de las visitas fueron realizadas por *T. fulviventris* (Meliponini) y el 3% por *Caenaugochlora* sp., una especie de la familia Halictidae. Estos resultados pueden estar relacionados con el tipo de hábitat en donde crece cada especie. Las abejas sociales son visitantes comunes de plantas en floración de sitios abiertos o flores expuestas al sol (p. ej. plantas del dosel), pero pocas especies forrajean en el sotobosque (ver Momose y Hamid-Karim, 2005). Por otro lado, las diferencias en el espectro de visitantes florales entre las dos especies también podrían estar relacionados con el tipo de floración registrado para cada especie estudiada (ver 2.4.1 Morfología floral y fenología de la floración) y la composición química de los perfumes florales de ambas especies (ver 2.4.3 Análisis del perfume floral).

Los resultados en el presente estudio demuestran que las abejas Meliponini son uno de los principales visitantes y polinizadores de *S. cochlearispathum* y *S. ortgiesii* en sus respectivos sitios de estudio. Las visitas frecuentes a las inflorescencias en ambas fases de la antesis, así como el comportamiento de estos visitantes, apoyan estos resultados. El registro de abejas Meliponini como los polinizadores en ambas especies de *Spathiphyllum*, coincide con lo documentado por Montalvo y Ackerman (1986). Estos autores encontraron que las abejas de esta tribu, particularmente abejas del género *Trigona*, son los visitantes más frecuentes y polinizadores más efectivos de *S. friedrichsthalii*. En el presente estudio se observó que masas de polen colectado en fase masculina por algunos individuos de las diferentes especies de Meliponini, hacían contacto con los estigmas receptivos cuando forrajeaban en las inflorescencias en fase femenina de ambas especies de *Spathiphyllum*.

Las abejas sociales son importantes polinizadores de vegetación nativa (Michener, 2007). En *S. cochlearispathum* y *S. ortgiesii*, estas abejas visitaban ambas fases de la antesis, frecuentemente entre inflorescencias cercanas. Por lo general, las abejas sociales son vectores de polen a corta distancia y son polinizadores entre inflorescencias o flores cercanas (Roubik, 1981; Montalvo y Ackerman, 1986). Abejas pequeñas como *Plebeia*, tienen un rango de forrajeo desde 300 m y cerca de un 1 km en abejas más grandes como *Trigona* (Wille, 1983). Además, todas estas abejas presentan altos niveles de constancia

floral y frecuentemente visitan un solo tipo de flor durante el mismo día de viaje de forrajeo (Roubik, 1981; Ramalho *et al.*, 1994; Passarelli, 2002; Amaya-Márquez, 2009), lo cual es consistente con lo registrado en el presente estudio.

En *S. friedrichsthalii*, Montalvo y Ackerman (1986) determinaron que debido al traslape entre las fases y a la apariencia similar de la fase masculina y la fase femenina (forma, color y aroma), la polinización por abejas que buscan polen la realizan por “error”. En plantas con este tipo de polinización, los polinizadores visitan las flores o inflorescencias en la fase femenina sin recompensa, “imitando” a la fase masculina con recompensa (Dafni, 1984). Además, la fase masculina es a menudo más larga que la fase femenina en plantas con este sistema de polinización, cuando la recompensa es el polen (Montalvo y Ackerman, 1986). El comportamiento de las abejas Meliponini durante la colecta de polen, única recompensa presente para estos visitantes en ambas especies estudiadas, es consistente con lo documentado por Roubik (1989). Este autor menciona que durante la colecta del polen, estas abejas transfieren el polen almacenándolo en la corbícula por repetidos movimientos. Además, se ha documentado que algunas abejas *Trigona*, cuando colectan polen, cortan con sus mandíbulas las anteras de las flores que visitan (Renner, 1983; Roubik, 1989), lo cual coincide con el comportamiento de *T. fulviventris* en ambas especies estudiadas.

En *S. cochlearispathum*, los resultados indican que de acuerdo a su comportamiento y a las visitas en ambas fases de la antesis, *E. viridissima*, la única especie de abeja de la tribu Euglossini es un polinizador poco frecuente. Estos resultados son consistentes con lo documentado en *S. friedrichsthalii*, ya que en esta especie se encontraron a estas abejas como polinizadores con un porcentaje bajo de visitas (Montalvo y Ackerman, 1986). Por el contrario, en la especie sudamericana *S. humboldtii*, se determinó a las abejas Euglossini como sus principales polinizadores (Hentrich *et al.*, 2010). Sin embargo, en plantas polinizadas por estas abejas, y en las cuales el perfume funciona como recompensa en ambas fases de la antesis, no puede considerarse polinización por “error” (Knudsen *et al.*, 1999). Esto sugiere que ambas especies de *Spathiphyllum* presentan al parecer dos estrategias de polinización, y en donde el polen y/o los perfumes florales, particularmente en *S. cochlearispathum*, actúan como recompensa para diferentes vectores de polen. En esta



última especie, los experimentos de exclusión de visitantes (Montalvo y Ackerman, 1986) y contabilizar la carga de polen transportado por cada visitante, serían importantes para determinar al polinizador más efectivo (Ne'eman *et al.*, 2010).

El reducido número de visitas de Euglossini machos a *S. cochlearispathum* puede estar relacionado con los patrones de movimiento de las abejas y a la variedad de hábitats en la región de Los Tuxtlas (ver 2.2.1 Sitio de estudio; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). Según Janzen (1981), las abejas Euglossini machos recorren largas distancias entre diferentes hábitats (hasta 50 km; Roubik y Hanson, 2004) en busca de hembras y de recursos químicos. El comportamiento registrado en *E. viridissima*, coincide con esta hipótesis, ya que después de visitar una sola inflorescencia, las abejas se alejaban volando velozmente, sin visitar otra inflorescencia cercana o de la misma población. Este comportamiento de forrajeo permite un mayor flujo de polen a larga distancia (Williams, 1983), ya que estas abejas visitan inflorescencias dispersas y en diferentes poblaciones (Montalvo y Ackerman, 1986). Lo anterior es contrario al comportamiento registrado por las abejas Apini y Meliponini, las cuales forrajeaban moviéndose entre las inflorescencias cercanas de una misma población.

Otra de las causas que podría explicar el bajo número de visitas de abejas Euglossini machos a *S. cochlearispathum*, así como la nula visita de estas abejas en *S. ortgiesii*, puede estar relacionado con el efecto de la fragmentación del hábitat. Cunningham (2000) menciona que la fragmentación del hábitat puede alterar de forma significativa funciones reproductivas importantes de las especies, ya sea por el cambio del ambiente físico de la planta o por sus interacciones con los animales. Durante la realización del presente estudio, se usaron cebos químicos (p. ej. eugenol y salicilato de metilo) como atrayentes para abejas Euglossini machos, y se observó un bajo número de abejas que visitaron estos cebos (H. Hentrich y P. Díaz-Jiménez, obs. pers.). Sin embargo, ya que el atrayente principal y la recompensa para las abejas Euglossini machos son los perfumes florales (Gerlach y Schill, 1991), otro factor que podría explicar la nula visita de estas abejas en *S. ortgiesii* puede ser por la composición química del perfume floral de esta especie (ver 2.4.3 Análisis del perfume floral).

Todas las visitas en *S. cochlearispathum* coincidieron con el horario de mayor emisión (entre 07:00-11:00 h) de los perfumes florales. Raguso (2001) menciona que los insectos forrajeadores usan los perfumes florales como un atrayente a distancia, asociándolo con recompensas, principalmente en plantas con floración en masa. El forrajeo de las abejas Apini y Meliponini, está relacionado con la colecta de polen, y por lo general se lleva a cabo durante las primeras horas de la mañana, cuando el polen no se ha removido por otros visitantes (Nunes-Silva *et al.*, 2010). Kevan (1989) determinó que *A. mellifera* visita las inflorescencias de *Symplocarpus foetidus*, una aráceo de América del Norte, utilizando el aroma como primera señal para acercarse a la inflorescencia, seguido de la visión y al final el color del espádice como la señal de la presencia de polen.

Por otro lado, las abejas Euglossini visitan las flores o las inflorescencias durante el periodo de mayor emisión de las fragancias florales, lo cual ocurre por lo general durante las mañanas (Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2010). Las plantas polinizadas por estas abejas emiten fuertes fragancias, que pueden ser detectadas a largas distancias (Janzen, 1971). El perfume representa el principal atrayente y al mismo tiempo la recompensa para las abejas Euglossini machos (Gerlach y Schill, 1991), y se ha documentado que el pico de actividad de estas abejas es entre las 11:00 y 14:30 h (Roubik y Hanson, 2004). En *Dalechampia magnoliifolia* (Euphorbiaceae), una especie polinizada por abejas Euglossini del género *Eulaema*, se determinó que el pico de actividad de estos polinizadores fue entre las 11:00 y 14:30 h (Armbruster *et al.*, 1989). Sin embargo, el horario de emisión puede variar entre las especies polinizadas por estos himenópteros, y en algunas especies las abejas pueden arribar a las inflorescencias desde las primeras horas de la mañana cuando los perfumes florales son intensos (ver Hentrich *et al.*, 2010). Aunque existan variaciones en la intensidad de los perfumes durante la antesis, las visitas de abejas Euglossini podrían observarse, ya que estas abejas aprenden y recuerdan los químicos que colectan (Eltz *et al.*, 2005).

