

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
Faculdade de Filosofia, Ciência e Letras de Ribeirão Preto
Departamento de Biologia

Polinização por vespas,
com ênfase na interação *Ficus* - vespas de figo

Rodrigo Augusto Santinelo Pereira

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia,
Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP, para
inscrição no concurso de títulos e provas
visando à obtenção do título de livre-docente,
em RDIDP, pelo Departamento de Biologia, área
14: Ecologia Vegetal

Ribeirão Preto

2013

Eu não concordo com nenhuma
palavra do que dizeis.
Mas eu defenderei até a morte o
seu direito de dizê-las.

Voltaire

Dedico esta tese ao meu pai,
Sérgio Pereira, por me inspirar
com o seu empreendedorismo.

Agradeço

A Simone de Pádua Teixeira, pela leitura crítica e revisão ortográfica do trabalho, pelo apoio à minha carreira profissional e pelo amor nesses anos de convivência.

À Universidade de São Paulo, por proporcionar meios e apoio financeiro para o desenvolvimento de meu trabalho.

À Fapesp pelo auxílio Jovem Pesquisador (#04/10299-4), que viabilizou os estabelecimento de minha linha de pesquisa e a nucleação de um grupo de trabalho na área de Biologia Reprodutiva de Figueiras.

Ao CNPq pela concessão da bolsa Produtividade em Pesquisa.

Aos colegas docentes e não docentes da Faculdade de Filosofia Ciências e Letras, em especial Elenice Varanda, Carlos Garófalo, Ricardo Barosela e Zilá Simões, pelo apoio ao meu trabalho e pelos ensinamentos transmitidos.

Ao meu amigo e parceiro científico Finn Kjellberg, pelo apoio, disponibilidade e ensinamentos valiosos.

A todos meus amigos e parceiros da área de *Ficus*, em especial Steve Compton, Peng YanQiong e Jean-Yves Rasplus, pelos trabalhos desenvolvidos em parceria e intercâmbio de alunos, que ajudaram o meu amadurecimento profissional.

A Laura Chavarria pelas discussões sobre vespas sociais.

A Adam Shuttleworth, Alison G. Nazareno, Anne Gaskett, Finn Kjellberg e Helena M. T. Silingardi pelas fotografias cedidas.

Aos meus alunos de graduação e pós-graduação, em especial Alison G. Nazareno, Ana C. Cazarotti, Anayra G. Lamas, Camila Devicaro, Emilena M. Marques, Fernando H. A. Farache, João Paulo Basso-Alves, Juliana S. Silva, Larissa G. Elias, Luciano P. Rocha, Ludmila M. R. Teixeira, Luís F. M. Coelho, Marco A. P. Nascimento, Mariana E. Lapate, Marina F. B. Costa, Michele D. F. Medeiros, Monise T. Cerezini, Pâmela C. A. e Silva, Paulo R. Furini, Priscila C. Costa, Samantha M. Esteves, Sergio Jansen-Gonzalez, Simone Gobbo e Vanessa T. do Ó, pela oportunidade de crescimento pessoal.

A minha família, Miguel, Simone, Conceição, Sérgio, Seisse, Fábio, Marília, Celi, Valdir, Cirlene, Valdir, Irani, Maysa, Aloysio, Claryssa, Márcio, Dalila, Cauã, Pietro e Alice.

Aos amigos Adriano Melo e Marco Batalha pelo apoio em momentos cruciais de minha carreira profissional.

Índice geral

Apresentação	6
Resumo.....	7
Abstract	8
1. Introdução.....	9
2. Polinizadores generalistas	14
3. Polinizadores especializados em plantas sem recurso	17
3.1. Engano sexual.....	19
3.2. Engano de alimento	23
4. Polinizadores especializados em plantas com recursos.....	26
4.1. Vespas <i>Hemipepsis</i> (Pompilidae).....	27
4.2. Vespa de pólen	30
4.3. Vespas de figo.....	35
4.3.1. Diversidade e biologia básica	35
4.3.2. Dispersão do pólen e polinização.....	39
4.3.3. Custos da polinização	42
4.3.4. Evolução do mutualismo <i>Ficus</i> -vespas	44
5. Conclusões.....	48
6. Referências Bibliográficas.....	49

Índice de figuras

Figura 1. Vespas visitando flores.....	18
Figura 2. Distribuição geográfica de Masarinae	31
Figura 3. Biologia reprodutiva e relações filogenéticas em <i>Ficus</i>	36
Figura 4. Seções longitudinais de estágios iniciais de galhas e sementes de <i>Ficus citrifolia</i>	46
Figura 5. Seções longitudinais de estágios avançados de galhas e sementes de <i>Ficus citrifolia</i>	47

Índice de tabelas

Tabela 1. Famílias de vespas envolvidas em polinização por engano em Orchidaceae.....	20
Tabela 2. Gêneros de plantas polinizadas por vespas <i>Hemipepsis</i> (Pompilidae) na África do Sul	27

Apresentação

Este trabalho reflete a minha dedicação ao estudo da associação de plantas e vespas. Nos últimos 20 anos investiguei quase que exclusivamente a polinização de figueiras por vespas e aspectos inter-relacionados. Com o amadurecimento de minha carreira científica, senti a necessidade de avaliar a polinização das figueiras em um contexto mais amplo, a fim de explicitar as semelhanças e diferenças em relação a outros casos de plantas polinizadas por vespas. Assim, utilizo informações da literatura e resultados gerados por meu grupo de pesquisa para fazer uma breve revisão sobre o tema. Particularmente, preocupei-me em sintetizar as informações disponíveis, buscando detectar padrões biológicos dentro dos diferentes sistemas de interações planta-vespa. Esta revisão apresenta grande valor dentro da Ecologia Vegetal, pois aponta novas possibilidades de investigação nessa área. Além disso, até onde tenho conhecimento, é a primeira revisão ampla sobre esse tema. Nessa tese, adotei o formato de um artigo científico ou capítulo de livro, com o objetivo de tornar a leitura mais leve e acessível ao público acadêmico de diferentes áreas da biologia.

Resumo

Este trabalho discute o papel das vespas como polinizadoras, situando-as no contexto geral de polinização por insetos. Informações disponíveis na literatura foram utilizadas para classificar as vespas em polinizadores generalistas, polinizadores especializados em plantas sem recursos (polinização por engano) e polinizadores especializados em plantas com recursos. Muito embora várias espécies de vespas sejam visitantes florais generalistas, alguns grupos, tais como o gênero *Hemipepsis* (Pompilidae), a subfamília Masarinae (Vespidae) e a família Agaonidae se especializaram em alguns táxons ou guildas de plantas. A família Agaonidae se diversificou exclusivamente em associação com o gênero *Ficus*, representando um caso extremo de especialização dentre as vespas polinizadoras. A história natural das principais classes de polinização por vespa é apresentada e os aspectos evolutivos, quando disponíveis, são discutidos. Conclui-se que as vespas não devem ser negligenciadas como polinizadoras, pelo contrário, destacam-se por participar de uma grande diversidade de mecanismos de polinização, desempenhando um papel importante na reprodução de muitas espécies de plantas.

Palavras-chave: ecologia vegetal, interação inseto-planta, Hymenoptera, mutualismo, reprodução de plantas.

Abstract

This study assesses the role of wasps as pollinators, placing them in a global context of pollination by insects. I used published information to classify wasps in generalist pollinators, pollinators specialized in rewardless plants (pollination by deceit) and pollinators specialized in rewarding plants. Although many wasp species are generalist plant visitors, some groups, such as *Hemipepsis* (Pompilidae) and Masarinae (Vespidae) and Agaonidae have specialized on some taxa or plant guilds. The family Agaonidae has codiversified with the genus *Ficus*, representing an extreme case of specialization among the pollinating wasps. I present the natural history of the main classes of wasp pollination and I discuss the evolutionary aspects when possible. I conclude that wasps should not be neglected as pollinators. Conversely, they are especially relevant as they are involved in a diversity of pollination mechanisms, playing an important role on the reproduction of many plant species.

Keywords: Hymenoptera, mutualism, plant ecology, plant-insect interaction, plant reproduction.

1. Introdução

Os insetos constituem o principal agente de polinização em muitos ecossistemas (Schowater 2000), sendo que os himenópteros, particularmente as abelhas, destacam-se como um dos principais grupos de polinizadores das angiospermas (Danforth et al. 2006). As vespas (*i.e.*, todos Hymenoptera da subordem Apocrita, excluindo-se as abelhas e as formigas), por outro lado, são de modo geral consideradas polinizadoras menos eficientes e, muitas vezes, negligenciadas em estudos clássicos sobre polinização (Fægri & van der Pijl 1979; Proctor et al. 1996). Essa generalização deve-se, em parte, às vespas sociais, que apresentam interações pouco especializadas com as espécies de plantas que visitam (Santos et al. 2010; Mello et al. 2011). Além disso, as vespas mais generalistas utilizam flores com morfologia menos especializada, as quais são também acessíveis a outros grupos de insetos. Para que a polinização ocorra, o inseto deve apresentar comportamento e morfologia que permitam o transporte do pólen da antera ao estigma de uma flor da mesma espécie. De forma muito simplificada, um bom polinizador deve apresentar tamanho e comportamento de acesso à flor que permitam que seu corpo toque as estruturas florais envolvida com a reprodução. Ainda, para ocorrer polinização cruzada, o inseto deve visitar flores de diferentes indivíduos da mesma espécie em um intervalo curto de tempo. Muitas espécies de vespas que visitam

flores não atendem esses requisitos básicos e, portanto, não atuam como polinizadoras. No entanto, alguns grupos de vespas são polinizadoras especializadas de figueiras e algumas espécies de orquídeas, apocináceas e asparagáceas (Weiblen 2002; Gaskett 2011; Shuttleworth & Johnson 2012). Apesar de incluir relativamente menor número de espécies polinizadoras, as vespas se destacam por participar de uma grande diversidade de mecanismos de polinização.

Os indivíduos imaturos da maioria das espécies de vespas são carnívoros, alimentando-se de pedaços de outros artrópodos ou parasitando outros insetos (*i.e.*, vespas parasitoides). No entanto, as vespas adultas geralmente visitam flores em busca de néctar para sua própria alimentação ou manutenção da colônia (nas espécies sociais) e, nesse processo, transportam o pólen sobre o corpo. De fato, as vespas são visitantes florais de um grande número de famílias de angiospermas (Tooker & Hanks 2000; Robertson & Klemash 2003; Antonini et al. 2005; Hermes & Köhler 2006; Wiesenborn et al. 2008; Clemente et al. 2012; Somavilla & Köhler 2012) e, em alguns casos, como os visitantes florais de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), mais de 50% dos indivíduos amostrados apresentam grande quantidade de grãos de pólen aderidos ao corpo (Sühs et al. 2009). A quantidade de pólen transportado depende muito da densidade de pelos que as vespas possuem no corpo. Em geral, elas possuem relativamente poucos pelos; por outro lado alguns grupos, como por exemplo as vespas de pólen (Masarinae), possuem mais pelos,

adaptados para a coleta e o transporte de pólen (O'Neill 2001). Outras vespas não transportam pólen algum, pois roubam o néctar cortando a base da flor sem entrar em contato com as estruturas florais envolvidas com a reprodução (Antonini et al. 2005). Algumas espécies de vespas não polinizadoras apresentam mutualismo de defesa com as plantas visitadas, como no caso de *Pachodynerus brevithorax* Sauss. (Vespidae: Eumeninae) e *Brachygastra lecheguana* Latr. (Vespidae: Polistinae). Essas vespas patrulham plantas de *Banisteriopsis malifolia* (Nees & Mart.) B. Gates (Malpighiaceae) e predam larvas endofíticas de besouros do gênero *Anthonomus* (Curculionidae) que se desenvolvem no interior dos botões florais (Torezan-Silingardi 2011; Alves-Silva et al. 2013).

