



El calor de las flores: plantas termogénicas y sus polinizadores

The heat of flowers: thermogenic plants and their pollinators

CARLOS KU RUIZ¹, PAULA SOSENSKI²

¹ Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México.

Email: carlos.ku@outlook.com

² CONACYT – Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán. Yucatán, México.

Email: pau.sosenski@gmail.com

 PAULA SOSENSKI

Recibido: 12/04/2021

Aceptado: 28/05/2021

Publicado: 18/06/2021

© 2021 Carlos Ku Ruiz, Paula Sosenski

LICENCIA:

Este trabajo se publica bajo una Licencia Creative Commons Reconocimiento 4.0 Internacional.



CÓMO CITAR:

Ku Ruiz, C., Sosenski, P. (2021). El calor de las flores: plantas termogénicas y sus polinizadores. Cuadernos de Biodiversidad (61), 22-27. <https://doi.org/10.14198/cdbio.2021.61.03>

RESUMEN

La termogénesis es la capacidad de algunos organismos de generar calor por procesos metabólicos. Un escaso número de familias de angiospermas y gimnospermas presentan flores o estróbilos termogénicos, caracterizados por elevar sus temperaturas por encima a la del ambiente. Aunque existen distintas interpretaciones adaptativas sobre el origen y la evolución de la termogénesis, una de las más aceptadas es que ésta evolucionó como una estrategia de las plantas para asegurar la polinización mediada por insectos polinizadores que, atraídos por los aromas (los cuales son potenciados por el calor emitido), visitan las flores o los estróbilos, y en algunos casos reciben recompensas en forma de calor. A pesar de la importancia ecológica de las especies termogénicas, diversas actividades humanas amenazan las poblaciones de varias especies, comprometiendo el mantenimiento de esta especializada interacción planta-polinizador.

Palabras clave: *estróbilos; flores; temperatura; recompensa floral; termogénesis; insectos.*

ABSTRACT

Thermogenesis is the ability of some organisms to generate heat through metabolic processes. A small number of angiosperms and gymnosperms families have thermogenic flowers or strobili, which are characterized by raising their temperature above that of the environment. Although there are different adaptive interpretations about the origin and evolution of thermogenesis, one of the most accepted is that it evolved as a plant strategy to ensure pollination mediated by pollinating insects that, attracted by scents (which are promoted by the heat emitted), visit flowers or strobili, and in some cases receive rewards in form of heat. Different human activities threaten the populations of some thermogenic species, compromising the maintenance of this specialized plant-pollinator interaction.

Key words: *strobili, flowers; temperature; floral reward; thermogenesis; insects.*

INTRODUCCIÓN

Unos años antes de postular su teoría sobre la evolución, Jean Baptiste Lamarck (1778) publicó *Flore française*, una clave dicotómica para la identificación de las plantas de su natal Francia. En esa obra Lamarck hizo una curiosa observación sobre la inflorescencia de *Arum italicum*: “está caliente al punto que parece que quema”. Lamarck no lo sabía, pero su breve y muy puntual descripción representó el primer registro de una planta con un sorprendente fenómeno que más tarde se conocería como *termogénesis* (del griego *thermos* calor y *genesis* producir) (Bay, 1995).

La termogénesis ha sido generalmente asociada a un proceso de producción de calor en animales de sangre caliente. Sin embargo, un reducido número de plantas dentro de algunas familias de Angiospermas (Annonaceae, Araceae, Arecaceae, Aristolochiaceae, Cyclanthaceae, Magnoliaceae, Nelumbonaceae, Nymphaeaceae, Rafflesiaceae y Schisandraceae) y gimnospermas (Cycadaceae y Zamiaceae) también presentan esta característica (Wang *et al.*, 2014).

Las plantas termogénicas tienen la capacidad de producir su propio calor a partir de procesos metabólicos internos, lo que les permite incrementar su temperatura muy por encima de la temperatura ambiente (Seymour y Schultze-Motel, 1997). Por ejemplo, las flores de *Arum italicum* que observó Lamarck pueden calentarse hasta 19.3 °C por encima de la temperatura ambiente (Albre *et al.*, 2003). Probablemente, esta sea la razón por la que Lamarck expresó que el calor de esas flores parecía quemar.