En el caso de *S. ortgiesii*, no todas las visitas coincidieron con el horario de emisión de las fragancias florales (entre 11:00 y 14:00 h), ya que un bajo número de visitas se registraron tres horas antes del inicio de emisión del aroma (entre 08:00 y 11:00 h). En esta especie, el

mayor número de visitas estuvieron dominadas por *T. fulviventris* (Meliponini), su principal polinizador. Las especies de abejas del género *Trigona*, utilizan al parecer un sistema de señal simple (Faegri y van der Pijl, 1979). Estas abejas se guían generalmente por el color, y al descubrir una fuente de alimento a menudo hacen “marcas de perfume” utilizando glándulas mandibulares, desde la flor/inflorescencia hasta el nido (Wille, 1965; Jarau *et al.*, 2004; Barth *et al.*, 2008). Por lo general, colocan una gota de éstas glándulas en la flor y sobre otros objetos como hojas, ramas o piedras cerca de la flor/inflorescencia (Wille, 1965). Este comportamiento documentado en el género *Trigona* podría estar relacionado con las visitas de *T. fulviventris* fuera del rango de emisión del perfume floral en las inflorescencias de *S. ortgiesii*, así como durante los días consecutivos cuando en las inflorescencias en fase masculina no se percibió perfume. Además, es posible que haya una relación positiva entre la temporada de floración de *S. ortgiesii* y el comportamiento de *T. fulviventris*, ya que durante la época seca las marcas de perfume podrían tener una mayor duración. Se ha documentado que *T. fulviventris* no sólo se siente atraída por las señales olfativas o visuales, sino también aprende a recordar la ubicación y la hora de la disponibilidad del alimento (Murphy y Breed, 2008). Este comportamiento de hacer marcas de perfume también ha sido documentado en otras especies de abejas Meliponini, como en el género *Scaptotrigona* (Schmidt *et al.*, 2003).

El segundo visitante que fue observado con un bajo número de visitas en ambas fases de la antesis de *S. ortgiesii* fue *Caenaugochlora* sp. (Halictidae). Las especies de abejas de esta familia son comúnmente solitarias, y son consideradas polinizadores de varias especies de plantas del sotobosque (Kato, 2005). Montalvo y Ackerman (1986) determinaron que una especie de la familia Halictidae (*Neocorynura cuprifrons*) fue un visitante poco frecuente en *S. friedrichsthalii*, con raras visitas en la fase femenina y fue considerado sólo como un robador de polen.

Por otro lado, en las dos especies de *Spathiphyllum* se observaron visitas de *T. fulviventris*. Esta especie de abeja, fue el único visitante que registró visitas en ambas fases de la antesis en las dos especies estudiadas, lo cual sugiere que esta especie de abeja podría ser un agente de hibridación, ya que ambas especies de *Spathiphyllum* son morfológicamente

similares y hay traslape en la época de floración. Además, se ha determinado a través de experimentos de polinización manual, que ambas especies son compatibles y pueden formar híbridos (P. Díaz-Jiménez, datos sin publicar). Es posible que estas especies estén aisladas por el hábitat, aunque más estudios son necesarios para confirmar esta hipótesis. Sin embargo, *S. ortgiesii* puede crecer en parches de vegetación muy cercanos a poblaciones de *S. cochlearispathum* en áreas perturbadas (P. Díaz-Jiménez, obs. pers.) y *T. fulviventris* puede forrajear en diferentes hábitats (Murphy y Breed, 2008). Roubik (1993) determinó que el sitio común de forrajeo de esta especie son los lugares sombreados como el sotobosque, lo cual es consistente con los resultados del presente estudio, ya que las visitas de *T. fulviventris* fueron más frecuentes en *S. ortgiesii*, especie del sotobosque, en comparación con las visitas registradas en *S. cochlearispathum* que crece en lugares abiertos.

Las visitas exclusivas de las otras especies de abejas sociales (Apini y Meliponini) en *S. cochlearispathum*, podrían también estar relacionadas a diferentes rasgos fisiológicos de las diferentes especies de abejas que se ajustan a las características del hábitat y a la disponibilidad de recursos (Nagamitsu y Inoue, 2005). Los diferentes estratos o áreas de forrajeo en relación con las condiciones de sol y sombra causan reparto de recursos para los diferentes especies de abejas sin aguijón (Roubik, 1993; Nagamitsu y Inoue, 2005). Por otro lado, ya que algunas especies de Araceae están aisladas por la composición de las fragancias florales (Hentrich *et al.*, 2010), esto podría explicar las visitas exclusivas de *E. viridissima* a las inflorescencias de *S. cochlearispathum*.

Los vectores de polen, como muchos grupos de abejas, dependen de parámetros meteorológicos, ya que a temperaturas bajas, fuerte viento o fuertes lluvias frecuentemente están inactivos (Faegri y van der Pijl, 1979). El régimen de la temperatura y humedad relativa, así como el viento y la lluvia, influyen en el forrajeo de las abejas sin aguijón (Nunes-Silva *et al.*, 2010). Durante los días con lluvia, no se registraron visitas de Meliponini, sin embargo, sí se observaron visitas de Euglossini, lo cual podría estar relacionado al mayor tamaño de estas últimas abejas, y una mejor capacidad de vuelo con lluvia moderada. Las abejas sin aguijón, por el contrario, son pequeñas y disminuyen

fuertemente su actividad de vuelo durante los días lluviosos (Hilário *et al.*, 2007). En *T. fulviventris* se ha determinado que la lluvia interrumpe por completo las visitas (Murphy y Breed, 2008).

Además, contrario a lo documentado en otras especies de *Spathiphyllum* (Montalvo y Ackerman, 1986; Hentrich *et al.*, 2010), en el presente estudio se registró a la abeja europea *A. mellifera* como un polinizador y visitante frecuente de *S. cochlearispathum*. Pollatto y Chaud-Netto (2013) mencionan que las poblaciones de *Apis* tienen la capacidad de ocupar una amplia variedad de hábitats, y pueden convertirse en los polinizadores himenópteros dominantes después de perturbaciones sucesivas. La abundancia de *A. mellifera* se incrementa al alejarse del borde la selva, siendo más abundante en áreas abiertas y antropizadas (Brosi *et al.*, 2007). *Spathiphyllum cochlearispathum* crece por lo general en áreas perturbadas o en vegetación ruderal (Díaz-Jiménez *et al.*, 2015), lo cual podría explicar las visitas frecuentes de *A. mellifera* en esta especie, a diferencia de *S. ortgiesii*, que es una especie que crece en el interior de la selva, y en donde no se observaron visitas de *Apis*.

Ya que las especies de *Spathiphyllum* tienen un amplio desarrollo clonal, lo que ocurre en muchas especies de Araceae (Bown, 2000), es probable que las abejas sociales, al visitar inflorescencias cercanas, contribuyan a la endogamia o geitonogamia (Montalvo y Ackerman, 1986). En contraste, las abejas Euglossini al visitar las inflorescencias de diferentes individuos, dentro y entre poblaciones diferentes, promueven un mayor flujo de polen, asegurando una mayor variabilidad genética (Montalvo y Ackerman, 1986; Hentrich *et al.*, 2010), particularmente en *S. cochlearispathum*, especie polinizada por estas últimas abejas.

En ambas especies de estudio se registraron diferentes comportamientos en la forma, la duración y la colecta de las recompensas florales por los distintos grupos de polinizadores. Montalvo y Ackerman (1986) sugieren que las diferencias de comportamiento entre las abejas sin aguijón como más efectivos polinizadores y las Euglossini, podrían influir en la evolución de diferentes rasgos florales, como la duración de las fases de la antesis y la

composición de los perfumes florales en *S. friedrichsthalii*. Lo anterior también podría ser el caso de *S. cochlearispathum*, especie polinizada por ambos grupos de himenópteros. Esta hipótesis al parecer es consistente con nuestros resultados, lo cual podría explicar el bajo número de compuestos y las diferencias cualitativas de éstos en ambas fases de la antesis de *S. ortgiesii*, aunado a la aparente nula emisión de perfume durante el largo periodo de la fase masculina (ver 2.4.3 Análisis del perfume floral).

Por otro lado, todas las otras especies de visitantes de *S. cochlearispathum* y *S. ortgiesii* que realizaron visitas en una sola fase de la antesis, carecieron de importancia como polinizadores. Aunque en *S. friedrichsthalii* se determinó que abejas Halictidae visitan por lo general las inflorescencias en fase masculina para consumir polen (Montalvo y Ackerman, 1986), en *S. cochlearispathum* un reducido número de visitas fue registrado sólo en la fase femenina de dos especies no identificadas de estas abejas. Es posible que estas abejas también visiten la fase femenina por error, como ocurre en el caso de las abejas sin aguijón. Un alto número de abejas Halictidae han sido observadas en ambas fases de la antesis en una población de esta última especie de *Spathiphyllum* en un pastizal (P. Díaz-Jiménez, obs. pers.). Las breves visitas de la única especie de hemíptero y *E. mixta* (Euglossini) posiblemente fueron ocasionales o esporádicas. Los hemípteros han sido reportados como visitantes en *Monstera*, otro género de Araceae con flores bisexuales (Madison, 1977), sin embargo no han sido documentados como polinizadores en las Araceae.