O hábito generalista das vespas sociais parece estar associado à grande demanda de carboidratos para desenvolvimento da colônia, fazendo com que elas explorem qualquer fonte concentrada de açúcar. Além de néctar de flores, as vespas sociais coletam seiva de plantas, exsudatos de frutos, melada excretada por insetos sugadores de plantas, além de fontes artificiais, tais como alimentos líquidos açucarados (Richter 2000). No entanto, certo nível de especialização observada em algumas espécies de orquídeas e apocináceas pode resultar da mediação de substâncias voláteis atrativas a grupos particulares de vespas ou repelentes a outros insetos (Johnson 2005; Brodmann et al. 2008; Shuttleworth & Johnson 2009a). Além dos grupos que forrageiam néctar floral, outras vespas

visitam flores em busca de alimento para a prole, na forma de pólen (Gess 1996), presas animais (Alves-Silva et al. 2013), local para oviposição (Weiblen 2002), ou são ludibriadas por pistas falsas que sugerem a presença de alimento ou oportunidade de acasalamento, *i.e.* polinização por engano (Renner 2006).

A classificação dos mecanismos de polinização mediados por vespas não é uma tarefa simples, em decorrência da grande diversidade de histórias de vida desse grupo de insetos e das diferentes formas de interagir com as plantas polinizadas. No entanto, algumas generalizações podem ser feitas. De acordo com estudos publicados as associações de plantas e vespas polinizadoras podem ser organizadas em polinizadores generalistas, polinizadores especializados em plantas sem recursos (polinização por engano) e polinizadores especializados em plantas com recursos. Essas classes têm finalidade didática, uma vez que nem sempre é possível estabelecer grupos naturais. Uma mesma linhagem de vespa pode interagir com as plantas por mecanismos diferentes de polinização e linhagens independentes de vespas podem atuar em um mesmo modo de polinização. Como exemplo pode-se citar a família Vespidae que inclui desde espécies generalistas pouco adaptadas até grupos bastante especializados para a polinização (O'Neill 2001; Brodmann et al. 2008). Ainda, várias famílias de vespas são atraídas a orquídeas por pistas sexuais falsas e polinizam suas flores sem receber recompensas (Jersáková et al. 2006). Por outro lado, as vespas

polinizadoras de figueiras (Agaonidae) são um exemplo de agrupamento natural, que radiou exclusivamente em associação com o gênero *Ficus* (Cruaud et al. 2012).

Na sequência, cada uma das três classes de polinização por vespas será abordada. Os polinizadores generalistas serão tratados com cautela, pois estudos detalhados poderão revelar interações mais especializadas. O grupo de polinização por engano inclui casos de engano sexual e de alimento. Por fim, será tratada como polinização especializada com recurso todas as interações em que a planta e seu polinizador principal apresentem adaptações que sugiram uma história evolutiva em comum. Esse grupo é bastante diversificado taxonômica e biologicamente, abrangendo em especial espécies de apocináceas e orquídeas polinizadas por vespas das famílias Pompilidae e Vespidae, além de plantas associadas às vespas de pólen e figueiras polinizadas pelas vespas de figo. A interação das figueiras e suas vespas polinizadoras será abordada de forma mais aprofundada devido ao maior volume de informações ecológicas, biológicas e evolutivas disponíveis na literatura.

2. Polinizadores generalistas

Várias espécies de vespas sociais dos gêneros *Brachygastra*, *Belonogaster*, *Polistes*, *Polybia* (Polistinae), *Dolichovespula*, *Vespa* e *Vespula* (Vespinae) atuam como (co) polinizadoras em plantas das famílias Apocynaceae (Asclepiadoideae), Araliaceae, Asteraceae, Erythroxylaceae, Iridaceae e Polygonaceae quando visitam suas flores em busca de néctar (Momose & Inoue 1993; Barros 1998; Vieira & Shepherd 1999; Coombs et al. 2009; Jacobs et al. 2010; Horsburgh et al. 2011). Estudos mais abrangentes de biologia da polinização em comunidades de vespas que visitam flores (Clemente et al. 2012) certamente ampliarão a lista de plantas efetivamente polinizadas por esses insetos. Essas vespas são consideradas generalistas por polinizarem flores pouco especializadas e visitadas por outros grupos de insetos (Fig. 1A). Exemplos são *Polygonum thunbergii* Sieb. et Zucc. (Polygonaceae) e *Hedera helix* L. (Araliaceae). *Polygonum thunbergii*, no Japão, é visitada por 64 espécies pertencentes a 30 famílias de insetos. Dentre esses visitantes, vespas Vespidae foi o segundo grupo mais abundante, sendo que 42% dos indivíduos coletados carregavam grãos de pólen (Momose & Inoue 1993). *Hedera helix*, na Inglaterra, é visitada por pelo menos 20 espécies de insetos, sendo 55% desses visitantes vespas do gênero *Vespula*. Essas vespas são provavelmente polinizadoras, pois apresentaram alta frequência de visitas, taxas relativamente altas de forrageio e

grande número de grãos de pólen sobre seus corpos (Jacobs et al. 2010).

Espécies de Asclepiadoideae (Apocynaceae) são frequentemente associadas a vespas. Vespas sociais da subfamília Polistinae forrageiam em flores visitadas por outros grupos de insetos. Entretanto, devido à sua morfologia e seu comportamento de forrageio, atuam como polinizadores mais efetivos (Vieira & Shepherd 1999; Coombs et al. 2009). *Polybia ignobilis* é a espécie de vespa polinizadora principal de quatro espécies simpátricas de *Oxypetalum* no Brasil (Vieira & Shepherd 1999). Insetos de várias ordens foram observados visitando flores dessas espécies de *Oxypetaum*, mas somente *P. ignonilis* transportava polinárias, que se aderiam ao aparelho bucal quando introduzidos no tubo floral para acessar o néctar. Na África do Sul, outra espécie de Asclepiadoideae, *Gomphocarpus physocarpus* E. Mey., é polinizada por meio de um sistema generalista de vespas composto por várias espécies dos gêneros *Belonogaster* e *Polistes* (Coombs et al. 2009). Diferente de *Oxypetalum*, as polinárias de *G. physocarpus* se aderem ao arólio do inseto (= pequena almofada localizada entre as garras tarsais) quando as vespas se agarram às flores para lambar o néctar dos nectários relativamente expostos dessa espécie de planta.

No entanto, é recomendável cautela ao considerar vespas sociais como polinizadoras generalistas. Uma investigação mais aprofundada sobre o papel das fragrâncias florais na atração de

polinizadores específicos e da eficiência dos outros visitantes florais como polinizadores pode revelar especializações nessas interações planta-inseto. Por outro lado, observações mais detalhadas são fundamentais para validar a hipótese de polinização, uma vez que alguns estudos usam dados indiretos, baseados no comportamento de visitaç o e na morfologia do inseto, para inferir a efici ncia da vespa como polinizadora (Barros 1998; Horsburgh et al. 2011).

3. Polinizadores especializados em plantas sem recurso

Plantas polinizadas por engano sinalizam a presença de recurso sem, no entanto, fornecê-lo ao polinizador. Estima-se que aproximadamente 7500 espécies em 32 famílias de angiospermas são polinizadas por engano. Destas, cerca de 6500 espécies pertencem à família Orchidaceae (Renner 2006). Se essas estimativas forem corretas, pelo menos um terço das outras 1000 espécies pertencem ao gênero *Ficus*. Apesar do grande número de espécies polinizadas por engano nesses dois grupos (aproximadamente 30% das orquídeas e 50% das figueiras), plantas sem recursos representam apenas 3,7% de todas as espécies de angiospermas (Renner 2006).

A maioria das orquídeas sem recurso polinizadas por vespas emite atrativos que sinalizam oportunidade de acasalamento (*i.e.*, engano sexual). Por outro lado, orquídeas polinizadas por vespas que sinalizam a presença de alimento (*i.e.*, engano de alimento) são muito pouco relatadas, apesar desse tipo de engano ser o mais comum nas orquídeas polinizadas por abelhas (Jersáková et al. 2006). Nas figueiras o recurso oferecido às vespas é local para oviposição. Em espécies monoicas a vespa deposita ovos em parte das flores pistiladas e sementes são produzidas nas demais flores da inflorescência. Em espécies ginodioicas as plantas femininas são polinizadas por engano, uma vez que sinalizam a presença de recurso, mas as flores são inacessíveis à oviposição (Weiblen 2002). Na sequência será abordada a polinização por engano em orquídeas. Os

exemplos em figueiras serão discutidos posteriormente no tópico sobre polinização em figueiras.

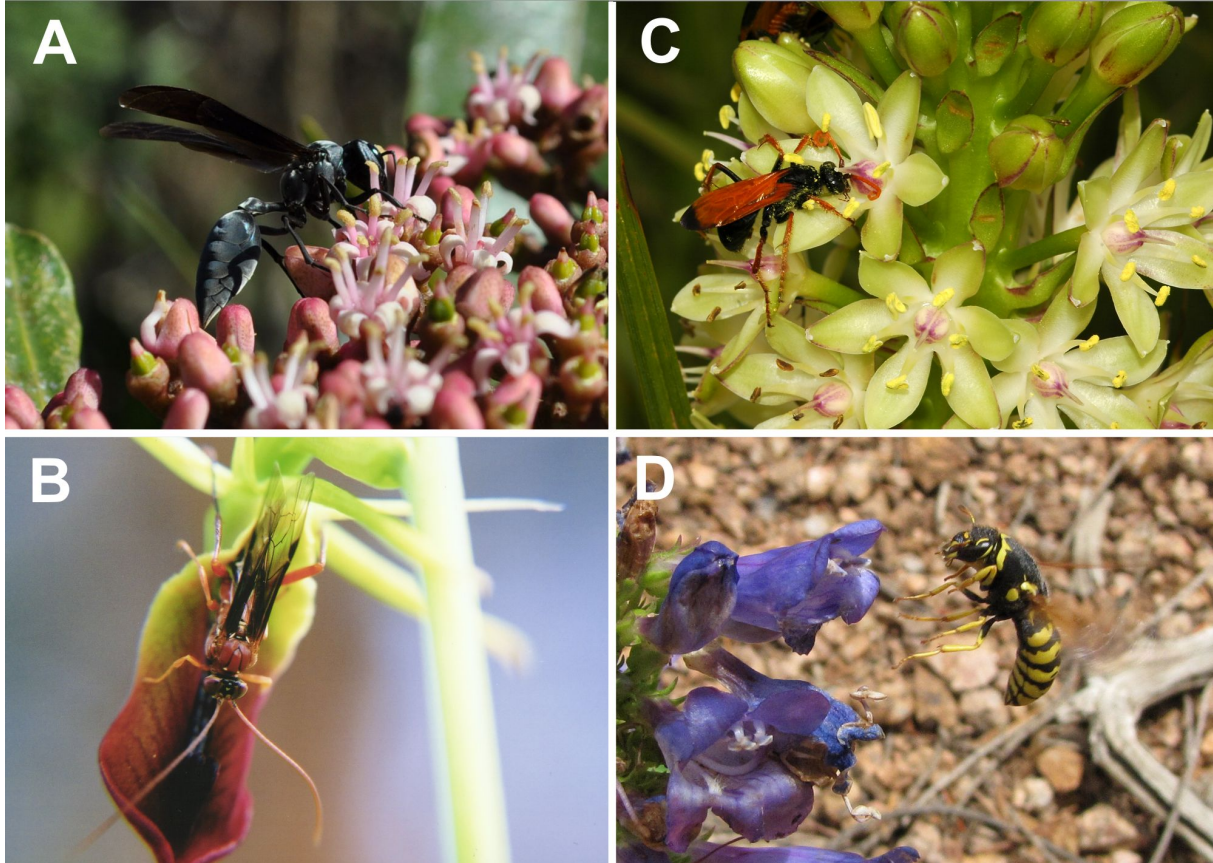


Figura 1. Vespas visitando flores. A - *Synoeca* sp. (Vespidae) em *Hortia* sp. (Rutaceae). B - *Lissopimpla excelsa* (Ichneumonidae) copulando com o labelo de *Cryptostylis subulata* (Orchidaceae). C - *Hemipepsis capensis* (Pompilidae) em *Eucomis comosa* (Asparagaceae). D - *Pseudomasaris vespoides* (Vespidae: Masarinae) em *Penstemon* sp. (Plantaginaceae). Crédito das fotos: A - Helena M. T. Silingardi; B - Katy Dika; C - Adam Shuttleworth; D - Eric R. Eaton (bugeric.blogspot.com.br).

