

MUTUALISMOS EXTREMOS DE POLINIZAÇÃO: HISTÓRIA NATURAL E TENDÊNCIAS EVOLUTIVAS

André Rodrigo Rech^{1} & Vinicius Lourenço Garcia de Brito²*

¹ Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Laboratório de Biossistemática, Programa de Pós-Graduação em Ecologia. Rua Monteiro Lobato - 970, Caixa Postal: 6190 - CEP: 13083-970.

² Universidade Estadual de Campinas (Unicamp), Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Vegetal, Laboratório de Biossistemática, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. Rua Monteiro Lobato - 970, Caixa Postal: 6190 - CEP: 13083-970.

E-mails: andrerodrigorech@gmail.com, viniciusduartina@gmail.com

RESUMO

Relações mutualísticas estão difundidas em todos os ecossistemas e cada vez mais têm sido consideradas importantes na geração e manutenção da diversidade em diferentes ambientes. Nessa revisão buscamos debater especialização e evolução de sistemas de polinização no contexto da teoria acerca de mutualismos. Ilustramos essa discussão com quatro dos mais estudados exemplos de sistemas de polinização especializados. O conceito de mutualismo mudou ao longo da história e, atualmente, entende-se que sejam relações de exploração que provêm benefícios aos interagentes. Dentro desta perspectiva, podemos separar as interações mutualísticas em duas categorias: (1) facultativas - quando não há dependência exclusiva entre as espécies e (2) obrigatórias - quando os interagentes não sobrevivem na ausência da interação. Algumas interações mutualísticas obrigatórias parecem apresentar um alto grau de especialização e exclusividade entre as partes, sendo esses casos denominados como mutualismos extremos. Apresentamos quatro casos conhecidos de mutualismos de polinização aparentemente extremos: (I) as flores com corolas longas e as mariposas da família Sphingidae, (II) as figueiras e as vespas-do-figo, (III) as yuccas e as mariposas-da-yucca, e (IV) os machos de abelhas Euglossini e orquídeas. Em seguida, discutimos os possíveis processos evolutivos que determinam o cenário atual destas relações especializadas. Embora possam existir casos em que as relações de mutualismos de polinização são altamente especializadas e espécie-específicas, em geral, nos exemplos discutidos, essas relações parecem evoluir sob pressões de seleção difusas. Esse padrão conduz a formação de grupos funcionais que, apesar de serem vitalmente dependentes da relação, podem ter seus componentes variando no tempo e no espaço. Por fim, apontamos que futuros estudos com mutualismos de polinização devem considerar qual a escala (espacial e temporal) e o contexto investigado, o que significa explicitar se está sendo utilizado um ponto de vista taxonômico, funcional, evolutivo, ou uma combinação deles.

Palavras-chave: especialização; coevolução; adaptação; polinizadores.

ABSTRACT

EXTREME POLLINATION MUTUALISMS: NATURAL HISTORY AND EVOLUTIONARY TRENDS. Mutualistic interactions are spread in all ecosystems and are being increasingly regarded important in creating and maintaining the biodiversity in different environments. Our revision aims to discuss about specialization and evolution in pollination systems in the context of mutualism theory. We illustrate this discussion with four of the most well-studied examples of specialized pollination. The concept of mutualism has changed through history, being nowadays considered as an exploitation relationship with net benefits to all interacting species. In this scenario, the mutualistic interactions can be grouped into two categories: (1) facultative - when there is no exclusive dependence between species; and (2) obligatory - when the interacting species cannot survive outside of the relationship. Some interactions under the obligatory mutualism seem to have high degree of specialization and exclusivity between partners, being called extreme mutualisms. Here, we discuss the following potentially extreme pollination mutualism: (I) long corolla flowers and the hawk moths of Sphingidae family, (II) figs and fig-wasps, (III) yuccas and yucca-moths, and (IV) males

of Euglossini bees and orchids. Then, we discuss the underlying possible evolutionary process leading to the current scenario of such specialized relationships is presented. Although some high specialized species-specific pollination interaction can potently exist, in general, in the discussed examples, these relationships seem to have evolved under diffuse selection pressure. Such pattern lead to functional group formation that, although highly dependent on the interaction allow its components to vary across time and space. Finally, we suggest that further studies on pollination mutualistic interactions should consider scales (space and time) and the context investigated, which mean whether they are using a taxonomic, functional or evolutionary point of view, or even a combination of them.