En contraste, los coleópteros registrados en una sola fase de la antesis de *S. ortgiesii* han sido documentados como robadores de polen y/o polinizadores en otras especies de Araceae con flores bisexuales. Hentrich *et al.* (2010) reportó un bajo número de escarabajos Curculionidae en una sola fase de la antesis de *S. humboldtii*. Sin embargo, en varias especies de *Anthurium*, éstos son reportados como polinizadores (Franz, 2007). Además, los Nitidúlidos son documentados como polinizadores de *M. obliqua*, una Araceae con un sistema de polinización similar a los géneros con flores unisexuales polinizados por escarabajos (Chouteau *et al.*, 2007). En el caso de los escarabajos Chrysomelidae, estos coleópteros han sido reportados como visitantes de *Spathiphyllum* (Gibernau, 2003), pero

no han sido documentados como polinizadores de este género. Según Crepet *et al.* (1991) los Chrysomelidae y Nitidulidae son escarabajos que en plantas primitivas se alimentan de polen y/o néctar, lo cual explica las visitas de estos en la fase masculina, donde se alimentaban de polen, además de tejidos florales como se registró en los Chrysomelidae.

### 2.4.3 Análisis del perfume floral

Aunque ambas especies de *Spathiphyllum* estudiadas produjeron perfume floral agradable, el horario de emisión, la intensidad del aroma, la presencia del perfume a lo largo de toda la antesis y su composición, varió entre ellas. *Spathiphyllum cochlearispathum* producía un perfume floral fuerte y agradable en ambas fases de la antesis, y su emisión era más fuerte durante las mañanas (07:00 y 11:00 h). Estas observaciones coinciden con lo documentado en otras especies de *Spathiphyllum* que son polinizadas por abejas Euglossini y Meliponini (Montalvo y Ackerman, 1986; Hentrich *et al.*, 2010), así como en varias especies de *Anthurium* polinizadas por abejas Euglossini (Croat, 1980; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2010). *Spathiphyllum friedrichsthali* emite un fuerte y dulce perfume floral durante las mañanas, cerca de cinco horas en todos los días y ambas fases de la antesis (Montalvo y Ackerman, 1986). En *S. humboldtii*, Hentrich *et al.* (2010) determinaron que la emisión del fuerte perfume floral comienza desde el amanecer y se prolonga hasta el final del medio día.

Por otro lado, aunque el horario de emisión del perfume floral de *S. ortgiesii* se encontró dentro del rango de emisión (11:00 y 14:00 h) de los perfumes florales de otras especies de Araceae polinizadas por abejas Euglossini (p. ej. *Anthurium rubrinervium* y *A. thrinax*; Hentrich *et al.*, 2007, 2010), la baja intensidad del perfume floral y la nula emisión en un largo periodo de la fase masculina, difieren de lo documentado en plantas conocidas con el síndrome de polinización por abejas de perfume (Roubik y Hanson, 2004). Estos resultados pueden estar relacionados con un sistema de polinización a prueba de falla (“fail-safe”, *sensu* Wolf y Stiles, 1989), como ha sido documentado en varias especies polinizadas por colibríes. En plantas con un sistema de polinización de este tipo, cuando el polinizador principal es poco común o ausente, puede haber otro tipo de recompensa para un

polinizador secundario (Wolf y Stiles, 1989), como en el caso de *S. ortgiesii* parece ser el polen. Tanto el polen como el perfume floral han sido reportados como recompensas para los polinizadores de algunas especies de *Anthurium* y *Spathiphyllum* (Montalvo y Ackerman, 1986; Franz, 2007; Hentrich *et al.*, 2010). Stebbins (1970) menciona que el cambio de un polinizador especializado a otro, puede llevarse a cabo sólo a través de una etapa intermedia, durante el cual ambos vectores son capaces de polinizar la flor.

Los compuestos volátiles del perfume floral de *S. cochlearispathum*, así como la clase química dominante de los mismos (terpenoides), coinciden con lo reportado en otras especies de *Anthurium* y *Spathiphyllum* polinizados por abejas Euglossini (Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2007; 2010). Así mismo, es consistente con lo reportado en otras familias que tienen especies con síndrome de polinización por abejas Euglossini y/o Meliponini (p. ej., Arecaceae, Gesneriaceae, Orchidaceae, Solanaceae; Roubik y Hanson, 2004), en donde las clases químicas dominantes son los terpenoides, seguido de los compuestos aromáticos o benzenoides (Williams, 1983; Gerlach y Schill, 1991; Knudsen, 1999; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Dobson, 2006; Hentrich *et al.*, 2007; 2010).

En un previo análisis de *S. cochlearispathum* bajo condiciones de invernadero, se identificaron entre 36 y 53 compuestos, la clase química dominante fueron los terpenoides (G. Gerlach, datos sin publicar). Incluso, los compuestos del perfume floral de *S. humboldtii*, una especie polinizada por abejas Euglossini, son exclusivamente terpenoides (Hentrich *et al.*, 2010). Así mismo, en algunas especies de la subtribu Maxillariinae (Orchidaceae) polinizadas por abejas Meliponini, esta misma clase química presenta el mayor número de compuestos (Flach *et al.*, 2004).

Por otro lado, el bajo número de visitas de abejas Euglossini machos registrado en *S. cochlearispathum* pueden estar relacionadas con el alto número de compuestos encontrados en esta especie (Williams y Dodson, 1972; Dötterl y Vereecken, 2010). Estos autores mencionan que el número de individuos y especies de abejas atraídas en plantas con un sistema de polinización por Euglossini, disminuye al aumentar la complejidad de las mezclas (alta cantidad de compuestos) de las fragancias florales.



El reducido número de compuestos identificados en *S. ortgiesii* (un terpenoide, un benzenoide y un compuesto derivado de lípidos), representa algo atípico en comparación a lo documentado en otras especies dentro de la familia Araceae (Gerlach y Schill, 1991; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Hentrich *et al.*, 2007; 2010). Gerlach y Schill (1991) mencionan que la presencia de un reducido número de compuestos en el perfume floral es común en plantas polinizadas por Euglossini, ya que la atracción de determinadas especies se basa en la presencia de compuestos individuales o en específicas combinaciones de dos o más compuestos (Williams y Whitten, 1983; Schiestl y Roubik, 2003). Aun cuando no se registraron visitas de abejas de perfume en *S. ortgiesii*, el número de compuestos registrados en esta especie, se encuentra dentro del rango de compuestos principales documentados en plantas polinizadas por Euglossini (Gerlach y Schill, 1991). En esta especie el visitante más frecuente fue *T. fulviventris*, el principal polinizador determinado en el presente estudio (ver 2.4.2 Observación de visitantes).

En *S. cochlearispathum* se encontraron variaciones entre el número de compuestos por fase de la antesis. Sin embargo, todos los compuestos principales fueron hayados en ambas fases de la antesis, aunque fueron registradas grandes diferencias entre los porcentajes de cada compuesto por fase y por muestra. Estas diferencias cuantitativas y cualitativas, entre las fases y entre las muestras de esta especie, pueden estar relacionadas con varios factores, entre ellos, el número de flores por inflorescencia, la condición de la planta, distancia del absorbente, y/o reutilización de absorbentes (Hentrich *et al.*, 2010). Estas diferencias también pueden estar asociadas con factores microclimáticos (Knudsen *et al.*, 2001; Hentrich *et al.*, 2010), así como influenciadas por factores genéticos y/o fisiológicos de los individuos (Raguso, 2001; Dudareva y Pichersky, 2006).

Por otro lado, en *S. ortgiesii* todos los compuestos registrados en la fase femenina fueron similares a los encontrados en más del 50% de las muestras en la fase masculina. Sin embargo, en esta misma especie, se registraron diferencias cualitativas entre los compuestos en ambas fases de la antesis, con altas cantidades de 2-feniletanol y bajas cantidades de  $\beta$ -mirceno e isoamíl alcohol en fase femenina, y con mayores cantidades de estos dos últimos compuestos maximizando la adecuación masculina. Esta variabilidad

entre las cantidades de los compuestos en ambas fases de la antesis, puede ser debido a la adaptación a otro tipo de polinizador (ver Tollsten y Bergström, 1993). *Trigona fulviventris*, el principal polinizador en *S. ortgiesii*, aparentemente no utiliza el perfume floral como principal atrayente, visitando indistintamente ambas fases de la antesis. Además, las diferencias cuantitativas y cualitativas también pueden ocurrir dentro de los compuestos en las fragancias florales donde las señales visuales son tan importantes como las olfativas (Dötterl y Vereecken, 2010; Azuma *et al.*, 2001).

Los resultados sobre el análisis de similitud muestran amplias diferencias entre las dos especies y coinciden con otros estudios, los cuales determinaron diferencias en la composición de los perfumes florales entre diferentes especies de plantas con síndrome de polinización por abejas Euglossini machos (Armbruster *et al.*, 1989; Hentrich *et al.*, 2010). Además, en base a estos resultados, se hipotetiza que en plantas polinizadas por estas abejas, el perfume floral aparentemente funciona como un importante mecanismo de aislamiento reproductivo entre las especies (Armbruster *et al.*, 1989; Knudsen, 1999; Hentrich *et al.*, 2010). Sin embargo, en plantas polinizadas por abejas sociales, no hay evidencia de que la composición de las fragancias florales actúe como un mecanismo de aislamiento (Dötterl y Vereecken, 2010).