3.1. Engano sexual

As orquídeas polinizadas por engano sexual mimetizam fêmeas de insetos, atraindo assim machos que atuam como polinizadores ao tentar copular com o labelo da flor. Os machos atraídos pelas pistas falsas gastam tempo, oportunidades reais de acasalamentos e, às vezes, esperma, sem receber recompensa alguma. O processo de atração ocorre em duas etapas; inicialmente, os machos são atraídos por fragrâncias que mimetizam feromônios sexuais das fêmeas da mesma espécie. Posteriormente, à curta distância, a forma e as cores florais, que podem se assemelhar às fêmeas, atuam na orientação dos insetos (Gaskett 2011; Gaskett 2012).

Vespas das famílias Sphecidae e Pompilidae polinizam por engano orquídeas dos gêneros *Disa* na África do Sul. Na Austrália a maioria das espécies de orquídeas polinizadas por engano sexual explora vespas das famílias Ichneumonidae (Fig. 1B), Scoliidae e Tiphiidae (Gaskett 2011). Na América do Sul há relato de polinização do gênero *Geoblasta* por vespas da família Scoliidae (Ciotek et al. 2006). Representantes do gênero *Ophrys*, na Europa, associados principalmente a abelhas das famílias Andrenidae, Colletidae, Megachilidae e Apidae, são também polinizados por vespas Scoliidae e Sphecidae (Gaskett 2011; Tab. 1). Devido provavelmente ao mimetismo químico dos feromônios sexuais, as espécies de orquídeas polinizadas por engano sexual exploram uma ou poucas espécies de vespas polinizadoras, que podem ser diferentes em regiões distintas. No

entanto, em zonas de contato entre espécies alopátricas, as orquídeas podem atrair polinizadores de espécies filogeneticamente próximas, devido à semelhança dos semioquímicos utilizados, como ocorre na Austrália com as orquídeas *Chiloglottis trapeziformis* Fitzg. e *C. valida* D.L. Jones polinizadas pelas vespas *Neozeleboria cryptoides* (Smith) e *N. monticola* Turner, respectivamente (Schiestl & Peakall 2005).

Tabela 1. Famílias de vespas envolvidas em polinização por engano em Orchidaceae. Fonte: Gaskett (2011).

Família de vespa	Ocorrência	Gênero de orquídea
Sphecidae	África do Sul	<i>Disa</i>
Pompilidae	África do Sul	<i>Disa</i>
Ichneumonidae	Austrália	<i>Cryptostylis</i>
Scoliidae	Austrália	<i>Calochilus</i>
Tiphiidae	Austrália	<i>Arthrochilus, Caladenia, Caleana, Chiloglottis, Drakaea, Leporella, Paracaleana, Spiculaea</i>
Ichneumonidae	Nova Zelândia	<i>Cryptostylis</i>
Scoliidae	América do Sul	<i>Geoblata</i>
Scoliidae	Europa	<i>Ophrys</i>
Sphecidae	Europa	<i>Ophrys</i>

Vespas solitárias e parasitoides são os polinizadores mais comumente relatados em orquídeas polinizadas por engano sexual. Tal fato parece estar relacionado a várias características do sistema de acasalamento dessas vespas, que facilitariam ou funcionariam como pré-adaptações à exploração pelas orquídeas (Gaskett 2011). Machos de espécies de vespas solitárias são, em geral, facilmente atraídos por feromônios sexuais transportados pelo ar, além de

serem bastante vigilantes e responderem prontamente aos feromônios femininos. Como as fêmeas de vespas em geral são monógamas ou apresentam maior chance de ser fertilizadas no primeiro acasalamento, há forte pressão seletiva nos machos para que localizem rapidamente e acasalem fêmeas virgens. Assim, as orquídeas se beneficiam dessas características dos machos de vespas, que resultam em uma predisposição a acasalamentos indiscriminados (Gaskett 2011).

O custo do engano sexual para os insetos e a evolução da capacidade dos machos em discriminar os falsos sinais são temas de debate (Schiestl 2004; Renner 2006). Para abordar tais temas é necessário explicitar a escala biológica em questão, *i.e.*, nível de indivíduo ou espécie. Em nível de espécie, as orquídeas polinizadas por engano provavelmente influenciam pouco a evolução de seus polinizadores, uma vez que não oferecem benefícios aos insetos e, na maioria das vezes, não geram custos aparentes aos seus polinizadores (Gaskett 2011). O custo para a espécie polinizadora é improvável, pois as orquídeas são geralmente raras ou florescem esporadicamente. Além disso, nem todos os insetos que encontram uma orquídea são enganados pelos falsos sinais. Assim, muitos indivíduos da espécie nunca ou raramente encontram uma orquídea, fazendo que o benefício em responder prontamente aos atrativos sexuais e garantir vários acasalamentos com fêmeas reais seria maior que os custos potenciais de copular ocasionalmente com flores de orquídeas

(Gaskett 2011). No entanto, o acasalamento com orquídeas pode ter impacto negativo para o indivíduo se o polinizador preferir orquídeas a fêmeas reais, ou se os falsos sinais emitidos pelas orquídeas interferirem na capacidade de localizar fêmeas reais. Ainda, o sucesso de acasalamentos futuros pode ser comprometido se a cópula com o labelo floral levar à ejaculação (Gaskett 2011).

3.2. Engano de alimento

Enquanto orquídeas polinizadas por vespas por engano sexual exploram principalmente insetos machos de espécies solitárias, as orquídeas que sinalizam pistas falsas de alimento são polinizadas por fêmeas de espécies sociais de vespas.

Poucas espécies de orquídeas exploram vespas por meio de falsos atrativos que sinalizam a presença de alimento. Até o momento esse tipo de polinização é relatado em apenas três espécies de orquídeas - *Coelogyne fimbriata* Lindl., *Dendrobium sinense* Tang & F.T. Wang e *Steveniella satyrioides* (Steven) Schltr. (Nazarov 1995; Brodmann et al. 2009; Cheng et al. 2009) - muito embora este mecanismo seja o mais comum de polinização por engano em orquídeas que exploram abelhas (Jersáková et al. 2006). A diferença no número de espécies de orquídeas que exploram esses dois grupos de insetos pode estar relacionado ao tipo de recurso buscado por abelhas e vespas. As abelhas geralmente visitam flores de orquídeas em busca de recursos florais tais como néctar, óleo e pólen, e provavelmente sofrem forte pressão seletiva para responderem a sinais gerais de recurso floral, tais como forma da inflorescência, cor da flor, fragrância e guia de néctar (Jersáková et al. 2006). As vespas, entretanto, forrageiam por néctar para alimentação do inseto adulto e por artrópodos para aprovisionamento de suas larvas. O interesse por recursos tão contrastantes exigiria uma forma de sinalização mais complexa por parte da planta, a qual seria

selecionada apenas em situações em que os benefícios superassem os custos da sinalização. De fato, as orquídeas que exploram vespas por engano de alimento emitem tanto sinais que mimetizam a presença de presas (Nazarov 1995; Brodmann et al. 2009) como recursos florais (Cheng et al. 2009). Deste modo, nem todos os casos de polinização por engano de alimento em vespas se encaixam na definição de engano generalizado de alimento (*sensu* Jersáková et al. 2006), a qual é baseada na sinalização de recursos florais gerais. Nazarov (1995) define o mecanismo de engano de alimento em vespas como “síndrome da falsa presa”; no entanto esse termo não tem sido mencionado em trabalhos mais recentes (Jersáková et al. 2006).

O primeiro relato de polinização por engano de alimento envolvendo vespas foi em *Steveniella satyrioides* na Crimeia (Nazarov 1995). Essa orquídea sem recurso é polinizada por duas espécies de vespas, *Paravespula vulgaris* L. e *Dolichovespula sylvestris* (Scopoli). A base do labelo floral apresenta coloração vermelho-amarronzada que, provavelmente, mimetiza um pedaço de presa animal. As vespas das duas espécies mordem a base do labelo, aparentemente tentando remover fragmentos dos tecidos. Nesse processo pressionam a coluna da flor e a polínias se aderem à face do inseto. Ainda, parecem procurar por néctar, introduzindo a cabeça no esporão da flor. As flores de *Coelogyne fimbriata*, por outro lado, apresentam coloração verde-amarelada, típica de orquídeas polinizadas por vespas, mas não produzem néctar ou outra forma de

recurso. Essa espécie parece explorar a grande demanda de carboidrato das vespas sociais, emitindo fragrâncias florais que mimetizam o cheiro de fontes de carboidratos, como frutos e flores de outras plantas (Cheng et al. 2009). Um exemplo do nível de complexidade que pode ser selecionado na polinização por engano de alimento é a forma de atração do polinizador de *Dendrobium sinense*, uma espécie de orquídea endêmica da ilha de Hainan (China). As flores de *D. sinense* emitem, além de fragrâncias florais típicas, compostos presentes no feromônio de alarme de abelhas melíferas asiáticas (*Apis cerana*) e européias (*A. mellifera*). Esses compostos são atrativos às fêmeas da vespa social *Vespa bicolor* Fabricius, que atuam como polinizadoras. Como as fêmeas de *V. bicolor* frequentemente caçam abelhas para alimentar suas larvas, sugere-se que as flores de *D. sinense* mimetizam feromônios de alarme de abelhas melíferas para atrair vespas predadoras que atuariam como polinizadoras (Brodmann et al. 2009). De fato, Brodmann et al. (2009) observaram que essas vespas não pousavam sobre as flores como fazem outros insetos polinizadores, mas desferiam botes rápidos sobre o centro de coloração vermelha do labelo floral, assemelhando-se ao comportamento de ataque a uma presa. Nesses ataques às flores, as polínias são depositadas no pronoto do inseto.