El calor: un proceso metabólico

Aunque algunas flores también pueden presentar un incremento en su temperatura al estar expuestas a la radiación solar, esto no necesariamente se debe a la termogénesis, porque el calor no se produce internamente (van der Kooi *et al.*, 2019). En contraste, la producción de calor en las plantas termogénicas ocurre desde el interior de sus células y se expresa como una elevación en la temperatura de las flores en las angiospermas, o de los estróbilos (también llamados conos) en las gimnospermas. La producción

de calor en flores y conos se explica por la ocurrencia de procesos metabólicos a un mayor ritmo dentro de las mitocondrias. En particular, un aumento en la tasa de respiración celular que es regulado por proteínas específicas como son las oxidasas alternativas (AOX). Estas proteínas impiden la síntesis de ATP, una molécula capaz de “almacenar” mucha energía. Como resultado, la energía no almacenada se libera y se disipa en forma de calor (Seymour y Schultze-Motel, 1997; Zhu *et al.*, 2011).

¿Cómo son las flores termogénicas?

Además de presentar una temperatura interna elevada, las flores termogénicas comparten otras características. Por ejemplo, las flores suelen ser protogínicas, lo que quiere decir que los órganos sexuales femeninos (estigma, estilo) maduran antes de que el polen se libere. Esto contribuye a que los insectos que llegan a visitar la flor cuando está en su fase femenina (que es cuando se produce la mayor cantidad de calor) depositen en los estigmas el polen que traen de otras plantas y no el de la misma flor. Asimismo es frecuente que estas flores presenten una cámara floral, esto es, una estructura modificada en forma de cavidad o espacio relativamente cerrado donde los insectos entran y se resguardan (Seymour y Schultze-Motel, 1997; Thien *et al.*, 2000).

Aunque diferentes especies de moscas, mosquitos (Diptera) y trips (Thysanoptera) suelen polinizar a las plantas termogénicas, son los escarabajos (Coleoptera) los polinizadores que llegan comúnmente a las flores y conos en búsqueda de alimento (como polen o pétalos) o sitios apropiados para reproducirse. Por esta razón, se piensa que las plantas termogénicas han evolucionado en estrecha asociación con estos insectos (Seymour y Schultze-Motel, 1997; Thien *et al.*, 2000).

EL CALOR, LAS FLORES Y LOS POLINIZADORES

Volatilización de aromas

La termogénesis ha sido relacionada con diversas funciones de las plantas en su interacción con los polinizadores. Una de las hipótesis adaptativas

más aceptadas sobre la evolución de la termogénesis sugiere que ésta favorece la evaporación de los compuestos volátiles responsables del aroma emitido por estructuras reproductivas como las flores o los conos. Esta estrategia potencia el olor de estos compuestos, y con ello, la atracción de insectos capaces de percibir estas señales químicas y llevar a cabo la polinización (Thien *et al.*, 2000). Por lo tanto, la emisión de aromas asociada a un incremento en temperatura ha resultado en un beneficio para las plantas, pues con ello incrementan la probabilidad de que su polen sea transportado a otras plantas, y aseguran su reproducción (Ito-Inaba *et al.*, 2019). Un buen ejemplo de esto son las especies *Macrozamia lucida*, *M. macleayi* y *M. machinii* (Zamiaceae), cuyos conos llegan a alcanzar hasta 12°C por encima de la temperatura ambiente. La producción de calor y la emisión de aromas en los conos de estas especies coincide con el periodo en que sus polinizadores, los escarabajos del género *Tranes* (figura 1a) y trips como *Cycadothrips chadwicki*, visitan los conos con mayor frecuencia. Estos conos reciben, por lo tanto, una cantidad importante de polen durante ese periodo. La sincronización de estos eventos sugiere que la termogénesis en estas plantas podría ser interpretada como una adaptación que, de manera indirecta, incrementa la atracción de los polinizadores al evaporar los compuestos volátiles emitidos por los conos (Terry *et al.*, 2004).