Los compuestos como (E,E)- $\alpha$ -farneseno, E- $\alpha$ -farneseno epóxido, salicilato de metilo y fenilacetnitrilo, cuatro de los seis compuestos principales del análisis del perfume floral de *S. cochlearispathum*, fueron similares con los compuestos encontrados en altas cantidades en esta misma especie cultivada bajo condiciones de invernadero (G. Gerlarch, datos sin publicar). El primer compuesto ha sido reportado como el principal del perfume floral de *Geonoma macrostachys* (Arecaceae; Knudsen *et al.*, 1999; Knudsen *et al.*, 2001). Esta especie de palma es polinizada por un amplio espectro de polinizadores que incluye abejas Euglossini machos (*Euglossa* spp.), abejas Meliponini (p. ej. *Plebeia* y *Trigona*), e incluso algunas especies de escarabajos y moscas que comen polen (Olesen y Balslev, 1990; Knudsen *et al.*, 1999; Listabarth, 1993; Knudsen *et al.*, 2001). Por otro lado, E- $\alpha$ -farneseno epóxido fue uno de los compuestos principales encontrado en las tibias posteriores de *E. cognata* (Euglossini) capturada en Panamá (Eltz *et al.*, 2005).

Metil benzoato y salicilato de metilo son compuestos comunes en plantas con síndrome de Euglossini (Gerlach y Schill, 1991), el primero es conocido como un buen atrayente, y el segundo, como un atrayente general para estas abejas (Roubik y Hanson, 2004). Ambos están entre los compuestos principales del perfume floral de *S. wallisii*, una especie polinizada por abejas de perfume según Gerlach y Schill (1991). Además, estos compuestos se encuentran dentro de los principales del perfume *A. sagittatum*, una especie polinizada por *E. piliventris* y *E. viridis* (Hentrich *et al.*, 2010).

En el caso de Linalool,  $\beta$ -mirceno y 2-feniletanol, estos últimos registrados con altas cantidades en *S. ortgiesii*, son compuestos de amplia distribución entre los perfumes florales de muchas familias de plantas (reportados en más del 50% de 90 familias; Knudsen *et al.*, 2006). Además, son compuestos comunes en aquellas especies polinizadas por diferentes tribus de abejas como Apini, Meliponini y Euglossini (Knudsen *et al.*, 2001; Dötterl y Vereecken, 2010). En plantas polinizadas por estas últimas, los tres compuestos son considerados como atrayentes limitados (Roubik y Hanson, 2004), lo cual podría estar relacionado con la nula visita de abejas Euglossini a las inflorescencias de *S. ortgiesii*, especie que registró altas cantidades de  $\beta$ -mirceno y 2-feniletanol.

Según Gerlach y Schill (1991) los compuestos nitrogenados son raros en especies polinizadas por abejas Euglossini machos. El único compuesto importante de esta clase química, fenilacetónitrilo, registrado en *S. cochlearispthum*, ha sido reportado con mínimas cantidades en una especie de *Anthurium* no identificada en Ecuador, probablemente polinizada por Euglossini (Schwerdtfeger *et al.*, 2002). Por otro lado, isoamíl alcohol, un compuesto derivado de lípidos registrado en *S. ortgiesii*, aparentemente no ha sido reportado en ninguna especie de planta polinizada por abejas. La clase química dominante a la que pertenece este compuesto parece estar asociada a plantas polinizadas por coleópteros o dípteros (Knudsen y Mori, 1996; Schwerdtfeger *et al.*, 2002; Goodrich *et al.*, 2006). De hecho, en *A. hookeri*, una especie de arácea polinizada por moscas Drosophilidae, se determinó que uno de sus principales compuestos es isoamíl alcohol (Schwerdtfeger *et al.*, 2002). Sin embargo, en *S. ortgiesii* no se registró ninguna clase química dominante, y no se registraron visitas de moscas. Las visitas de los escarabajos fueron en la fase masculina, en

presencia o ausencia de perfume floral. Además, *T. fulviventris*, su polinizador y visitante más frecuente, al parecer no usa el perfume floral como principal atrayente. Según Dötterl y Vereecken (2010) el perfume floral es considerado un atrayente a larga distancia para las abejas, principalmente en hábitats de poca luz como el sotobosque de la selva, donde el color de las flores no puede ser visto desde lejos.

#### **2.4.4. Pruebas de autopolinización y apomixis**

Aunque se ha documentado la formación de frutos y semillas por apomixis en el género *Spathiphyllum* (ver Hentrich *et al.*, 2010), los resultados obtenidos durante la realización de esta prueba, demostraron que *S. cochlearispathum* y *S. ortgiesii*, no producen frutos ni semillas por apomixis. La producción de una mínima cantidad de frutos y semillas observadas en *S. cochlearispathum*, puede ser resultado de óvulos fertilizados por granos de polen dispersado por el viento que atravesaron la cubierta empleada para excluir visitantes (ver Montalvo y Ackerman, 1986). De hecho, en otros géneros de Araceae con flores bisexuales, como *Anthurium*, *Lysichiton* y *Symplocarpus*, se ha documentado la polinización por viento (Valerio y Villalobos, 1980; Camazine y Niklas, 1984; Tanaka, 2004), aunque la ornamentación del polen sugiere la polinización por animales.

Los resultados obtenidos demuestran que ambas especies estudiadas no se autopolinizan, lo que puede ser consecuencia de la maduración separada de los órganos reproductivos de las Araceae (Mayo *et al.*, 1997). Con base en esta condición, la autopolinización no es posible en la mayoría de sus especies y, aparentemente, la inflorescencia está adaptada para la polinización cruzada (Chouteau *et al.*, 2008). Sin embargo, en algunas especies la protoginia puede ser incompleta (Montalvo y Ackerman, 1986; Mayo *et al.*, 1997). Pellmyr y Patt (1986) determinaron que debido al traslape temporal de las fases de la anthesis en *Lysichiton americanus*, una especie de Araceae endémica de América del Norte, ésta especie tiene la capacidad de autopolinizarse. Chouteau *et al.* (2008) sugieren que la autopolinización en algunas especies de Araceae podría ser un mecanismo para asegurar eventualmente la fertilización, cuando las frecuencias de polinizadores son limitadas.

## 2.5 CONCLUSIONES

En este trabajo se planteó contribuir al conocimiento de la biología floral y reproductiva de dos especies de aráceas: *Spathiphyllum cochlearispathum* y *S. ortgiesii* en la región de Los Tuxtlas. Esto se hizo a través del estudio de la fenología de la floración, la evaluación de la capacidad apomíctica de las especies, el análisis de la composición de compuestos del perfume floral, y mediante la determinación de la fauna de visitantes florales y su contribución a la polinización de ambas aráceas. El presente trabajo representa el primer estudio sobre la biología floral y reproductiva de dos especies de *Spathiphyllum* en México.

Este estudio demuestra que las dos especies de *Spathiphyllum* no se autopolinizan y no son apomícticas, y exhiben un largo ciclo de floración de entre 16 y 43 días. Además, ambas fueron visitadas principalmente por abejas, que constituyeron los polinizadores de estas especies, mientras que otros visitantes florales no fungían como tal. En ninguna especie se registraron visitas de moscas.

En *S. cochlearispathum* se determinó que diferentes especies de abejas de la tribu Apini, Meliponini y Euglossini, atraídas a las inflorescencias por señales olfativas en ambas fases de la antesis, fueron sus polinizadores. Ya que el polen fue la principal recompensa para las dos primeras tribus de abejas que forrajeaban cortas distancias, las visitas efectuadas por ellas a la fase femenina se considera que ocurrieron por error, y el transporte de polen se vio restringido a individuos vecinos. Por su parte, ya que el perfume floral presente en ambas fases es la recompensa misma que buscan las abejas Euglossini que forrajean grandes distancias, sus visitas probablemente contribuyan en mayor medida a la reproducción xenógama de la especie a una escala espacial mayor, incluso si sus visitas son menos frecuentes que las visitas efectuadas por especies de las otras dos tribus.

En la segunda especie en estudio, *S. ortgiesii*, se determinó una sola especie de abeja Meliponini (*T. fulviventris*) como su principal polinizador. Aparentemente el perfume floral en los primeros días de la antesis fue el atrayente más importante para el polinizador. El polen colectado en fase masculina fue la principal recompensa, lo cual indica que esta

especie también presenta una estrategia de polinización por error. Sin embargo, contrario a lo propuesto en esta segunda hipótesis, en *S. cochlearispathum* se registró a la abeja europea *A. mellifera* (Apini) como uno de sus principales polinizadores y en *S. ortgiesii* no se registraron abejas Euglossini como sus polinizadores.

Ambas especies registraron diferencias en la intensidad, el ciclo de emisión y en la composición de sus respectivos perfumes florales. Estos fueron dominados por terpenoides y/o benzenoides. Es probable que el espectro específico de visitantes florales registrado para cada especie de *Spathiphyllum* esté relacionado a las diferencias del perfume floral de cada especie. Esto sugiere que las dos especies aparentemente están aisladas reproductivamente por el perfume floral, además del hábitat.