4. Polinizadores especializados em plantas com recursos

Embora relativamente pouco representadas em número de espécies, alguns grupos de vespas que polinizam flores com recursos apresentam adaptações extremamente especializadas relacionadas à polinização. Espécies do gênero *Hemipepsis* (Pompilidae) polinizam flores com morfologia pouco especializada, obtendo néctar como recurso, de forma semelhante às vespas polinizadoras generalistas. No entanto, a forma de atração desses insetos por meio de substâncias voláteis é bastante especializada, tornando-as polinizadores exclusivos em espécies de Apocynaceae, Asparagaceae e Orchidaceae (Johnson 2005; Shuttleworth & Johnson 2009a; Shuttleworth & Johnson 2009c). Apesar de a maioria das espécies de vespas solitárias utilizarem presas animais para alimentar suas larvas, vespas polinizadoras da subfamília Masarinae (Vespidae) apresentam adaptações morfológicas e comportamentais para a coleta de néctar e pólen usados para aprovisionar seus ninhos, assemelhando-se em vários aspectos ao regime alimentar das abelhas (Gess 1996). Local para oviposição e desenvolvimento da prole são as formas de recurso oferecido pelas plantas do gênero *Ficus* às vespas da família Agaonidae (Weiblen 2002), as quais constituem, certamente, o grupo mais especializado dentre as vespas polinizadoras. Esses grupos de vespas polinizadoras são abordados em maior detalhe na sequência.

4.1. Vespas *Hemipepsis* (Pompilidae)

Algumas espécies das famílias Apocynaceae (Asclepiadoideae), Asparagaceae e Orchidaceae na África do Sul formam uma guilda que apresenta elevado nível de especialização funcional, com a maioria de seus membros polinizados exclusivamente por vespas solitárias do gênero *Hemipepsis* (Fig. 1C, Tab. 2). As espécies dessa guilda apresentam flores com morfologia pouco especializada, de coloração pálida-esverdeada ou branco-amarronzado, sempre com manchas avermelhadas, cheiro agridoce e néctar exposto (Shuttleworth & Johnson 2012).

Tabela 1. Gêneros de plantas polinizadas por vespas *Hemipepsis* (Pompilidae) na África do Sul. Fonte: Shuttleworth & Johnson (2012).

Família	Gênero (nº de espécies)
Apocynaceae:	<i>Asclepias</i> (1)
Asclepiadoideae	<i>Aspidoglossum</i> (1)
	<i>Miraglossum</i> (3)
	<i>Pachycarpus</i> (6)
	<i>Periglossum</i> (1)
	<i>Xysmalobium</i> (3)
	<i>Woodia</i> (2)
Asparagaceae	<i>Eucomis</i> (3)
Orchidaceae	<i>Disa</i> (2)
	<i>Satyrium</i> (1)

O néctar das flores da guilda polinizada por vespas *Hemipepsis*, por ser exposto, é potencialmente acessível a outros grupos de visitantes florais. No entanto, as vespas polinizadoras são atraídas seletivamente por fragrâncias florais. Experimentos de

escolha conduzidos em campo e com tubos em Y em laboratório demonstraram que os polinizadores de *Pachycarpus grandiflorus* (L. f.) E. Mey. e *Eucomis* spp. são atraídos pela fragrância floral e não pelo pistas visuais (Shuttleworth & Johnson 2009a; Shuttleworth & Johnson 2009c). A palatabilidade do néctar, pelo menos em algumas espécies de Apocynaceae, exerce um papel na seleção das espécies polinizadoras. Em experimentos realizados Shuttleworth & Johnson (2006; 2009c), néctar de *Pachycarpus* e uma solução açucarada de mesma concentração foram oferecidos a abelhas *Apis mellifera*. As abelhas consumiram a solução açucarada, mas rejeitaram o néctar, sugerindo que a composição do néctar funciona com filtro aos visitantes florais. Entretanto, outras apocináceas do gênero *Xysmalobium*, também polinizadas por vespas *Hemipepsis*, parecem ter néctar mais palatável a outros insetos (Shuttleworth & Johnson 2009b). De fato, *Xysmalobium* é visitada por um espectro mais amplo de insetos não-polinizadores, reforçando a hipótese de que a impalatabilidade do néctar exerce a função importante de limitar as visitas de pilhadores de néctar (Shuttleworth & Johnson 2009c).

As vespas *Hemipepsis* constituem um excelente modelo para o estudo do papel de caracteres não morfológicos na especialização de sistemas de polinização (Shuttleworth & Johnson 2009c), contrastando aos casos em que a especialização se dá por meio de traços morfológicas da flor. Ilustram estes últimos casos as moscas *Moegistorhynchus longirostris* Wiedemann, que possuem as

probóscides mais longas dentre os dípteros (60 a 100 mm de comprimento), e polinizam exclusivamente plantas com flores tubulares de tamanho correspondente (Johnson & Steiner 2000). Assim, a investigação do papel de substâncias químicas na seleção de polinizadores em plantas polinizadas por vespas é um campo promissor e poderá revelar especializações despercebidas em sistemas considerados generalistas com base apenas na morfologia floral e nos padrões de visitação.

4.2. Vespa de pólen

Em Vespidae, a subfamília Masarinae (“masarine”) é o grupo mais estreitamente associado a plantas com flores, sendo, provavelmente, o polinizador principal em várias espécies. A morfologia das vespas de pólen e o seu comportamento são, em geral, compatíveis com a forma das flores que visitam e potencialmente adequados para a efetivação da polinização (Gess 1996). No entanto, esse grupo de insetos tem sido amplamente negligenciado em estudos formais de biologia da polinização. O papel como polinizadores em potencial é inferido a partir de informações indiretas de visitaç o floral e presen a de p len sobre o corpo desses insetos. Deste modo, o mecanismo de poliniza o por essas vespas permanece um campo aberto para investiga es.

Masarinae distribui-se por todo o globo entre as latitudes 50°N e S, exceto no leste da Am rica do Norte e leste e sul da  sia (Fig. 2). Os registros s o concentrados no Mediterr neo e em  reas temperadas, semi- ridas quentes ou  ridas fora da faixa tropical. Assim, nota-se que essas vespas preferem  reas de clima mais quente, com pluviosidade relativamente baixa, dominadas por vegeta o aberta e cespitosa. A subfam lia   dividida em duas tribos, Gayellini, restrita   regi o Neotropical e Masarini, com distribui o mais ampla, nas regi es Ne rtica, Neotropical, Pale rtica, Afrotropical e Australiana (Gess 1992). S o descritas cerca de 300 esp cies de Masarinae, sendo metade end mica do sul da

África. No Neotrópico são conhecidas 23 espécies incluídas em quatro gêneros [Masarini: *Ceramiopsis* Zavattari e *Trimeria* de Saussure, Gayellini: *Gayella* Spinola e *Paramasaris* Cameron). No Brasil são descritas nove espécies (*Ceramiopsis gestroi* Zavattari, *C. paraguayensis* Bertoni, *Paramasaris brasiliensis* Giordani Soika, *P. richardsi* (Giordani Soika), *Trimeria americana* (de Saussure), *T. bequaerti* Willink, *T. howardi* Bertoni, *T. robusta* Hermes & Melo, e *T. rubra* Hermes & Melo; Hermes & Garcete-Barrett (2009)].

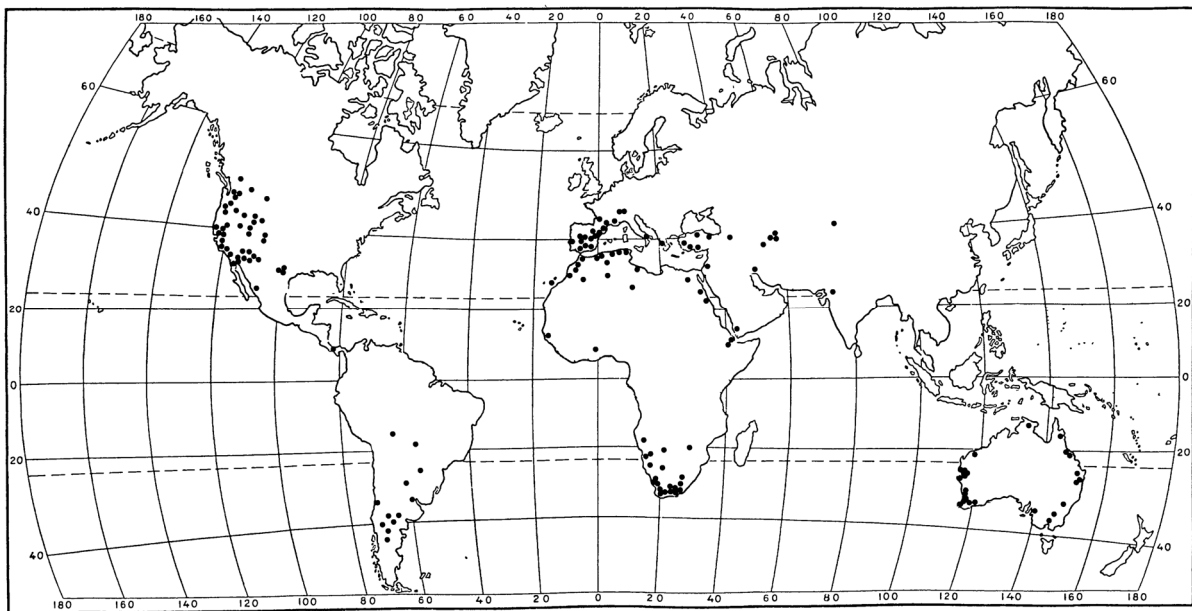


Figura 2. Distribuição geográfica de Masarinae. Fonte: Gess (1992). Reproduzido com permissão de John Wiley & Sons, Inc.

Essas vespas representam o único grupo dentro da família Vespidae que coleta pólen e néctar para alimentar suas larvas. Nesse aspecto, são consideradas funcionalmente equivalentes a abelhas, uma vez que o hábito alimentar de aprovisionar larvas com

pólen e néctar evoluiu paralelamente ao deste grupo. O pólen utilizado para alimentar a prole é transportado no papo do inseto e, portanto, não disponível para a polinização. Sendo assim, a polinização é efetivada com o pólen que fica aderido sobre o corpo da vespa durante a visitação floral (Fig. 1D). Masarinae são vespas solitárias com metamorfose completa: ovo-larva-pupa-adulto. As fases de ovo à pupa ficam confinadas em células em ninhos multicelulares, escavados no solo ou construídos externamente sobre rochas, ramos de plantas ou buracos pré-existentes. No entanto, algumas espécies do gênero *Quartinia* constroem o ninho dentro de conchas de caramujos (Mollusca: Gasteropoda). Para a construção dos ninhos as vespas usam água, néctar ou seda como cimento. Assim, muitas espécies são coletoras de água. Uma vez construído o ninho, a fêmea deposita um ovo por célula e, na sequência, a provisiona com um macerado de néctar e pólen que servirá de alimento para a larva. A fase de pré-pupa entra em diapausa e a mudança para os estádios de pupa e adulto ocorrem na próxima primavera ou verão, podendo em alguns casos esse período se estender por alguns anos. Mais detalhes da história natural desse grupo de insetos são descritos em Gess (1996) e Gess & Gess (2010).

Vespas de pólen são bastante adaptadas para forragear néctar floral. Enquanto as vespas em geral possuem línguas relativamente curtas, a maioria das espécies de masarine apresenta línguas relativamente longas - algumas tão extensas quanto o comprimento

do corpo. Consequentemente, são capazes de obter néctar de um amplo espectro de formas de flores (Gess 1996). Em relação às plantas utilizadas, as vespas de pólen são em geral mais oligófagas (*i.e.*, usam um número restrito de grupos de plantas) que abelhas e outros grupos de vespas (Gess & Gess 2004). Um caso extremo ocorre em uma espécie de Crassulaceae endêmica da África do Sul, *Tylecodon hallii* (Tolken) Tolken. Esta espécie parece ser visitada exclusivamente por *Masarina tylecodoni* Gess, que apresenta morfologia e comportamento compatíveis à polinização (Gess et al. 1997).