Keywords: specialization; co-evolution; adaptation; pollinators.

RESUMEN

MUTUALISMOS EXTREMOS DE POLINIZACIÓN: HISTORIA NATURAL Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS. Las relaciones mutualistas están difundidas en todos los ecosistemas y su importancia está siendo cada vez más considerada en la generación y manutención de la biodiversidad en distintos ambientes. El objetivo de esta revisión es discutir sobre la especialización y evolución de los sistemas de polinización en el contexto de la teoría del mutualismo. Esta discusión fue ilustrada con cuatro de los ejemplos de polinización especializada mejor estudiados. El concepto de mutualismo ha cambiado a lo largo de la historia y actualmente es considerada como una relación de explotación con beneficios netos para las especies interactuantes. En este contexto, las interacciones mutualistas pueden ser agrupadas en dos categorías: (1) facultativas - cuando no hay dependencia exclusiva entre las especies y (2) obligatorias - cuando las especies interactuantes no pueden vivir por fuera de la relación. Algunas interacciones en el mutualismo obligatorio parecen tener un alto grado de especialización y exclusividad entre las partes, siendo estos casos denominados como mutualismos extremos. Se discutieron cuatro casos de polinización aparentemente extremos: (I) flores con corolas alargadas y las mariposas de la familia Sphingidae, (II) el higo y las avispas del higo, (III) las yucas y las polillas de las yucas, y (IV) los machos de las abejas Euglossini y las orquídeas. Posteriormente se discutieron los posibles escenarios evolutivos que conllevaron a los escenarios actuales de tales relaciones especializadas. Aunque pueden existir casos en los que las relaciones mutualistas de polinización sean altamente especializadas y especie-específicas, en general, en los ejemplos discutidos esas relaciones parecen haber evolucionado bajo el efecto de presiones de selección difusas. Ese patrón conduce a la formación de grupos funcionales que, a pesar de depender vitalmente de la relación, permite la posibilidad de la variación de sus componentes espacial y temporalmente. Finalmente se sugirió que los futuros estudios de polinización mutualista deban considerar tanto las escalas (espaciales y temporales) como el contexto investigado, lo cual significa hacer explícito si se está usando un punto de vista taxonómico, funcional, evolutivo o una combinación de los anteriores.

Palabras clave: especialización; co-evolución; adaptación; polinizadores.

INTRODUÇÃO

“Os casos de mutualismos representam uma das interações biológicas mais influentes, com consequências fundamentais para a evolução e a manutenção da diversidade biológica” (Machado *et al.* 2005, p. 6558). Essa frase, que abre o artigo de Machado *et al.* (2005), resume a dimensão que os estudos sobre os mutualismos e sua evolução têm alcançado. Porém, percebe-se uma nítida desigualdade entre a atenção dada ao estudo dos casos de mutualismo frente ao extenso corpo de trabalhos acerca de competição e predação durante o século vinte

(Bronstein 1994). No início da década de 1970 houve quem afirmasse que as relações mutualísticas não teriam relevância na estabilização das comunidades biológicas (May 1973). Entretanto, ainda naquela mesma década percebeu-se que a importância dos mutualismos estava sendo subestimada (Colwell & Fuentes 1975). Hoje se pode afirmar que mutualismos são onipresentes e geralmente dominantes nas relações ecológicas, influenciando profundamente os níveis de sua organização (Herre *et al.* 1999). Os exemplos vão desde algas que interagem com corais construtores de recifes até a diversa gama de polinizadores envolvidos na reprodução de plantas.