En un futuro será importante realizar estudios en otras especies del género, así como en otros géneros de Araceae con flores bisexuales, que ayuden en proporcionar un mayor conocimiento sobre la biología floral y reproductiva de esta familia. Así mismo, son necesarios más estudios del análisis de los perfumes florales de especies relacionadas o simpátricas, para mejorar el entendimiento de la función de los compuestos volátiles en el aislamiento reproductivo. Además, será necesario realizar trabajos a largo plazo para conocer si el espectro de visitantes y/o polinizadores cambia a lo largo de diferentes años.

Aunque en el presente estudio se determinaron tres diferentes grupos de polinizadores para las especies estudiadas, con los resultados obtenidos no se pudo decir con certeza cuál de estos tres grupos son los más efectivos, por lo cual, una posible línea de investigación sería llevar a cabo experimentos de exclusión de visitantes, evaluar el porcentaje de fructificación y número de semillas para determinar al más efectivo grupo de polinizadores (Montalvo y Ackerman, 1986). Además, una importante e interesante línea de investigación sería evaluar la distancia de transferencia de polen (p. ej. usando la técnica de tinción de polen; Peakall, 1989), para evaluar de forma más convincente, qué grupo de polinizadores contribuye en mayor medida a la diversidad genética de las poblaciones. Por otro lado, ya que el perfume floral juega un importante papel en la reproducción sexual de las especies estudiadas, una posible línea de trabajo sería realizar estudios de electroantenografía,

técnica que ayuda a determinar si los insectos responden de forma positiva con determinados compuestos individuales (Schiestl y Roubik, 2003). Como en esta tesis se encontró que aparentemente el hábitat es un factor importante en el aislamiento reproductivo de ambas especies de *Spathiphyllum*, sería interesante evaluar si en otras especies del género los polinizadores cambian en función del hábitat y del perfume floral.

## 2.6 LITERATURA CITADA

Acebey, A. y T. Krömer. 2008. Diversidad y distribución de Araceae de la Reserva de la Biosfera los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79: 465-471.

Ackerman, J.D. 1983. Diversity and seasonality of male euglossine bees (Hymenoptera: Apidae) in Central Panama. *Ecology* 64: 274-283.

Amaya-Márquez, M. 2009. Floral constancy in bees: a revision of theories and a comparison with other pollinators. *Revista Colombiana de Entomología* 35: 206-216.

Armbruster, W.S., S. Keller, M. Matsuki y T.P. Clausen. 1989. Pollination of *Dalechampia magnoliifolia* (Euphorbiaceae) by male Euglossine bees. *American Journal of Botany* 76: 1279-1285.

Ashfaq, M., R.A. Khan, M.Ahsan- Khan, F. Rasheed y S. Hafeez. 2005. Insect orientation to various color lights in the agricultural biomes of Faisalabad. *Pakistan Entomologist* 27: 49-52.

Augspurger, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six Neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.

Azuma, H., M. Toyota y Y. Asakawa. 2001. Intraspecific variation of floral scent chemistry in *Magnolia kobus* DC. (Magnoliaceae). *Journal of Plant Research* 114: 411-422.

Baker, H.G. y I. Baker. 1979. Starch in angiosperm pollen grains and its evolutionary significance. *American Journal of Botany* 66: 591-600.

Barabé, D., C. Lacroix, M. Chouteau y M. Gibernau. 2004. On the presence of extracellular calcium oxalate crystals on the inflorescences of Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 181-190.

Barth, F.G., M. Hrncir y S. Jarau. 2008. Signals and cues in the recruitment behavior of stingless bees (Meliponini). *Journal of Comparative Physiology* 194: 313-327.

Bawa, K.S. 1990. Plant -pollinator interactions in tropical rain forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21: 399-422.

Bloch, D., N. Werdenberg y A. Erhardt. 2006. Pollination crisis in the butterfly-pollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum*? *New Phytologist* 169: 699-706.

Borror, D.J. y R.E. White. 1970. A Field Guide to Insects of America North of Mexico. Houghton Mifflin. Boston. 404 p.

Bown, D. 2000. Aroids. Plants of the Arum family, 2nd ed. Timber Press. Portland. 392 p.

Boyle, W.A. y J.L. Bronstein. 2012. Phenology of tropical understory trees: patterns and correlates. *Revista de Biología Tropical* 60: 1415-1430.

Brosi, B.J., G.C. Daily y P.R. Ehrlich. 2007. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. *Ecological Applications* 17: 418-430.

Broyles, S.B. y R. Wyatt. 1990. Paternity analysis in a natural population of *Asclepias exaltata*: multiple paternity, functional gender, and the “pollen-donation hypothesis”. *Evolution* 44: 1454-1468.



Bunting, G.S. 1960. A revision of *Spathiphyllum* (Araceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10: 1-53.

Camazine, S. y K.J. Niklas. 1984. Aerobiology of *Symplocarpus foetidus*: Interactions between the spathe and spadix. *American Journal of Botany* 71: 843-850.

Chouteau, M., D. Barabé y M. Gibernau. 2006. Pollen-ovule ratios in some Neotropical Araceae and their putative significance. *Plant Systematics and Evolution* 257: 147-157.

Chouteau, M., M. McClure y M. Gibernau. 2007. Pollination ecology of *Monstera obliqua* (Araceae) in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 23: 607-610.

Chouteau, M., M. Gibernau y D. Barabé. 2008. Relationships between floral characters, pollination mechanisms, life forms, and habitats in Araceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 156: 29-42.

Chuah, C.H., L.E. Ooi y S.H. Goh. 1996. New male fruitfly attractants from spadix of *Spathiphyllum cannaefolium* (Araceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 24: 189-193.

Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117-143.

Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2001. PRIMER v5: user manual/tutorial. Primer-E Ltd, Plymouth. 91 p.

CONANP. 2006. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Programa de Conservación y Manejo Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Disponible en: <http://www2.ine.gob.mx/publicaciones/download/560.pdf>. Fecha de consulta 02 de marzo del 2015.

Crepet, W.L., E.M. Friis y K.C. Nixon. 1991. Fossil evidence for the evolution of biotic pollination. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 333: 187-195.

Croat, T.B. 1980. Flowering behavior of the Neotropical genus *Anthurium* (Araceae). *American Journal of Botany* 67: 888-904.

Croat, T.B. 1997. A revision of *Philodendron* subgenus *Philodendron* (Araceae) for Mexico and Central America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 84: 311-704.

Croat, T.B. y A. Acebey. 2015. Araceae. Flora de Veracruz. Fascículo 164. Instituto de Ecología A, C., Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Xalapa.

Cruden, R.W. 1977. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution* 31: 32-46.

Cunningham, S.A. 2000. Effects of habitat fragmentation on the reproductive ecology of four plant species in mallee woodland. *Conservation Biology* 14: 758-768.

Curry, K.J., L.M. McDowell, W.S. Judd y W.L. Stern. 1991. Osmophores, Floral Features, and Systematics of *Stanhopea* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 78: 610-623.

Dafni, A. 1984. Mimicry and deception in pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 259-278.

Díaz-Jiménez, P., M.A. Guadarrama-Olivera y T.B. Croat. 2015. Diversidad florística de Araceae en el estado de Tabasco, México. *Botanical Sciences* 93: 131-142.

Dobson, H.E.M. 2006. Relationship between floral fragrance composition and type of pollinator. En: Dudareva, N y E. Pichersky. Eds. *Biology of floral scent*. Taylor & Francis, pp. 147-198, Boca Raton.

Dötterl, S. y N.J. Vereecken. 2010. The chemical ecology and evolution of bee-flower interactions: a review and perspectives. *Canadian Journal of Zoology* 88: 668-697.

Dudareva, N. y E. Pichersky. 2006. Floral scent metabolic pathways: their regulation and evolution. En: Dudareva, N. y E. Pichersky. Eds. *Biology of floral scent*. Taylor & Francis, pp. 55-71, Boca Raton.

Durand-Smith, M.L. y J. Ruiz C. 2009. Estaciones biológicas y participación social. La experiencia de la Universidad Nacional Autónoma de México en Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Ambiente e Sociedade* 12: 325-340.

Endress, P.K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 511 p.

Eltz, T., D.W. Roubik y K. Lunau. 2005. Experience-dependent choices ensure species-specific fragrance accumulation in male orchid bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 59: 149-156.

Faegri, K. y L. Van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. Pergamon Press, Oxford, Inglaterra. 244 p.

Flach, A., R.C. Dondon, R.B. Singer, S. Koehler, M.C.E. Amaral y A.J. Marsaioli. 2004. The chemistry of pollination in selected Brazilian Maxillariinae orchids: Floral rewards and fragrance. *Journal of Chemical Ecology* 30: 1045-1056.

Franz, N. 2007. Pollination of *Anthurium* (Araceae) by derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). *International Journal of Tropical Biology and Conservation* 55: 269-277.

Galen, C. y R.C. Plowright. 1987. Testing the accuracy of using peroxidase activity to indicate stigma receptivity. *Canadian Journal of Botany* 65: 107-111.

Gentry, A.H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica* 6: 64-68.

Gerlach, G. y R. Schill. 1991. Composition of orchid scents attracting euglossine bees. *Botanica Acta* 104: 379-391.

Gibernau, M. 2003. Pollinators and visitors of aroid inflorescences. *Aroideana* 26: 66-83.

Gibernau, M. 2011. Pollinators and visitors of aroid inflorescences: an addendum. *Aroideana* 34: 70-83.

Gibernau, M., M. Chouteau, K. Lavallée y D. Barabé. 2010. Notes on the phenology, morphometry and floral biology of *Anaphyllopsis americana* (Araceae). *Aroideana* 33: 183-191.