A polinização por vespas masarine se enquadra na síndrome de melitofilia. No entanto, as flores frequentemente visitadas por vespas de pólen não são igualmente associadas a abelhas (Gess & Gess 2004), sugerindo que essas flores apresentam características particulares mais relacionadas à visitação por vespas de pólen. O espectro de formas das flores preferencialmente utilizado por masarine é relativamente amplo, devido à diversidade de espécies visitadas. Porém, algumas características gerais podem ser reconhecidas (Gess 1996): antese diurna; coloração clara; odor açucarado (nenhuma visita foi registrada em flores com odores frutoso ou pútrido); forma geralmente tubular, com flores isoladas ou agregadas em capítulos (Asteraceae), ou altamente diferenciada (Leguminosae); néctar diluído e oculto (protegido de evaporação) na flor.

As famílias de plantas preferencialmente associadas a vespas de pólen variam de acordo com as regiões biogeográficas (Gess 1992): Australásia: Myrtaceae e Goodeniaceae; Neártico: Scrophulariaceae e Hydrophyllaceae; Afrotrópico: Aizoaceae, Asteraceae, Campanulaceae, Scrophulariaceae e Leguminosae (tribo Crotalarieae). A maior diversidade no Afrotrópico deve-se provavelmente à maior concentração de estudos nessa região. Dados das regiões Neotropical e Paleártica são escassos, mas há registros em Verbenaceae, Asteraceae e Leguminosae no Neotrópico e Asteraceae no Paleártico (Gess 1992; Mechi 1999).

4.3. Vespas de figo

4.3.1. Diversidade e biologia básica

Em alguns grupos de plantas a recompensa aos polinizadores é a oferta de local para oviposição e desenvolvimento da prole (*nursery pollination*). Essa forma de recompensa é conhecida em 12 famílias de angiospermas e uma de gimnosperma (Dufaÿ & Anstett 2003). Apesar de amplamente distribuído entre os grupos de plantas, o local de oviposição como recurso é melhor conhecido em *Ficus* (Moraceae) e *Yucca* (Agavaceae - Baker 1986). Insetos das ordens Coleoptera e Lepidoptera são os polinizadores mais frequentes nesse tipo de mutualismo, associando-se a oito famílias de plantas (Dufaÿ & Anstett 2003). Na ordem Hymenoptera, a família Agaonidae é o único grupo envolvido nesse mecanismo de polinização, compreendendo os polinizadores exclusivos das figueiras.

Existem aproximadamente 750 espécies de *Ficus* (Moraceae) com distribuição pantropical. Cada espécie de *Ficus* é polinizada por uma ou poucas espécies de vespa (Ramírez 1970; Kjellberg et al. 2005). Nas Américas ocorrem cerca de 140 espécies de figueiras, pertencentes às seções *Americana* e *Pharmacosycea* (Berg 1989). No Brasil são conhecidas aproximadamente 60 espécies (Carauta 1989). O gênero é caracterizado por uma inflorescência globosa denominada sicônio (ou figo), no interior da qual as flores estão inseridas (Fig. 3A).

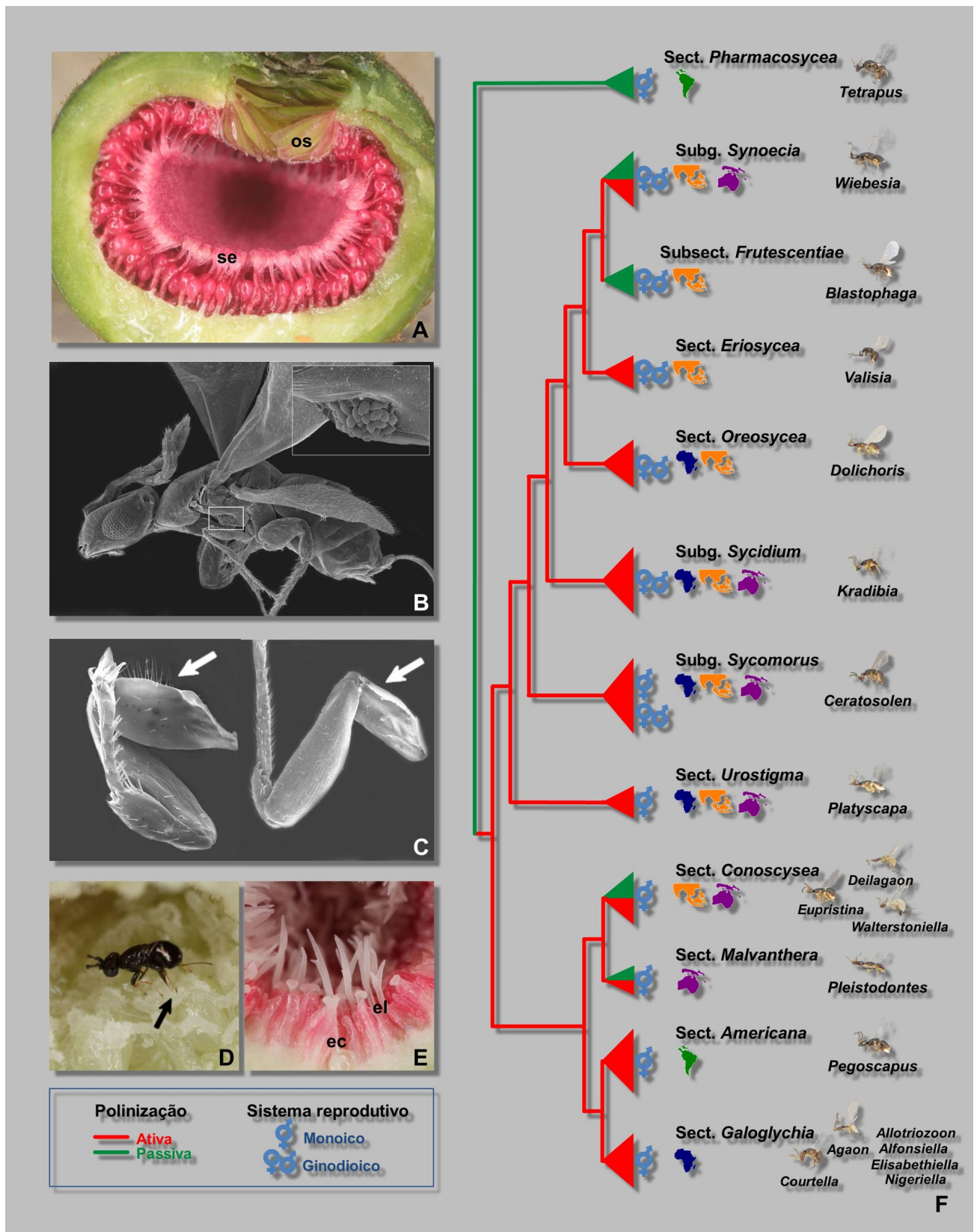


Figura 3.

Figura 3. Biologia reprodutiva e relações filogenéticas em *Ficus*. A - corte longitudinal de um sicônio de *F. benguetensis* Merr., mostrando as flores pistiladas, o sinestigma (se) e o ostíolo (os). B - fêmea polinizadora ativa de *F. pertusa* L. f. (seção *Americana*); em destaque o bolso torácico preenchido de pólen. C - perna posterior da polinizadora ativa de *F. pertusa* à esquerda, com cerdas na coxa (seta); perna posterior da polinizadora passiva de *F. maxima* Mill. (seção *Pharmacosyceae*) à direita, sem cerdas na coxa (seta). D - vespa polinizadora de *F. luschnathiana* (Miq.) Miq. (seção *Americana*) com o ovipositor inserido pelo estigma da flor (seta). E - detalhe da cavidade de um sicônio de *F. adhatodifolia* Schott ex Spreng. polinizado passivamente, mostrando flores de estilete mais longo (el) e flores de estilete mais curto (ec). F - filogenia molecular de *Ficus* incluindo representantes de todas os subgêneros e seções. O tamanho da base dos triângulos é proporcional ao número de espécies no grupo representado (modificado de Cruaud et al. 2012). Crédito das fotos: A, D-E - Finn Kjellberg; B-C - Alison G. Nazareno.

Aproximadamente metade das espécies de *Ficus* é monoica, com flores pistiladas e estaminadas no mesmo figo. As demais são estruturalmente ginodioicas, mas funcionalmente dioicas (Kjellberg et al. 2005). As flores pistiladas nas espécies monoicas são arranjadas de forma mais compacta dentro do sicônio, ficando os ovários dispostos em camadas. Como os estigmas das flores ficam mais ou menos no mesmo nível na cavidade do sicônio, as flores com ovários mais próximos à parede do figo apresentam estiletos longos e as mais próximas da cavidade do sicônio possuem estiletos mais curtos. Nas espécies funcionalmente dioicas, o arranjo das flores é menos complexo, formando uma única camada de flores (Basso-Alves et al. 2013). O mecanismo da polinização varia um pouco entre espécies monoicas e dioicas, mas apresenta características básicas em comum. Nas espécies monoicas fêmeas polinizadoras, fecundadas e carregadas de pólen, são atraídas por substâncias voláteis liberadas por sicônios receptivos (Grison-Pigé et al. 2002). As vespas adentram a

inflorescência através de uma abertura denominada ostíolo, polinizam as flores pistiladas e depositam ovos preferencialmente nos ovários das flores de estilete curto, inserindo o ovipositor através do estilete floral e posicionando o ovo exatamente entre o nucelo e o tegumento interno do ovário (Fig. 4A-B). As flores que recebem ovos formam galhas, nas quais a prole de vespas se desenvolve no lugar dos frutos. Os frutos, por sua vez, são geralmente produzidos pelas flores de estiletos mais longos. Algumas semanas depois, pouco antes do amadurecimento do sicônio, a prole de vespas completa seu desenvolvimento. Os primeiros a emergir são os machos, que são ápteros e têm suas atividades restritas ao interior do sicônio. Os machos localizam e copulam as fêmeas, que ainda estão em suas galhas. As fêmeas fecundadas emergem, coletam o pólen (em algumas espécies, as fêmeas não coletam o pólen, transportando-o passivamente sobre o corpo) e abandonam o sicônio em busca de uma árvore com sicônios receptivos (Galil & Eisikowitch 1968). Posteriormente, os sicônios completam seu amadurecimento, tornando-se atrativos para várias espécies de vertebrados frugívoros que atuam como dispersores (Shanahan et al. 2001).

As espécies funcionalmente dioicas apresentam plantas cujos figos contêm apenas flores pistiladas (planta funcionalmente feminina). Ao entrar em um figo deste tipo, a vespa deposita o pólen (ativa ou passivamente, dependendo da espécie), mas não consegue

depositar seus ovos, uma vez que essas flores possuem estiletes muito longos que impedem o acesso do ovipositor ao local adequado no ovário. Desse modo, as flores nos sicônios das plantas femininas são polinizadas por engano, pois as vespas são atraídas pela sinalização falsa de recurso. A produção de pólen, por sua vez, é realizada nas plantas funcionalmente masculinas que têm figos com os dois tipos de flores (pistiladas e estaminadas). Essas plantas, embora hermafroditas, só desempenham a função de produção de pólen, pois suas flores não produzem sementes. Os estiletes são curtos, permitindo a deposição de ovos nos ovários de todas as flores. O final do desenvolvimento da prole de vespas coincide com o amadurecimento das flores estaminadas (do modo descrito para as espécies monoicas), fazendo com que as vespas recém-emergidas transportem o pólen até outras plantas. Vale notar que parte dessas vespas encontrará árvores masculinas e terá sucesso em procriar; outra parte, no entanto, irá encontrar plantas femininas, nas quais realizará apenas polinização (Weiblen et al. 2001).