Otro ejemplo que demuestra la relación entre la termogénesis y la liberación de compuestos volátiles florales ha sido descrito en una de las inflorescencias más grandes del mundo: *Amorphophallus titanum* (Araceae), que llega a medir hasta 3 metros de altura (figura 1b). Las flores de esta planta emiten aromas putrefactos similares a la carne podrida, los cuales atraen a moscas y escarabajos que llegan en busca de materia en descomposición para alimentarse, y a su paso transfieren el polen entre flores, llevando a cabo la polinización. Las inflorescencias de esta especie poseen una gran columna central llamada espádice que presenta pequeñas y abundantes flores masculinas y femeninas en su base. La parte superior del espádice (conocida como apéndice) llega a calentarse hasta 9°C por encima de la temperatura ambiente. Sus fuertes emisiones de olor también están sincronizadas con los momentos de mayor

calor en los espádices (Barthlott *et al.*, 2009).

Una de las hipótesis sobre la forma en cómo el calor potencia los aromas de *A. titanum* es que el calor emitido crea pequeñas corrientes ascendentes de aire, las cuales ayudan a transportar los aromas a distancias mayores (Barthlott *et al.*, 2009). Por otro lado, en *Amorphophallus rivieri* (una especie cercana a *A. titanum*) el calor se produce en las mismas partes del espádice en las que se encuentran las glándulas que producen los aromas más intensos de la inflorescencia. Todo lo anterior sugiere que la termogénesis tiene un papel importante en la emisión de aromas florales (Weryszko-Chmielewska y Stpicyńska, 1995).

El caso de las flores trampa en Araceae

Algunas inflorescencias termogénicas de la familia Araceae presentan aromas que atraen a sus polinizadores por medio de “engaños”. Este es el caso de las plantas del género *Arum*, las cuales presentan inflorescencias especializadas en la atracción de moscas polinizadoras. Al comenzar la floración, la parte superior del espádice (el apéndice) produce calor y aromas putrefactos o similares al del excremento, los cuales emulan el olor de los sitios donde las moscas ponen sus huevos. A través de esta señal química, las moscas son atraídas a la cámara floral formada por una bráctea llamada espata que envuelve y rodea la base del espádice donde se encuentran las flores masculinas y femeninas. Estas flores se encuentran agrupadas de tal forma que las flores femeninas se localizan juntas en la parte más baja del espádice. Más arriba están las flores masculinas y en una parte más alta del espádice se encuentran otras flores masculinas estériles, cuya forma alargada obstruye temporalmente la única salida de la cámara floral. De esta forma las moscas quedan atrapadas y si éstas cargan polen de otra flor que hayan visitado previamente, lo pueden depositar en las flores femeninas que se encuentran receptivas. Al día siguiente, cuando la fase femenina termina, el polen de las flores masculinas es liberado y las otras flores que obstruían la salida se han marchitado, por lo que las moscas pueden subir y escapar de la planta cargadas de nuevo polen que ha de ser transportado a otra planta (Albre *et al.*, 2003; Gibernau *et al.*, 2004).

Recompensa térmica

El calor producido por las flores termogénicas también ha sido interpretado como una “recompensa térmica” para los polinizadores (Thien *et al.*, 2000). En ciertas etapas de su ciclo de vida muchos insectos requieren mantener una temperatura corporal elevada para realizar actividades que son energéticamente demandantes. Por ejemplo, el calor que un insecto necesita para iniciar el vuelo se produce por procesos metabólicos internos, y representa un costo energético elevado. Una forma de recuperar esta energía es calentarse por un medio externo, como por ejemplo, las cálidas cámaras florales de las plantas termogénicas (Seymour *et al.*, 2003).

Los escarabajos de la especie *Cyclocephala colasi* son los principales polinizadores de la planta *Philodendron solimoense* (Araceae), cuyas flores termogénicas producen una temperatura de hasta 5°C por encima de la temperatura ambiental. Los escarabajos requieren una temperatura torácica alta para realizar sus actividades vitales (copular, comer, digerir el alimento e iniciar el vuelo). Por lo tanto, cuando estos insectos, atraídos por los aromas, visitan las flores de *P. solimoense* reciben en la cámara floral una recompensa térmica que les permite elevar su temperatura torácica (figura 1c). Así, estos escarabajos ahorran hasta la mitad de la energía que hubieran invertido en calentarse por sí mismos si estuviesen fuera de la flor. Este complejo fenómeno es benéfico tanto para los escarabajos como para la planta, que a cambio asegura la reproducción sexual cuando su polen es transportado a otras plantas (Seymour *et al.*, 2009).