Goodrich, K.R., M.L. Zjhra, C.A. Ley y R.A. Raguso. 2006. When flowers smell fermented: the chemistry and ontogeny of yeasty floral scent in pawpaw (*Asimina triloba*: Annonaceae). *International Journal of Plant Sciences* 167: 33-46.

Grayum, M.H. 1985. Evolutionary and ecological significance of starch storage in pollen of the Araceae. *American Journal of Botany* 72: 1565-1577.

Guevara, S., J. Laborde, D. Liesenfeld y O. Barrera. 1997. Potrereros y ganadería. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. Eds. *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 43-58, México D.F.

Guevara, S., J. Laborde y G. Sánchez. 2004. Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra. Instituto de Ecología, Xalapa. Veracruz.

Hentrich, H., R. Kaiser y G. Gottsberger. 2007. Floral scent collection at the perfume flowers of *Anthurium rubrinervium* (Araceae) by the kleptoparasitic orchid bee *Aglae caerulea* (Euglossini). *Ecotropica* 13: 149-155.

Hentrich, H., R. Kaiser y G. Gottsberger. 2010. Floral biology and reproductive isolation by floral scent in three sympatric aroid species in French Guiana. *Plant Biology* 12: 587-596.

Hilário, D.S., M.F. Ribeiro y V.L. Imperatriz-Fonseca. 2007. Impacto da precipitação pluviométrica sobre a atividade de vôo de *Plebeia remota* (Holmberg, 1903) (Apidae, Meliponini). *Biota Neotropica* 7: 135-143.

Hills, H.G. y B. Schutzman. 1990. Considerations for sampling floral fragrances. *Phytochemical Bulletin* 22: 2-9.

Horvitz, C.C. y D.W. Schemske. 1988. A test of the pollinator limitation hypothesis for a Neotropical herb. *Ecology* 69: 200-206.

Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfán. 1997. La vegetación. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y R.C. Vogt. Eds. *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 61-85, México D.F.

Inouye, D.W., D.E. Gill, M.R. Dudash y C.B. Fenster. 1994. A model and lexicon for pollen fate. *American Journal of Botany* 81: 1517-1530.

Janzen, D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. *Science* 171: 203-205.

Janzen, D.H. 1981. Bee arrival at two Costa Rican female *Catasetum* orchid inflorescences, and a hypothesis on euglossine population structure. *Oikos* 36: 177-183.

Jarau, S., M. Hrncir, R. Zucchi y F.G. Barth. 2004. A stingless bee uses labial gland secretions for scent trail communication (*Trigona recursa* Smith 1863). *Journal of Comparative Physiology* 190: 233-239.

Kang, H. y K.S. Bawa. 2003. Effects of successional status, habit, sexual systems, and pollinators on flowering patterns in tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 90: 865-876.

Kato, M. 2005. Ecology of traplining bees and understory pollinators. En: Roubik, W.D., S. Sakai y A.A. Hamid-Karim. Eds. *Pollination ecology and the rain forest: Sarawak studies*. Springer Science, pp. 128-133, New York.

Kearns, C.A. y D.W. Inouye. 1993. Techniques for pollination biologists. University of Colorado Press. Nitwot, Colorado. 583 p.

Kevan, P.G. 1989. How honey bees forage for pollen at skunk cabbage, *Symplocarpus foetidus* (Araceae). *Apidologie* 20: 485-490.

Koptur, S., W.A. Haber, G.W. Frankie y H.G. Baker. 1988. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 4: 323-346.

Knudsen, J.T. 1999. Floral scent differentiation among coflowering, sympatric species of *Geonoma* (Arecaceae). *Plant Species Biology* 14: 137-142.

Knudsen, J.T. y S.A. Mori. 1996. Floral scents and pollination in Neotropical Lecythidaceae. *Biotropica* 28: 42-60.

Knudsen, J.T., S. Andersson y P. Bergman. 1999. Floral scent attraction in *Geonoma macrostachys*, an understory palm of the Amazonian rain forest. *Oikos* 85: 409-418.

Knudsen, J.T., L. Tollsten y F. Ervik. 2001. Flower scent and pollination in selected Neotropical palms. *Plant Biology* 3: 642-653.

Knudsen, J.T., R. Eriksson, J. Gershenzon y B. Stahl. 2006. Diversity and distribution of floral scent. *Botanical Review* 72: 1-120.

Lewis, J.A., C.J. Moore, M.T. Fletcher, R.A. Drew y W. Kitching. 1988. Volatile compounds from the flowers of *Spathiphyllum cannaefolium*. *Phytochemistry* 27: 2755-2757.

Listabarth, C. 1993. Pollination in *Geonoma macrostachys* and three congeners, *G. acaulis*, *G. gracilis*, and *G. interrupta*. *Botanica Acta* 106: 496-506.

Madison, M. 1977. A revision of *Monstera* (Araceae). *Contributions from the Gray Herbarium* 207: 3-100.

Mayo, S.J., J. Bogner y P.C. Boyce. 1997. The genera of Araceae. Kew Publishing, London, Great Britain. 370 p.

Michener, C.D. 2007. The bees of the world. 2nd ed. Johns Hopkins University Press. Maryland. 913 p.

Momose, K. y A.A. Hamid-Karim. 2005. The plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. En: Roubik, W.D., S. Sakai y A.A. Hamid-Karim. Eds. *Pollination ecology and the rain forest: Sarawak studies*. Springer Science, pp. 128-133, New York.

Montalvo, A.M. y J.D. Ackerman. 1986. Relative pollinator effectiveness and evolution of floral traits in *Spathiphyllum friedrichsthali* (Araceae). *American Journal of Botany* 73: 1665-1676.

Murphy, C.M. y D. Breed. 2008. Time-place learning in a Neotropical stingless bee, *Trigona fulviventris* Guérin (Hymenoptera: Apidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 81: 73-76.

Nagamitsu, T y T. Inoue. 2005. Ecology of traplining bees and understory pollinators. En: Roubik, W.D., S. Sakai y A.A. Hamid-Karim. Eds. *Pollination ecology and the rain forest: Sarawak studies*. Springer Science, pp. 73-88, New York.

Ne'eman, G., A. Jürgens, L. Newstrom-Lloyd, S.G. Potts y A. Dafni. 2009. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. *Biological Reviews* 85: 435-451.

Nunes-Silva, P., S.D. Hilário, P.S.S. Filho y V.L. Imperatriz-Fonseca. 2010. Foraging activity in *Plebeia remota*, a stingless bee species, is influenced by the reproductive state of a colony. *Psyche* 2010: 1-16.

Olesen, J.M. y H. Balslev. 1990. Flower biology and pollinators of the Amazonian monoecious palm, *Geonoma macrostachys*: A case of Bakerian mimicry. *Principes* 34: 181-190.

Ollerton, J. y A. Dafni. 2005. Functional floral morphology and phenology. En: Dafni, A., P.G. Kevan y B.C. Husband. Eds. *Practical Pollination Biology*. Enviroquest, Ltd., pp. 1-26, Ontario.

Passarelli, L.M. 2002. Importancia de *Apis mellifera* L. en la producción de *Cucurbita maxima* Duch. (Zapattillo de tronco). *Investigación agraria. Producción y protección vegetal* 17: 5-13.

Peakall, R. 1989. A new technique for monitoring pollen flow in orchids. *Oecologia* 79: 361-365.



Pedro, S.R.M. y J.M.F. Camargo. 2003. Meliponini neotropicales: o gênero *Partamona* Schwarz, 1939 (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 47: 1-117.

Pellmyr, O. y J.M. Patt. 1986. Function of olfactory and visual stimuli in pollination of *Lysichiton americanum* (Araceae) by a staphylinid beetle. *Madroño* 33: 47-54.

Pollato, L.P. y J. Chaud-Netto. 2013. Influencia of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) on the use of the most abundant and attractive floral resources in a plant community. *Neotropical Entomology* 42: 576-587.

Pridgeon, A.M. y W.L. Stern. 1983. Ultrastructure of osmophores in *Restrepia* (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 70: 1233-1243.

Raguso, L.A. 2001. Floral scent, olfaction, and scent-driven foraging behavior. En: Chittka, L. y J.D. Thomson. Eds. *Cognitive Ecology of Pollination, Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press, pp. 83-105, Reino Unido.

Ramalho, M., T.C. Giannini, K.S. Malagodi-Braga y V.L. Imperatriz-Fonseca. 1994. Pollen harvest by stingless bee foragers (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae). *Grana* 33: 239-244.

Rao, A.S. 2006. Introduction to microbiology, 5th ed. Prentice-Hall of India, New Delhi. 209 p.

Rathcke, B. y E.P. Lacey. 1985. Phenological patterns of terrestrial plants. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 16: 179-214.

Renner, S. 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melastomataceae. *Biotropica* 15: 251-256.

Roubik, D.W. 1981. Comparative foraging behavior of *Apis mellifera* and *Trigona corvina* (Hymenoptera: Apidae) on *Baltimora recta* (Compositae). *Revista de Biología Tropical* 29: 177-183.

Roubik, D.W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees, Cambridge University Press, New York. 514 p.

Roubik, D. W. 1993. Tropical pollinators in the canopy and understory: field data and theory for stratum .preferences. *Journal of Insect Behavior* 6: 659-673.