4.3.2. Dispersão do pólen e polinização

A dispersão do pólen pelas vespas de figo é uma etapa crítica da interação, pois a fase adulta desses insetos dura aproximadamente um dia (Kjellberg et al. 1988). Apesar dessa limitação temporal, as vespas polinizadoras conseguem dispersar o pólen a distâncias bastante longas para os padrões das plantas

polinizadas por insetos. De fato, dados moleculares estimam que a vespa polinizadora de *Ficus sycomorus* L. pode viajar até 160 km e polinizar flores de outra figueira da mesma espécie (Ahmed et al. 2009). Essa distância excepcional é atingida por um mecanismo de dispersão mediado pelo vento. As vespas são carregadas a longa distância pelo vento acima da copa da floresta. Ao detectar a fragrância floral específica de sua figueira hospedeira, a vespa voa ativamente em direção à árvore com figos receptivos e realiza a polinização (Compton et al. 2000; Harrison 2003). Desta forma, as figueiras evoluíram uma inovação singular de dispersão do pólen, combinando o transporte pelo vento e a quimiotaxia das vespas para superar as limitações da baixa densidade populacional na reprodução sexual.

A maioria das espécies de vespas de figo poliniza ativamente as flores, como resultado de uma combinação de adaptações morfológicas e comportamentais (Kjellberg et al. 2001). As vespas polinizadoras ativas possuem estruturas no tórax em forma de bolso que tem a função de armazenar o pólen coletado ativamente das anteras. Essas vespas possuem ainda cerdas em formato de pente nas coxas posteriores que são usadas para manipular o pólen no processo de coleta (Fig. 3B-C). Ao entrar em um figo com flores receptivas, as polinizadoras usam as pernas posteriores para retirar o pólen dos bolsos torácicos e depositá-lo sobre os estigmas florais. Na sequência, a vespa insere o ovipositor através do estilete (Fig. 3D) e

deposita um ovo no ovário da flor (Kjellberg et al. 2001). A polinizadora geralmente deposita ovos nas flores que polinizou, fazendo com que se desenvolvam em galhas. A produção de sementes nas figueiras monoicas, por sua vez, ocorre em flores de estiletes mais longos, nas quais a vespa evita depositar ovos (Anstett 2001), ou nas flores próximas, devido ao comportamento dos tubos polínicos que, no decorrer do seu crescimento, atingem flores vizinhas (Jousselin & Kjellberg 2001). Este comportamento é facilitado pelo arranjo espacial dos estigmas nos sicônios polinizados ativamente, que formam uma plataforma mais ou menos coesa (sinestigma). Assim, sugere-se que o sinestigma evoluiu pela pressão do comportamento de oviposição das vespas polinizadoras ativas (Jousselin & Kjellberg 2001).

Cerca de um terço das espécies de vespas de figo, no entanto, polinizam as flores passivamente, não apresentando tais adaptações morfológicas e comportamentais (Fig. 3C). O número de flores estaminadas é maior nas espécies polinizadas passivamente, fazendo com que o pólen se espalhe por todo o interior do sicônio e recubra o corpo das vespas ao emergirem de suas galhas. Essa diferença é percebida na razão antera:óvulo dos sicônios, sendo em média 0,6 nas espécies de polinização passiva e 0,08 nas espécies de polinização ativa (Kjellberg et al. 2001). A produção de vespas e sementes nos sicônios de espécies monoicas polinizadas passivamente é determinada pela especialização morfológica dos estiletes e estigmas

das flores, como ocorre em espécies da seção *Pharmacosycea* (Jousselin et al. 2004). As flores de estilete mais curto, cujos ovários ficam mais próximos ao lúmen do sicônio, têm estigma plano e são preferencialmente usadas pelas vespas para deposição de ovos, ao passo que as flores de estilete mais longo (ovários mais próximos à parede do figo) são preferencialmente polinizadas e mais especializadas na produção de sementes. Essas flores apresentam estigma bifurcado, com ramos alongados que se projetam como pincel no interior do figo (Fig. 3E), facilitando a transferência passiva do pólen do corpo da vespa para a superfície estigmática (Jousselin et al. 2004).

4.3.3. Custos da polinização

Local para oviposição é, em muitos casos, um recurso de custo relativamente elevado para a planta, principalmente em *Ficus* e *Yucca*, cujas plantas oferecem ovários para o desenvolvimento da prole do polinizador (Dufaÿ & Anstett 2003). O custo para a planta nesses sistemas afeta mais diretamente seu sucesso reprodutivo, pois o desenvolvimento da prole do polinizador ocorre às custas de ovários que potencialmente gerariam sementes. Quanto ao polinizador, seu custo na interação pode ser alto, se envolver investimento em comportamentos especializados, tal qual nas polinizadoras ativas. Questiona-se como o comportamento ativo de polinização evoluiu e se mantém na maioria das espécies de vespas

de figo, uma vez que a polinização passiva não envolveria custos relacionados à coleta e deposição de pólen. A resposta está provavelmente na qualidade do recurso para desenvolvimento da prole. Estudos experimentais em figueiras polinizadas ativamente demonstraram que a mortalidade larval das vespas é maior em sicônios não polinizados (Jousselin et al. 2003a; Tarachai et al. 2008). Um estudo do desenvolvimento da larva e da galha de uma espécie polinizada ativamente (*Ficus citrifolia* Mill.) revelou o mecanismo que favorece o desenvolvimento larval do polinizador *Pegoscapus* sp. em flores polinizadas (Jansen-Gonzalez et al. 2012). Ao longo do desenvolvimento da galha a larva de *Pegoscapus* sp. apresenta duas estratégias alimentares contrastantes. As larvas, nos dois primeiros estágios de desenvolvimento, comportam-se como parasitas do ovário da flor, permanecendo próximos ao local de deposição do ovo (perto da entrada do canal estilar), alimentando-se do nucelo (Fig. 4A-B). Na transição do segundo para o terceiro estágio, a larva migra para a região micropilar, onde o embrião da planta estava localizado, e passa a se alimentar do endosperma hipertrofiado (Fig. 5A-B). Nessa fase o embrião da planta desaparece, sendo provavelmente consumido pela larva. Assim, larvas de vespas que polinizam ativamente parecem depender da embriogênese da planta, em particular do endosperma resultante da fertilização. Isso explicaria porque a polinização seria pré-requisito para a produção

de galhas de alta qualidade nutricional (Jansen-Gonzalez et al. 2012).

4.3.4. Evolução do mutualismo *Ficus*-vespas

Além da discussão sobre os custos e benefícios dos mecanismos ativo e passivo de polinização, a própria evolução e manutenção do mutualismo *Ficus*-vespa tem sido assunto de debate pelos biólogos. O desenvolvimento de técnicas de reconstrução filogenética baseadas em dados moleculares no final do século XX possibilitou a investigação formal dos processos evolutivos nesse mutualismo, especificamente na tentativa de responder se a interação *Ficus*-vespas polinizadora surgiu por meio de processos co-evolutivos (Lopez-Vaamonde et al. 2001; Machado et al. 2001; Jousselin et al. 2003b; Weiblen 2004). A comparação de filogenias de espécies de *Ficus* e de suas vespas polinizadoras revelou algumas incongruências em ramos terminais e no tempo de divergência nos dois grupos, não apoiando, assim, a hipótese de co-evolução *sensu stricto*. No entanto, em nível mais amplo, existe boa correspondência na divergência dos gêneros de vespas polinizadoras e seções ou subseções de *Ficus*, sugerindo que planta e inseto codiversificaram (Cruaud et al. 2012; Fig 3F). De fato, cada seção de *Ficus* é, em geral, polinizada por um gênero particular de Agaonidae (Fig. 3F). Evidências múltiplas (biogeografia, padrões de diversificação e registros fósseis) apontam que as figueiras e as vespas de figo tiveram origem na Eurásia há

aproximadamente 75 milhões de anos e, posteriormente, dispersaram-se e codiversificaram em outros continentes, representando assim o único caso conhecido de codiversificação a longo prazo em uma interação planta-inseto (Cruaud et al. 2012). A diversificação das figueiras hemi-epífitas (subgênero *Urostigma*) ilustra bem o cenário de codiversificação do gênero. O ancestral das figueiras hemi-epífitas surgiu provavelmente há 50 milhões de anos durante um período de aquecimento global. Um clado, provavelmente ocorrendo na Eurásia, dispersou-se para a Índia e o sudeste asiático, originando a seção *Conosycea*, e para a Australásia para formar a seção *Malvanthera* há aproximadamente 50-43 milhões de anos. Outro clado teria se dispersado para a África, originando a seção *Galoglychia*, e para a América do Sul, formando a seção *Americana*, há cerca de 38-32 milhões de anos. Atualmente cada continente tropical tem sua própria radiação de figueiras hemi-epífitas (Cruaud et al. 2012). A codiversificação no mutualismo planta e inseto abriu novas oportunidades evolutivas, influenciando outros grupos de organismos, tornando importante o papel das figueiras no funcionamento de ecossistemas tropicais, por fornecerem alimento e abrigo a quase todas as classes de animais terrestres (por exemplo, aves, mamíferos, répteis, insetos, ácaros e nematóides).