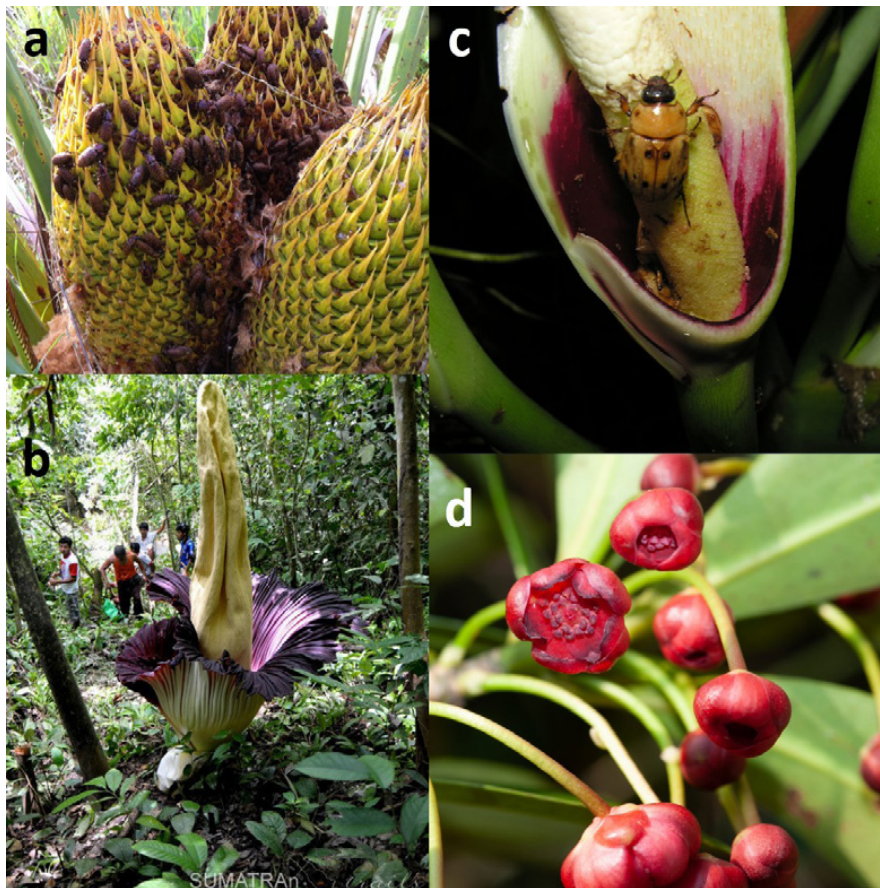


Figura 1. Ejemplos de plantas termogénicas y algunos de sus principales polinizadores: a) conos de *Macrozamia* con abundantes escarabajos del género *Tranes*. b) Inflorescencia de *Amorphophallus titanum* en su hábitat natural en Sumatra. c) Escarabajo del género *Cyclocephala* sobre el espádice de *Philodendron*, la estructura que rodea al espádice (llamada espata) conforma la cámara floral (la inflorescencia fue cortada para ver el interior). d) Flores de *Illicium dunnianum*, los mosquitos que la polinizan entran por los pequeños orificios que forman los pétalos. Fotos: a) ©Botanic Gardens and Parks Authority, b) ©sumatran_trails, c) ©Reinaldo Aguilar, d) ©曾云保.

Otra de las funciones de las flores termogénicas es la de ofrecer, a las hembras adultas de algunos insectos, sitios de oviposición que aseguran un espacio cálido para sus crías. Este es el caso de las hembras de los mosquitos de la familia Cecidomyiidae, que visitan las flores de *Illicium dunnianum* (Schisandraceae) y depositan sus huevos en el interior de la flor (figura 1d). Cuando las larvas eclosionan, se alimentan de secreciones florales mientras reciben el calor que es liberado dentro de la cámara floral, el cual alcanza hasta 3°C por encima de la temperatura ambiente. Este incremento en temperatura es suficiente para el desarrollo y la sobrevivencia de las larvas, que a una baja temperatura ambiental podrían morir. Este es un claro ejemplo de una interacción mutualista, pues además de obtener un beneficio térmico de las flores, los mosquitos de esta familia son buenos polinizadores. Cuando por fin emergen como adultos, estos insectos escapan del interior de las flores en busca de otras flores en las que puedan ovipositar, y en el intento, transportan consigo numerosos granos de polen (Luo *et al.*, 2010).