Roubik, D.W. y P.E. Hanson. 2004. Abejas de orquídeas de la América Tropical: Biología y guía de campo. INBio Press, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 370 p.

Sakai, A.K. y S.G. Weller. 1999. Gender and sexual dimorphism in flowering plants: A review of terminology, biogeographic patterns, ecological correlates, and phylogenetic approaches. En: Geber, M.A., T.E. Dawson y L.F. Delph. Eds. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 1-25, New York.

Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology* 43: 77-86.

Sannier, J., W.J. Baker, M.C. Anstett y S. Nadot. 2009. A comparative analysis of pollinator type and pollen ornamentation in the Araceae and the Areaceae, two unrelated families of the monocots. *BMC Research Notes* 2: 1-11.

Schemske, D.W. 1980. Evolution of floral display in the orchid *Brassavola nodosa*. *Evolution* 34: 489-493.

Schiestl F.P. y D.W. Roubik. 2003. Odor compound detection in male euglossine bees. *Journal of Chemical Ecology* 29: 253-257.

Schmid, S., V.S. Schmid, A. Zillikens y J. Steiner. 2011. Diversity of flower visitors and their role for pollination in the ornithophilous bromeliad *Vriesea friburgensis* in two different habitats in southern Brazil. *Ecotropica* 17: 91-102.

Schmidt, V.M., R. Zucchi y F.G. Barth. 2003. A stingless bee marks the feeding site in addition to the scent path (*Scaptotrigona* aff. *depilis*). *Apidologie* 34: 237-248.

Schwerdtfeger, M., G. Gerlach y R. Kaiser. 2002. Anthecology in the Neotropical genus *Anthurium* (Araceae): a preliminary report. *Selbyana* 23: 258-267.

Stebbins, G.L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 307-326.

Stern, W.L., K.J. Curry y M. Whitten. 1986. Staining fragrance glands in orchid flowers. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 288-297.

Tanaka, H. 2004. Reproductive biology of *Lysichiton camtschatcense* (Araceae) in Japan. *Aroideana* 27: 167-171.

Tollsten, L. y L.G. Bergström. 1993. Fragrance chemotypes of *Platanthera* (Orchidaceae) - the result of adaptation to pollinating moths? *Nordic Journal of Botany* 13: 607-613.

Valerio, C.E. 1983. Fenología y eficiencia reproductiva de *Dieffenbachia oerstedii* Schott (Monocotyledonae: Araceae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 31: 263-267.

Valerio, C.E. y E. Villalobos. 1980. Polinización y eficiencia reproductiva en *Anthurium scandens* (Araceae). *Brenesia* 18: 137-146.

Vogel, S. y J. Martens. 2000. A survey of the function of the lethal kettle traps of *Arisaema* (Araceae), with records of pollinating fungus gnats from Nepal. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 61-100.

Wada, N. y S. Uemura. 2000. Size-dependent flowering behavior and heat production of a sequential hermaphrodite, *Symplocarpus renifolius* (Araceae). *American Journal of Botany* 87: 1489-1494.

Watson L.P., A.E. McKee y B.R. Merrell. 1980. Preparation of microbiological specimens for scanning electron microscopy. *Scanning Electron Microscopy* 2: 45-56.

Wille, A. 1965. Las abejas atarrá de la región mesoamericana del género y subgénero *Trigona* (Apidae-Meliponini). *Revista de Biología Tropical* 13: 271-291.

Wille, A. 1983. Biology of the stingless bees. *Annual Review of Entomology* 28: 41-64.

Williams, N.H. 1983. Floral fragrances as cues in animal behavior. En: Jones, C.E. y R.J. Little. Eds. *Handbook of experimental pollination biology*. Van Nostrand Reinhold, pp. 50-72, New York.

Williams, N.H. y C.H. Dodson. 1972. Selective attraction of male euglossine bees to orchid floral fragrances and its importance in long-distance pollen flow. *Evolution* 26: 84-95.

Williams, N.H. y R.L. Dressler. 1976. Euglossine pollination of *Spathiphyllum* (Araceae). *Selbyana* 1: 349-356.

Williams, N.H. y W.M. Whitten. 1983. Orchid floral fragrances and male euglossine bees: methods and advances in the last sesquidecade. *Biological Bulletin* 164: 355-395.

Willmer, P. 2011. Pollination and floral ecology. Princeton University Press, Princeton & Oxford. 778 p.

Wolf, L.L. y F.G. Stiles. 1989. Adaptations for the 'fail-safe' pollination of specialized ornithophilous flowers. *The American Midland Naturalist* 121: 1-10.

Wright, G.A y F.P. Schiestl. 2009. The evolution of floral scent: the influence of olfactory learning by insect pollinators on the honest signaling of floral rewards. *Functional Ecology* 23: 841-851.

## 2.7 APÉNDICE

**Apéndice 1.** Microestructuras analizadas en las inflorescencias de *Spathiphyllum cochlearispathum* y *Spathiphyllum ortgiesii*: a) pistilos, b) óvulos y c) estambres.

Especie	Estructura	Número de inflorescencias	Número de flores por inflorescencias	Número de flores por zona		
				Base	Medio	Superior
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	a	7	9	3	3	3
	b	6	21	7	7	7
	c	5	9	3	3	3
<i>Spathiphyllum ortgiesii</i>	a	9	9	3	3	3
	b	9	9	3	3	3
	c	5	9	3	3	3
	<b>Total</b>	41	66	22	22	22

**Apéndice 2.** Lista y descripción del comportamiento de los visitantes florales en ambas especies.

Comportamiento	Descripción
Consumo o colecta de polen	Si el visitante consumía o colectaba polen en fase masculina
Forrajeo sobre los pistilos	Si el visitante recorría el espádice sobre los pistilos en ambas fases de la antesis
Colecta de perfume floral	Si el visitante (Euglossini) tallaba sus patas delanteras con alguna área de la flor o inflorescencia y si posteriormente volaba y tallaba sus patas delanteras con las patas medias y traseras.
Número de inflorescencias que visitaba	Si los visitantes después de aterrizar en una

	inflorescencia visitaban otra cercana.
Presencia de polen en alguna parte del cuerpo al llegar y abandonar la inflorescencia	Cuando fue posible observar a simple vista, se registró la presencia de polen de los visitantes antes y después de abandonar la inflorescencia.

**Apéndice 3.** Lista de compuestos de los perfumes florales de *Spathiphyllum cochlearispathum* de los dos sitios de estudio. Los compuestos están divididos dentro de las clases químicas y dentro de cada clase en el orden del tiempo de retención de la cromatografía de gases. F1-F8 corresponden a muestras de inflorescencias en fase femenina. M1-M8, pertenecen a muestras de inflorescencias en fase masculina. F1/M1, F4/M4 y F5/M5, corresponden a muestras de las mismas inflorescencias en ambas fases de la antesis. F2, F3, F6, F7, F8, M2, M3, M6, M7 y M8, pertenecen a muestras de inflorescencias de diferentes individuos. Los valores corresponden al porcentaje del total de los perfumes. En negritas se indican las cantidades de los compuestos > 2% en al menos una de las muestras.

LAGUNA AZUL							LA PALMA									
Número de muestra	F1	M1	F2	M2	F3	M3	F4	M4	F5	M5	F6	M6	F7	M7	F8	M8
<b>Terpenoides</b>																
β-mirceno	0.02	-	0.06	0.07	0.29	0.02	0.04	0.05	-	-	0.06	-	-	-	-	0.71
Limoneno	0.02	0.03	-	-	-	-	0.13	0.11	0.07	-	0.07	0.21	-	0.05	0.14	-
cis-β-ocimeno	0.06	0.07	-	-	-	-	0.09	0.09	0.02	-	0.07	0.06	-	-	-	-
trans-β-ocimeno	0.29	0.30	0.25	0.19	-	-	0.28	-	-	-	0.07	0.52	-	0.32	-	-
E-Linalool oxide (furanóide)	0.02	0.03	-	-	0.22	0.01	-	0.08	0.02	0.23	0.03	-	0.56	0.01	-	0.09
Linalool	<b>62.72</b>	<b>56.42</b>	-	<b>10.63</b>	0.25	-	<b>66.76</b>	<b>47.25</b>	-	0.19	-	0.96	-	0.32	-	-
Dihidro-β-ionona	0.02	-	-	-	-	0.02	-	-	-	-	0.11	-	-	-	0.04	-
(E)-β-farneseno	0.08	0.11	0.15	1.07	0.26	0.16	0.10	0.29	0.14	0.20	0.28	0.22	-	0.21	0.05	0.12
(Z,E)-α-farneseno	-	-	0.66	0.42	-	0.58	0.38	0.80	0.39	-	1.26	-	-	-	-	-
(E,E)-α-farneseno	<b>14.66</b>	<b>20.26</b>	<b>22.19</b>	<b>71.32</b>	1.12	<b>32.45</b>	<b>11.16</b>	<b>16.56</b>	<b>24.32</b>	<b>2.52</b>	<b>25.38</b>	0.26	0.29	<b>31.80</b>	<b>14.62</b>	<b>7.70</b>
(Z)-α-farneseno																
epoxide	0.06	0.08	0.38	-	-	0.33	0.33	0.68	0.48	0.65	0.85	0.62	0.93	0.30	0.46	0.43
(E)-α-farneseno																
epoxide	<b>7.85</b>	<b>7.78</b>	<b>10.73</b>	-	-	<b>26.02</b>	<b>11.66</b>	<b>13.41</b>	<b>21.97</b>	<b>13.01</b>	<b>24.88</b>	<b>33.81</b>	<b>6.42</b>	<b>18.86</b>	<b>19.71</b>	<b>44.30</b>
Id 1	0.03	-	0.12	-	-	-	0.05	0.35	0.04	-	-	-	-	0.02	0.08	-