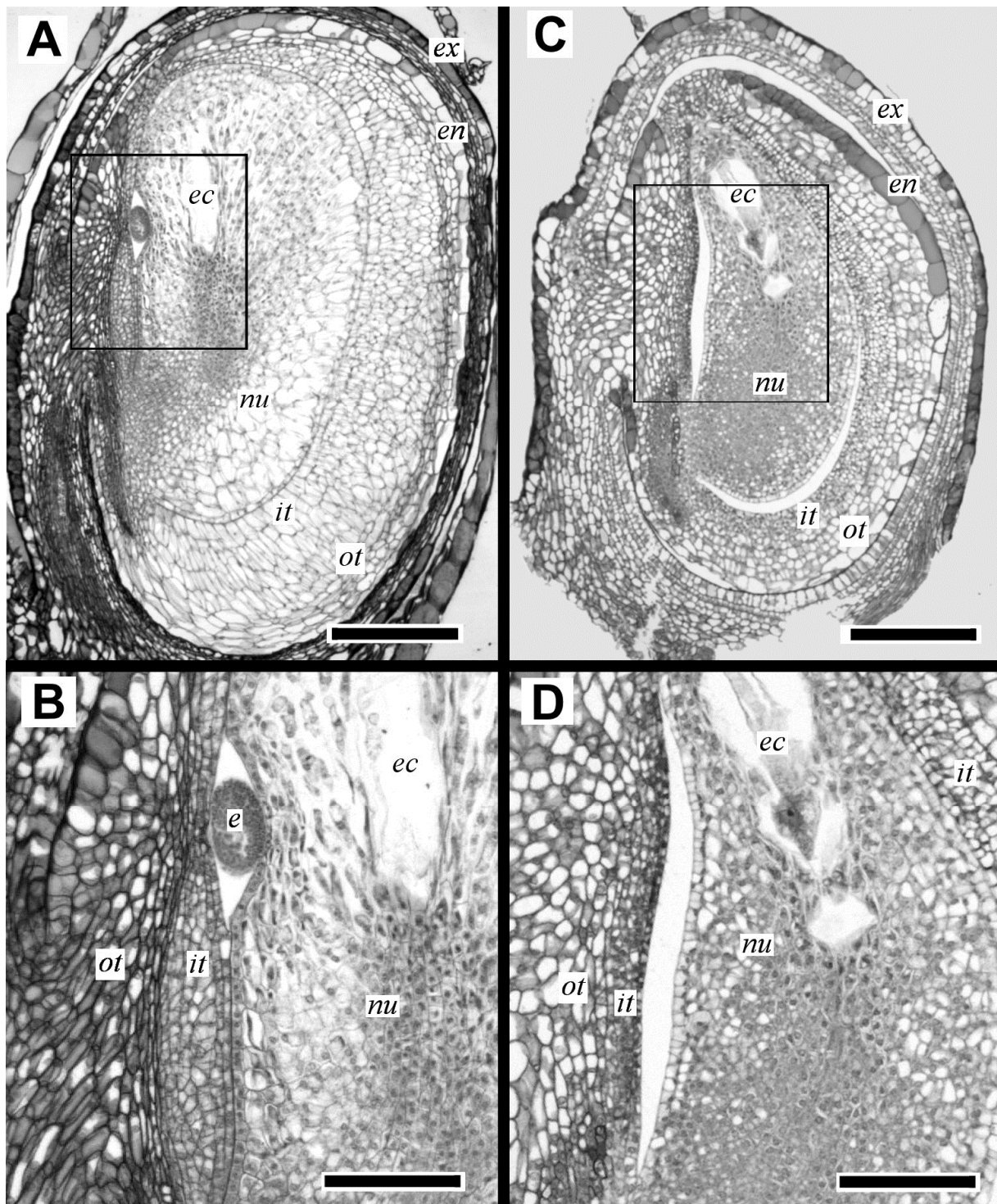


Figura 4. Seções longitudinais de estágios iniciais de galhas e sementes de *Ficus citrifolia*. A - Visão geral da galha. B - Detalhe mostrando o ovo entre o nucelo e tegumento interno; C - Visão geral da semente de mesma idade que as seções A-B. D - Detalhe da região delimitada em C. *e* = ovo, *ec* = cavidade embrionária, *en* = endocarpo, *ex* = exocarpo, *it* = tegumento interno, *nu* = nucelo, *ot* = tegumento externo. Escalas: A, C = 0,2 mm; B, D = 0,1 mm. Imagens extraídas de Jansen-Gonzalez et al. (2012).

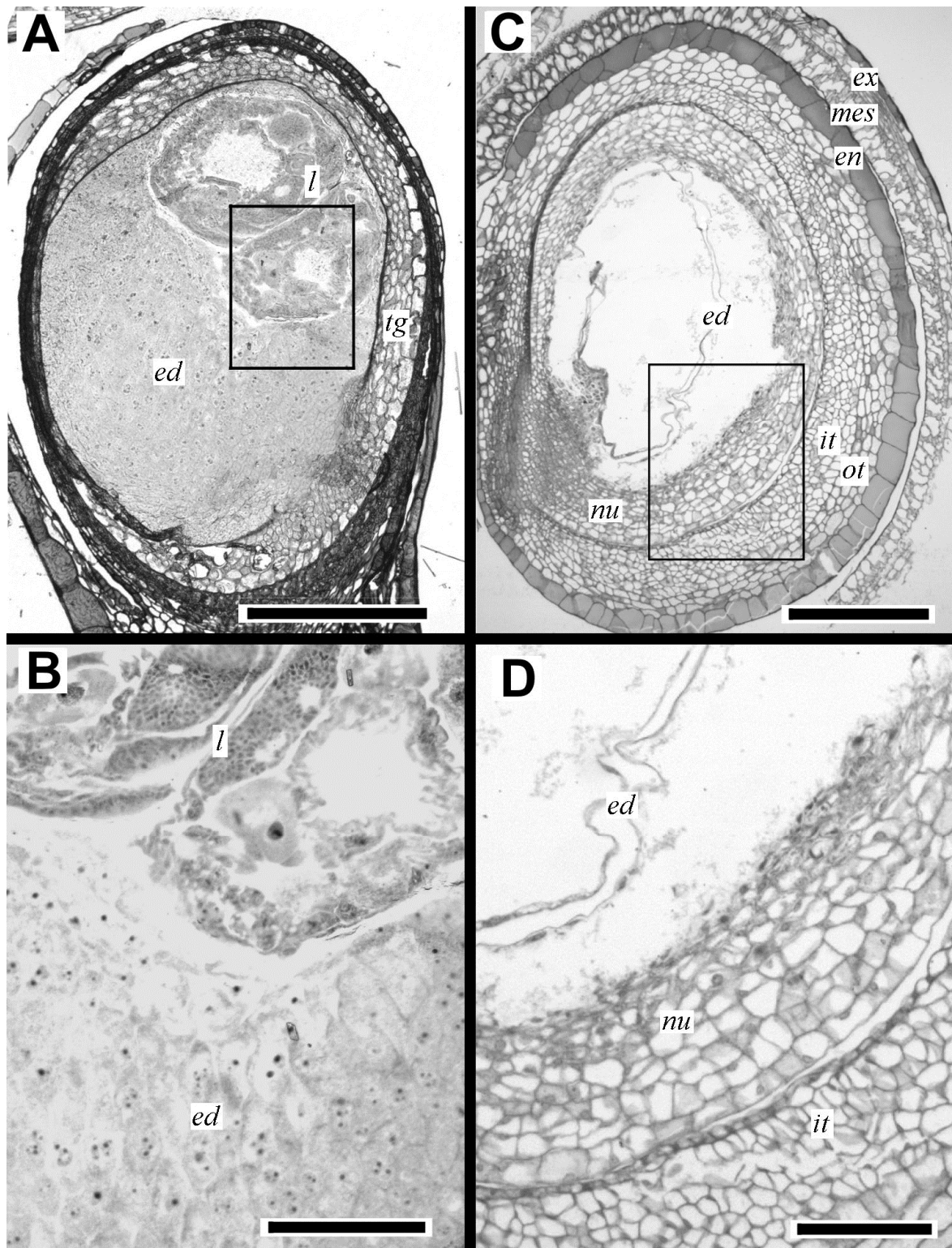


Figura 5. Seções longitudinais de estágios avançados de galhas e sementes de *Ficus citrifolia*. A - galha com larva de 3º instar e endosperma hipertrofiado. B - Detalhe mostrando a larva e o endosperma hipertrofiado. C - semente de mesma idade que a seção A. D - Detalhe da região delimitada em C. *ed* = endosperma, *en* = endocarpo, *ex* = exocarpo, *it* = tegumento interno, *l* = larva, *mes* = mesoderme, *nu* = nucelo, *ot* = tegumento externo. Escalas: A e C = 0,5 mm; B e D = 0,05 mm. Imagens extraídas de Jansen-Gonzalez et al. (2012).

5. Conclusões

As vespas se destacam por participar de uma grande diversidade de mecanismos de polinização, desempenhando um papel importante na reprodução de muitas espécies de plantas. Para fins didáticos as vespas polinizadoras podem ser classificadas em polinizadores generalistas, polinizadores especializados em plantas sem recursos (polinização por engano) e polinizadores especializados em plantas com recursos. As recompensas ao polinizador, quando ofertadas, é o néctar para alimentação do inseto adulto, o néctar e pólen para alimentação da prole (vespas de pólen) ou o local para desenvolvimento da prole (vespas de figo). Nos sistemas de polinização mais especializados, as plantas parecem explorar a capacidade olfativa bem desenvolvida nas vespas, por meio de fragrâncias florais atrativas à longa distância. A polinização das figueiras por vespas Agaonidae representa um caso extremo de codiversificação planta-polinizador, a qual teve origem há aproximadamente 75 milhões de anos na Eurásia. Essa interação apresenta uma inovação singular de dispersão do pólen (transporte pelo vento + quimiotaxia das vespas), que certamente abriu oportunidades evolutivas, fazendo com que as figueiras se dispersassem excepcionalmente por todos os continentes.

6. Referências Bibliográficas

- Ahmed, S.; Compton, S.G.; Butlin, R.K. & Gilmartin, P.M. 2009. Wind-borne insects mediate directional pollen transfer between desert fig trees 160 kilometers apart. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 106: 20342-20347.
- Alves-Silva, E.; Barônio, G.J.; Torezan-Silingardi, H.M. & Del-Claro, K. 2013. Foraging behavior of *Brachygastra lecheguana* (Hymenoptera: Vespidae) on *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae): extrafloral nectar consumption and herbivore predation in a tending ant system. **Entomological Science** 16: 162-169.
- Anstett, M.C. 2001. Unbeatable strategy, constraint and coevolution, or how to resolve evolutionary conflicts: the case of the fig/wasp mutualism. **Oikos** 95: 476-484.
- Antonini, Y.; Souza, H.G.; Jacobi, C.M. & Mury, F.B. 2005. Richness and behavior of insect visitors of *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae), at a ferruginous field, Ouro Preto, MG, Brazil. **Neotropical Entomology** 34: 555-564.
- Baker, H.G. 1986. Yuccas and yucca moths-A historical commentary. **Annals of the Missouri Botanical Garden** 73: 556-564.
- Barros, M.G. 1998. Sistemas reprodutivos e polinização em espécies simpátricas de *Erythroxylum* P. Br. (Erythroxylaceae) do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 21: 159-166.
- Basso-Alves, J.P.; Pereira, R.A.S.; Peng, Y.Q. & Teixeira, S.P. 2013. Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). **Acta Oecologica** In press.

- Berg, C.C. 1989. Classification and distribution of *Ficus*. **Experientia (Basel) 45**: 605-611.
- Brodmann, J.; Twele, R.; Francke, W.; Holzler, G.; Zhang, Q.H. & Ayasse, M. 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. **Current Biology 18**: 740-744.
- Brodmann, J.; Twele, R.; Francke, W.; Luo, Y.B.; Song, X.Q. & Ayasse, M. 2009. Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination. **Current Biology 19**: 1368-1372.
- Carauta, J.P.P. 1989. *Ficus* (Moraceae) no Brasil: conservação e taxonomia. **Albertoa 2**: 1-365.
- Cheng, J.; Shi, J.; Shanguan, F.Z.; Dafni, A.; Deng, Z.H. & Luo, Y.B. 2009. The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata* (Orchidaceae), by female *Vespula* wasps. **Annals of Botany 104**: 565-571.
- Ciotek, L.; Giorgis, P.; Benitez-Vieyra, S. & Cocucci, A.A. 2006. First confirmed case of pseudocopulation in terrestrial orchids of South America: pollination of *Geoblasta pennicillata* (Orchidaceae) by *Campsomeris bistrimacula* (Hymenoptera, Scoliidae). **Flora 201**: 365-369.
- Clemente, M.A.; Lange, D.; Del-Claro, K.; Prezoto, F.; Campos, N.R. & Barbosa, B.C. 2012. Flower-visiting social wasps and plants interaction: network pattern and environmental complexity. **Psyche 2012**: ID 478431, 10 pages.
- Compton, S.G.; Ellwood, M.D.F.; Davis, A.J. & Welch, K. 2000. The flight heights of chalcid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) in a lowland bornean rain forest: Fig wasps are the high fliers. **Biotropica 32**: 515-522.