AMENAZAS A LAS PLANTAS TERMOGÉNICAS

Al menos 22 especies de plantas termogénicas (17 de la familia Zamiaceae, 3 de Cycadaceae, 1 de Araceae y 1 de Magnoliaceae) se encuentran amenazadas según los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) (Ito-Inaba *et al.*, 2019). Dos de estas especies, *Ceratozamia miqueliana* y *Microcycas calocoma*, están en peligro crítico de extinción debido a la acelerada destrucción de su hábitat original y a la extracción de las mismas con propósitos ornamentales (Bösenberg, 2010; Vovides *et al.*, 2010). Además, se ha reportado que en varias poblaciones de *M. calocoma*, los insectos que realizaban la función de polinización han desaparecido, por lo que la producción de semillas, y por lo tanto de nuevas plantas se ha visto gravemente comprometida (Pinares *et al.*, 2009).

De forma similar, las plantas que producen las gigantes inflorescencias de *Amorphophallus titanum*, junto con su compleja interacción con sus poliniza-

dores, se encuentran en peligro de perderse debido a la deforestación de su hábitat en Sumatra (Indonesia) por la plantación de grandes extensiones de palma aceitera (Yuzammi y Hadiah, 2018). Por otra parte, *Magnolia tamaulipana*, una especie cuyas flores alcanzan temperaturas de 9.3°C sobre la temperatura ambiente, se encuentra en peligro de extinción por la deforestación y urbanización de su pequeña área de distribución en el norte de México (Dieringer *et al.*, 1999; Luna-Vega y Gonzalez-Espinosa, 2014).

CONCLUSIONES

La termogénesis es una de las adaptaciones más sorprendentes que han desarrollado las plantas. Los ejemplos anteriores muestran cómo el origen y la evolución de esta característica están íntimamente relacionados con la polinización. En este sentido, el mantenimiento de diversas interacciones planta-polinizador mediadas por la elevada temperatura interna de flores y conos asegura la reproducción de las plantas termogénicas. Sin embargo, a pesar de la importancia ecológica de estas especies, distintas actividades humanas amenazan su continuidad en diferentes ecosistemas, comprometiendo la existencia de las complejas relaciones que mantienen con sus polinizadores. Lamentablemente, para muchas de estas plantas aún no existen descripciones sobre su producción de calor y sus polinizadores, lo cual destaca la enorme necesidad de realizar más investigaciones enfocadas en conocer su historia natural, así como de desarrollar esfuerzos de conservación que aseguren su preservación en distintos ambientes.

REFERENCIAS

- Albre, J., Quilichini, A. & Gibernau, M. (2003). Pollination ecology of *Arum italicum* (Araceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 205-214. DOI:10.1046/j.1095-8339.2003.00139.x
- Barthlott, W., Szarzynski, J., Vlek, P., Lobin, W. & Korotkova, N. (2009). A torch in the rain forest: thermogenesis of the *Titan arum* (*Amorphophallus titanum*). *Plant Biology*, 11: 499-505. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2008.00147.x