Id 2	-	-	-	-	-	0.02	-	-	-	-	0.10	-	-	-	-	-
Id 3	-	-	-	-	1.97	-	-	0.13	-	0.61	0.18	-	-	0.07	-	0.29
Id 4	0.04	0.06	0.09	0.07	0.92	0.12	0.10	0.41	0.15	<b>2.26</b>	0.37	0.26	-	0.15	0.14	-
Id 5	-	-	0.20	-	<b>2.99</b>	-	-	-	-	<b>2.20</b>	0.72	0.34	-	0.31	-	1.56
Id 6	0.13	0.25	-	-	-	0.37	0.70	0.32	0.85	-	0.96	1.45	-	0.51	0.77	0.37
Id 7	0.06	0.11	-	-	-	0.30	-	-	0.46	-	0.76	0.75	-	0.28	0.29	-
Id 8	-	-	-	-	-	0.11	-	0.15	0.06	-	0.30	0.22	-	0.04	-	-
Id 9	-	-	-	-	-	-	-	0.16	-	-	0.26	0.13	1.84	0.04	-	-
Id 10	-	-	-	-	-	-	-	0.19	-	-	0.45	-	1.05	-	-	-
Id 11	0.09	-	-	-	-	0.36	-	-	-	-	1.94	1.06	-	0.50	0.36	0.81
<b>Benzenoides</b>																
Fenilacetaldehído	0.04	0.04	0.25	0.07	2.15	0.21	0.04	0.57	0.24	<b>2.24</b>	0.70	0.07	1.89	0.32	0.24	<b>2.59</b>
Benzoato de metilo	<b>2.78</b>	<b>4.61</b>	<b>23.80</b>	-	<b>6.60</b>	<b>5.08</b>	0.03	<b>5.58</b>	<b>19.72</b>	<b>12.54</b>	<b>7.59</b>	<b>35.32</b>	<b>6.49</b>	<b>26.57</b>	<b>35.38</b>	1.01
2-Feniletanol	0.05	0.04	0.06	0.16	0.17	0.25	0.21	0.48	0.62	1.15	0.32	-	1.80	0.37	0.16	0.60
Acetato de bencilo	0.09	0.07	0.45	-	0.08	0.15	0.03	-	0.03	0.42	-	-	0.10	-	0.06	-
Metil fenilacetato	0.25	0.13	0.11	0.07	-	0.32	-	-	0.24	0.32	0.31	0.27	0.95	0.32	0.10	0.36
Metil salicilato	<b>5.40</b>	<b>5.91</b>	<b>27.34</b>	<b>8.89</b>	<b>57.63</b>	<b>13.45</b>	1.08	2.93	<b>17.55</b>	<b>10.64</b>	<b>10.73</b>	<b>12.48</b>	<b>38.67</b>	<b>9.55</b>	<b>17.88</b>	<b>7.96</b>
Metil (Z)-cinamato	0.03	-	0.71	-	-	0.34	0.05	0.54	-	-	0.41	-	0.41	-	-	-
Metil p-anisato	0.27	0.21	0.53	0.06	<b>3.94</b>	0.77	0.70	1.46	0.26	1.63	<b>3.46</b>	0.56	-	0.15	0.55	-
Metil (E)-cinamato	0.81	0.57	<b>5.79</b>	0.54	<b>3.64</b>	<b>4.79</b>	1.60	<b>2.38</b>	0.04	0.55	<b>5.57</b>	0.25	<b>4.77</b>	0.06	-	0.77
p-anisil acetato	0.03	0.02	-	-	-	0.09	0.06	0.08	-	0.16	-	-	-	-	-	-
<b>Compuestos nitrogenados</b>																
Fenilacetoniitrilo	<b>2.38</b>	1.81	<b>3.94</b>	<b>2.03</b>	<b>7.27</b>	<b>3.30</b>	1.63	0.48	<b>4.38</b>	<b>4.25</b>	<b>4.00</b>	<b>3.59</b>	<b>9.59</b>	<b>2.96</b>	<b>3.04</b>	<b>3.70</b>
1-nitro-2-feniletano	0.12	0.11	0.15	0.32	0.56	0.69	0.22	0.46	0.73	<b>2.32</b>	0.49	0.31	0.29	0.57	0.38	1.01
Id 1	0.14	0.11	0.12	0.08	0.57	0.37	-	-	0.41	-	0.39	0.28	-	0.37	0.07	0.26



Id 2	<b>0.46</b>	<b>0.24</b>	<b>0.59</b>	<b>0.85</b>	<b>3.61</b>	<b>3.68</b>	<b>1.09</b>	<b>2.44</b>	<b>3.16</b>	<b>0.03</b>	<b>2.92</b>	<b>2.62</b>	<b>11.41</b>	<b>2.23</b>	<b>2.66</b>	<b>11.06</b>
Id 3	<b>0.46</b>	<b>0.19</b>	<b>0.48</b>	<b>0.67</b>	<b>3.11</b>	<b>3.66</b>	<b>1.02</b>	<b>0.05</b>	<b>2.91</b>	<b>0.55</b>	<b>2.23</b>	<b>2.23</b>	<b>8.76</b>	<b>1.98</b>	<b>2.62</b>	<b>7.45</b>
Id 4	0.12	0.03	-	0.07	-	-	-	-	0.26	-	0.12	0.15	0.17	0.19	-	0.14
<b>Otros</b>	0.04	0.06		-	0.57	-	-	-	-	0.64	0.04	-	-	-	-	0.29
Id1																
Id2	-	-	0.08	0.16	0.23	-	-	0.01	0.01	-	0.09	-	-	0.02	-	0.03
<b>Id3</b>	-	-	0.04	-	0.74	0.08	-	0.37	0.02	<b>10.82</b>	0.31	0.09	1.26	0.04	-	<b>3.86</b>
<b>Id4</b>	0.05	-	-	<b>2.03</b>	-	0.06	-	-	-	-	0.05	-	-	0.01	-	-
Id5	-	-	-	-	0.13	0.04	-	0.09	-	0.23	0.18	0.05	0.59	0.04	-	0.24
Id6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.30	0.29	-	-	-	-
Id7	0.12	0.11	0.21	-	-	0.69	0.18	0.33	0.39	0.61	0.63	0.56	-	0.46	0.18	1.25
<b>TOTAL</b>	99.74	99.76	99.46	99.79	98.92	98.93	99.69	99.41	99.92	70.96	99.93	100	98.24	100	100	98.24

**Apéndice 4.** Lista de compuestos de los perfumes florales de *Spathiphyllum ortgiesii* de los dos sitios de estudio. Los compuestos están divididos dentro de las clases químicas y dentro de cada clase en el orden del tiempo de retención de la cromatografía de gases. F1-F8 corresponden a muestras de inflorescencias en fase femenina. M1-M4, pertenecen a muestras de inflorescencias en fase masculina. F1/M1, F2/M2, F6/M3 y F7/M4, corresponden a muestras de las mismas inflorescencias en ambas fases de la antesis. F3, F4, F5 y F8, pertenecen a muestras de inflorescencias de diferentes individuos. En negritas se indican las cantidades de los compuestos > 2% en al menos una de las muestras.

Estación de Biología Tropical "LOS TUXTLAS"								LAGUNA AZUL				
Número de muestra	F1	M1	F2	M2	F3	F4	F5	F6	M3	F7	M4	F8
<b>Terpenoides</b>												
β-mirceno	1.49	<b>22.95</b>	1.40	<b>57.86</b>	1.89	0.42	1.89	1.24	<b>8.92</b>	1.00	0.82	0.11
<b>Benzenoides</b>												
2-Feniletanol	<b>88.91</b>	<b>48.41</b>	<b>87.42</b>	-	<b>93.71</b>	<b>98.28</b>	<b>93.71</b>	<b>92.78</b>	<b>52.13</b>	<b>97.38</b>	<b>97.71</b>	<b>99.42</b>
<b>Compuesto derivado de lípidos</b>												
Isoamil alcohol	<b>9.60</b>	<b>28.64</b>	<b>11.18</b>	<b>42.14</b>	<b>4.40</b>	1.30	<b>4.40</b>	<b>5.98</b>	<b>38.95</b>	1.63	1.46	0.48
<b>TOTAL</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>	<b>100</b>

## 2.8 CURRICULUM VITAE

**Pedro Díaz Jiménez** es Ecólogo por la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT). Ha sido investigador asociado en diversos proyectos en la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Ha participado en congresos nacionales e internacionales con ponencias sobre taxonomía y ecología de Aráceas. Ha sido organizador de diferentes cursos sobre ecología floral y polinización en Tabasco y Veracruz. Además, ha impartido pláticas a estudiantes de nivel licenciatura sobre taxonomía de Aráceas. Él también ha realizado estancias académicas en diferentes universidades de Europa y ha publicado artículos en revistas indexadas y de divulgación.