- Coombs, G.; Peter, C.I. & Johnson, S.D. 2009. A test for Allee effects in the self-incompatible wasp-pollinated milkweed *Gomphocarpus physocarpus*. **Austral Ecology** 34: 688-697.
- Cruaud, A.; Ronsted, N.; Chantarasuwan, B.; Chou, L.S.; Clement, W.L.; Couloux, A.; Cousins, B.; Genson, G.; Harrison, R.D.; Hanson, P.E.; Hossaert-McKey, M.; Jabbour-Zahab, R.; Jouselin, E.; Kerdelhué, C.; Kjellberg, F.; Lopez-Vaamonde, C.; Peebles, J.; Peng, Y.Q.; Pereira, R.A.S.; Schramm, T.; Ubaidillah, R.; van Noort, S.; Weiblen, G.D.; Yang, D.R.; Yodpinyanee, A.; Libeskind-Hadas, R.; Cook, J.M.; Rasplus, J.Y. & Savolainen, V. 2012. An extreme case of plant-insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps. **Systematic Biology** 61: 1029-1047.
- Danforth, B.N.; Sipes, S.; Fang, J. & Brady, S.G. 2006. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 103: 15118-15123.
- Dufaÿ, M. & Anstett, M.C. 2003. Conflicts between plants and pollinators that reproduce within inflorescences: evolutionary variations on a theme. **Oikos** 100: 3-14.
- Fægri K., and L. van der Pijl. 1979. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press. Oxford, 244pp.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1968. On the pollination ecology of *Ficus Sycomorus* in east Africa. **Ecology** 49: 259-269.
- Gaskett, A.C. 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. **Biological Reviews** 86: 33-75.
- Gaskett, A.C. 2012. Floral shape mimicry and variation in sexually deceptive orchids with a shared pollinator. **Biological Journal of the Linnean Society** 106: 469-481.

- Gess, S.K. 1992. Biogeography of the masarine wasps (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae), with particular emphasis on the southern African taxa and on correlations between masarine and forage plant distributions. **Journal of Biogeography** 19: 491-503.
- Gess S. K. 1996. **The pollen wasps: ecology and natural history of the Masarinae**. Harvard University Press. Cambridge, 340pp.
- Gess, S.K. & Gess, F.W. 2004. Distributions of flower associations of pollen wasps (Vespidae: Masarinae) in southern Africa. **Journal of Arid Environments** 57: 17-44.
- Gess S. K., and F. W. Gess. 2010. **Pollen wasps and flowers in southern Africa**. SANBI Biodiversity Series 18. South African National Biodiversity Institute. Pretoria, 147pp.
- Gess, S.K.; Gess, F.W. & Gess, R.W. 1997. Update on the flower associations of southern African Masarinae with notes on the nesting of *Masarina strucki* Gess and *Celonites gariensis* Gess (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae) in southern Africa. **Journal of Hymenoptera Research** 6: 75-91.
- Grison-Pigé, L.; Hossaert-Mckey, M.; Greeff, J.M. & Bessiere, J.M. 2002. Fig volatile compounds - a first comparative study. **Phytochemistry** 61: 61-71.
- Harrison, R.D. 2003. Fig wasp dispersal and the stability of a keystone plant resource in Borneo. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences** 270: S76-S79.
- Hermes, M.G. & Garcete-Barrett, B.R. 2009. Revisiting the Brazilian fauna of masarine wasps: new records, an illustrated key to species and a description of the male of *Trimeria rubra* Hermes & Melo (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). **Zootaxa** 2162: 24-36.

- Hermes, M.G. & Köhler, A. 2006. The flower-visiting social wasps (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) in two areas of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 50: 268-274.
- Horsburgh, M.; Semple, J.C. & Kevan, P.G. 2011. Relative pollinator effectiveness of insect floral visitors to two sympatric species of wild aster: *Symphiotrichum lanceolatum* (Willd.) Nesom and *S. lateriflorum* (L.) Love & Love (Asteraceae: Astereae). **Rhodora** 113: 64-86.
- Jacobs, J.H.; Clark, S.J.; Denholm, I.; Goulson, D.; Stoate, C. & Osborne, J.L. 2010. Pollinator effectiveness and fruit set in common ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). **Arthropod-Plant Interactions** 4: 19-28.
- Jansen-Gonzalez, S.; Teixeira, S.P. & Pereira, R.A.S. 2012. Mutualism from the inside: coordinated development of plant and insect in an active pollinating fig wasp. **Arthropod-Plant Interactions** 6: 601-609.
- Jersáková, J.; Johnson, S.D. & Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. **Biological Reviews** 81: 219-235.
- Johnson, S.D. 2005. Specialized pollination by spider-hunting wasps in the African orchid *Disa sankeyi*. **Plant Systematics and Evolution** 251: 153-160.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology and Evolution** 15: 140-143.
- Jousselin, E.; Hossaert-Mckey, M.; Herre, E.A. & Kjellberg, F. 2003a. Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs? **Oecologia** 134: 381-387.

- Jousselin, E. & Kjellberg, F. 2001. The functional implications of active and passive pollination in dioecious figs. **Ecology Letters** 4: 151-158.
- Jousselin, E.; Kjellberg, F. & Herre, E.A. 2004. Flower specialization in a passively pollinated monoecious fig: A question of style and stigma? **International Journal of Plant Sciences** 165: 587-593.
- Jousselin, E.; Rasplus, J.Y. & Kjellberg, F. 2003b. Convergence and coevolution in a mutualism: evidence from a molecular phylogeny of *Ficus*. **Evolution** 57: 1255-1269.
- Kjellberg, F.; Doumesche, B. & Bronstein, J.L. 1988. Longevity of a fig wasp (*Blastophaga psenes*). **Proceedings Of The Koninklijke Nederlandse Akademie Van Wetenschappen Series C Biological And Medical Sciences** 91: 117-122.
- Kjellberg, F.; Jousselin, E.; Bronstein, J.L.; Patel, A.; Yokoyama, J. & Rasplus, J.Y. 2001. Pollination mode in fig wasps: the predictive power of correlated traits. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences** 268: 1113-1121.
- Kjellberg, F.; Jousselin, E.; Hossaert-Mckey, M. & Rasplus, J.Y. 2005. Biology, ecology and evolution of fig-pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae). Pp. 539-571. In: A. Raman; C.W. Schaefer & T.M. Withers (ed.). **Biology, ecology and evolution of gall-inducing arthropods**. New Hampshire. Science publishers, Inc., 571. pp.
- Lopez-Vaamonde, C.; Rasplus, J.Y.; Weiblen, G.D. & Cook, J.M. 2001. Molecular phylogenies of fig wasps: partial cocladogenesis of pollinators and parasites. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 21: 55-71.

- Machado, C.A.; Jouselin, E.; Kjellberg, F.; Compton, S.G. & Herre, E.A. 2001. Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences** 268: 685-694.
- Mechi, M.R. 1999. Activity cycle of the pollen wasp, *Trimeria howardi* (Hymenoptera: Vespidae) in Southeastern Brasil. **Revista de Biologia Tropical** 47: 939-948.
- Mello, M.A.R.; Santos, G.M.D.; Mechi, M.R. & Hermes, M.G. 2011. High generalization in flower-visiting networks of social wasps. **Acta Oecologica-International Journal of Ecology** 37: 37-42.
- Momose, K. & Inoue, T. 1993. Pollination and factors limiting fruit-set of chasmogamous flowers of an amphicarpic annual, *Polygonum thunbergii* (Polygonaceae). **Researches on Population Ecology** 35: 79-93.
- Nazarov, V.V. 1995. Poillation of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea. **Lindleyana** 10: 109-114.
- O'Neill K. M. 2001. **Solitary wasps: behavior and natural history.** Cornell University Press. Ithaca, 406pp.
- Proctor M., P. Yeo, and A. Lack. 1996. **The natural history of pollination.** Collins. London, 479pp.
- Ramírez B., W. 1970. Host specificity of fig wasps (Agaonidae). **Evolution** 24: 680-691.
- Renner, S.S. 2006. Rewardless flowers in the angiosperms and the role of insect cognition in their evolution. Pp. 123-144. In: N.M. Waser & J. Olerton (ed.). **Plant-pollinator interactions: from**

- specialization to generalization.** Chicago. University of Chicago Press, 144. pp.
- Richter, M.R. 2000. Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) foraging behavior. **Annual Review of Entomology** 45: 121-150.
- Robertson, I.C. & Klemash, D. 2003. Insect mediated pollination in slickspot peppergrass, *Lepidium papilliferum* L. (Brassicaceae), and its implications for population viability. **Western North American Naturalist** 63: 333-342.
- Santos, G.M.D.; Aguiar, C.M.L. & Mello, M.A.R. 2010. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. **Apidologie** 41: 466-475.
- Schiestl, F.P. 2004. Floral evolution and pollinator mate choice in a sexually deceptive orchid. **Journal of Evolutionary Biology** 17: 67-75.
- Schiestl, F.P. & Peakall, R. 2005. Two orchids attract different pollinators with the same floral odour compound: ecological and evolutionary implications. **Functional Ecology** 19: 674-680.
- Schowater T. D. 2000. **Insect ecology: an ecosystem approach.** Academic Press. San Diego, 572pp.
- Shanahan, M.; So, S.; Compton, S.G. & Corlett, R.T. 2001. Fig-eating by vertebrate frugivores: a global review. **Biological Review** 76: 529-572.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2006. Specialized pollination by large spider-hunting wasps and self-incompatibility in the African milkweed *Pachycarpus asperifolius*. **International Journal of Plant Sciences** 167: 1177-1186.

- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2009a. A key role for floral scent in a wasp-pollination system in *Eucomis* (Hyacinthaceae). **Annals of Botany** 103: 715-725.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2009b. Specialized pollination in the African milkweed *Xysmalobium orbiculare*: a key role for floral scent in the attraction of spider-hunting wasps. **Plant Systematics and Evolution** 280: 37-44.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2009c. The importance of scent and nectar filters in a specialized wasp-pollination system. **Functional Ecology** 23: 931-940.
- Shuttleworth, A. & Johnson, S.D. 2012. The *Hemipepsis* wasp-pollination system in South Africa: a comparative analysis of trait convergence in a highly specialized plant guild. **Botanical Journal of the Linnean Society** 168: 278-299.
- Somavilla, A. & Köhler, A. 2012. Preferência floral de vespas (Hymenoptera, Vespidae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **EntomoBrasilis** 5: 21-28.
- Sühs, R.B.; Somavilla, A.; Köhler, A. & Putzke, J. 2009. Vespídeos (Hymenoptera, Vespidae) vetores de pólen de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), Santa Cruz do Sul, RS, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências** 7: 138-143.
- Tarachai, Y.; Compton, S.G. & Trisonthi, C. 2008. The benefits of pollination for a fig wasp. **Symbiosis** 45: 29-32.
- Tooker, J.F. & Hanks, L.M. 2000. Flowering plant hosts of adult Hymenopteran parasitoids of central Illinois. **Annals of the Entomological Society of America** 93: 580-588.

- Torezan-Silingardi, H.M. 2011. Predatory behavior of *Pachodynerus brevithorax* (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) on endophytic herbivore beetles in the Brazilian Tropical Savanna. **Sociobiology** 57: 181-189.
- Vieira, M.F. & Shepherd, G.J. 1999. Pollinators of *Oxypetalum* (Asclepiadaceae) in Southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Biologia** 59: 693-704.
- Weiblen, G.D. 2002. How to be a fig wasp. **Annual Review of Entomology** 47: 299-330.
- Weiblen, G.D. 2004. Correlated evolution in fig pollination. **Systematic Biology** 53: 128-139.
- Weiblen, G.D.; Yu, D.W. & West, S.A. 2001. Pollination and parasitism in functionally dioecious figs. **Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences** 268: 651-659.
- Wiesenborn, W.D.; Heydon, S.L. & Lorenzen, K. 2008. Pollen loads on adult insects from tamarisk flowers and inferences about larval habitats at Topock Marsh, Arizona. **Journal of the Kansas Entomological Society** 81: 50-60.