- Bay, D. (1995). Thermogenesis in the aroids. *Aroideana*, 18: 32-39.
- Bösenberg, J. (2010). *Microcycas calocoma*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T42107A10647674. <https://www.iucnredlist.org/species/42107/10647674>. Accessed 03 March 2021.
- Dieringer, G., Cabrera, R., Lara, M., Loya, L., & Reyes-Castillo, P. (1999). Beetle pollination and floral thermogenicity in *Magnolia tamaulipana* (Magnoliaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 160: 64-71. DOI: 10.1086/314099.
- Gibernau, M., Macquart, D. & Przetak, G. (2004). Pollination in the genus Arum—a review. *Aroideana*, 27, 148-166.
- Ito-Inaba, Y., Sato, M., Sato, M., Kurayama, Y., Yamamoto, H., Ohata, M., Ogura, Y., Hayashi, T., Toyooka, K. & Inaba, T. (2019). Alternative oxidase capacity of mitochondria in microsporophylls may function in cycad thermogenesis. *Plant Physiology*, 180: 743-756. DOI: 10.1104/pp.19.00150
- Lamarck, J.B.P.A.M. (1778). *Flore française, ou, Description succincte de toutes les plantes qui croissent naturellement en France*. Vol 3. l'Imprimerie royale. Paris. 538 pp. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/38666#page/11/mode/1up>. Accessed 23 Nov 2020.
- Luna-Vega, I. & Gonzalez-Espinosa, M. (2014). *Magnolia tamaulipana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T194012A2294294. <https://www.iucnredlist.org/species/194012/2294294>. Accessed 03 March 2021
- Luo, S.X., Chaw, S.M., Zhang, D. & Renner, S.S. (2010). Flower heating following anthesis and the evolution of gall midge pollination in Schisandraceae. *American Journal of Botany*, 97: 1220-1228. DOI: 10.3732/ajb.1000077
- Pinares, A., Gonzalez-Astorga, J., Vovides, A.P., Lazcano, J., & Vendrame, W.A. (2009). Genetic diversity of the endangered endemic *Microcycas calocoma* (Miq.) A. DC (Zamiaceae, Cycadales): Implications for conservation. *Biochemical Systematics and Ecology*, 37: 385-394. DOI: 10.1016/j.bse.2009.07.006
- Seymour, R.S. & Schultze-Motel, P. (1997). Heat-producing flowers. *Endeavour*, 21:125-129.
- Seymour, R.S., White, C.R. & Gibernau, M. (2003). Heat reward for insect pollinators. *Nature*, 426: 243-244. DOI: 10.1038/426243a
- Seymour, R.S., White, C.R. & Gibernau, M. (2009). Endothermy of dynastine scarab beetles (*Cyclocephala colasi*) associated with pollination biology of a thermogenic arum lily (*Philodendron solimoesense*). *Journal of Experimental Biology*, 212: 2960-2968. DOI: 10.1242/jeb.032763
- Terry, I., Moore, C.J., Walter, G.H., Forster, P.I., Roemer, R.B., Donaldson, J.D. & Machin, P.J. (2004). Association of cone thermogenesis and volatiles with pollinator specificity in *Macrozamia* cycads. *Plant Systematics and Evolution*, 243: 233-247. DOI: 10.1007/s00606-003-0087-x
- Thien, L.B., Azuma, H. & Kawano, S. (2000). New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, 161: S225-S235. DOI: 10.1086/317575
- van der Kooi, C.J., Kevan, P.G. & Koski, M.H. (2019). The thermal ecology of flowers. *Annals of Botany*, 124: 343-353. DOI: 10.1093/aob/mcz073
- Vovides, A., Chemnick, J. & Gregory, T. (2010). *Ceratozamia miqueliana*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T42143A10665826. <https://www.iucnredlist.org/species/42143/10665826>. Accessed 03 March 2021
- Wang, R., Xu, S., Liu, X., Zhang, Y., Wang, J. & Zhang, Z. (2014). Thermogenesis, flowering and the association with variation in floral odour attractants in *Magnolia sprengeri* (Magnoliaceae). *PLoS One* 9(6): e99356. DOI: 10.1371/journal.pone.0099356
- Weryszko-Chmielewska, E. & Stpicyńska, M. (1995). Osmophores of *Amorphophallus rivieri* Durieu (Araceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 64: 121-129. DOI: 10.5586/asbp.1995.016
- Yuzammi & Hadiah, J.T. (2018). *Amorphophallus titanum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T118042834A118043213. <https://www.iucnredlist.org/species/118042834/118043213>. Accessed 03 March 2021
- Zhu, Y., Lu, J., Wang, J., Chen, F., Leng, F. & Li, H. (2011). Regulation of thermogenesis in plants: the interaction of alternative oxidase and plant uncoupling mitochondrial protein. *Journal of Integrative Plant Biology*, 53: 7-13. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2010.01004.x