Além disso, mutualismos são centrais na organização da biodiversidade da Terra. Sem a interação ancestral, através da qual a mitocôndria e o cloroplasto tornaram-se endossimbiontes celulares, a estrutura fundamental da diversidade terrestre seria muito diferente; sem a associação das plantas aos líquens, micorrizas e rizóbios, talvez estas nunca tivessem colonizado o ambiente terrestre; sem a assembléia microbiótica instalada no trato digestivo de diversos herbívoros, todas as cadeias tróficas hoje conhecidas poderiam ter sua existência profundamente afetada; sem a interação entre plantas e seus polinizadores e dispersores, ambos os grupos estariam seriamente comprometidos (Thompson 2005). A lista de exemplos de mutualismos centrais para a organização de comunidades abarca todos os Reinos e Filos, e permeia toda a biosfera (Douglas & Raven 2003). Porém, ainda há uma forte deficiência na construção de uma teoria geral acerca desse processo, mesmo que atualmente o papel fundamental dos mutualismos no funcionamento dos ecossistemas seja amplamente reconhecido (Bronstein 1994).

Entre os estudos desenvolvidos com relações mutualísticas, encontram-se aqueles que debatem as relações em que os interagentes apresentam alta especialização em alguns aspectos dessa relação. O campo teórico acerca dessas discussões continua produtivo, com os assim chamados mutualismos extremos, apresentando-se como uma área aberta e desafiadora para os estudiosos da evolução. Se considerássemos somente os mecanismos de interações mutualísticas como objeto de uma ecologia puramente descritiva, ainda teríamos uma vasta gama de relações em processo de descrição (ex. Agostini *et al.* 2006). Além disso, a origem, proliferação e diversificação de mutualismos, associados ao fato de que estas interações devem ser razoavelmente estáveis, apontam uma série de questões sobre coadaptação e especiação entre os interagentes e as suas implicações para a estruturação de comunidades biológicas (Machado *et al.* 2005).

MUTUALISMO: CONCEITO E EVOLUÇÃO

Historicamente, mutualismos foram entendidos como relações nas quais organismos de espécies diferentes interagiriam em benefício mútuo, envolvendo, de modo geral, a troca de bens ou serviços, o que resultaria na aquisição de nova(s) capacidade(s)

por, pelo menos, um dos parceiros (Herre *et al.* 1999). Esse conceito permaneceu desde a idade média até recentemente, sobretudo porque consonava com um modelo de sociedade ideal, harmônica e cooperativa (Bronstein 2009). A partir das idéias acerca da seleção natural, este conceito de mutualismo foi paulatinamente substituído pelo entendimento das relações de exploração recíproca que provêm benefícios aos interagentes (Doebeli & Knowlton 1998, Ferrière *et al.* 2002, Foster & Wenseleers 2006). Atualmente o conceito de mutualismo salienta o potencial disruptivo dos conflitos de interesses entre o que outrora se chamou parceiros, daí a importância de se identificar fatores que influenciam os custos e benefícios dessas interações.

Mutualismos e antagonismos podem ser pensados como finais de um *continuum* (Dale *et al.* 2002), ou ainda como estados alternativos de uma relação entre espécies. Na literatura existem vários registros dessa natureza contexto-dependente em um *continuum*. Entre esses registros estão: polinizadores que também atuam como pilhadores de néctar (Irwin *et al.* 2001), lagartas que apenas produzem recompensas para formigas quando percebem ameaças (Leimar & Axen 1993) ou fungos micorrízicos que somente beneficiam plantas hospedeiras em solos com teores de nutrientes limitantes (Johnson *et al.* 1997). Se um organismo for beneficiado não somente por seus próprios genes, mas também por aqueles de outras espécies, e, assim, aumentar sua aptidão, isso poderia ser favorecido pela seleção natural. A maioria dessas interações será antagonística, produzindo parasitismos ou relações de predação. Mas uma gama de interações entre espécies geneticamente diferentes serão mutualísticas e seus efeitos inevitavelmente variáveis entre os ambientes (Thompson 2005). Eis a essência do paradigma sob o qual a evolução de mutualismos é pensada: a Teoria do Mosaico Geográfico da Coevolução de J. N. Thompson (2005). Essa teoria é baseada no fato de que as espécies interagentes não possuem sobreposição completa de distribuição geográfica de suas populações. Mesmo em áreas com sobreposição de populações de espécies normalmente interagentes, a interação pode não ocorrer. As áreas em que se observa interação foram chamadas por Thompson (2005) de “hotspots coevolutivos”. Em contraposição, são reconhecidas as áreas com interação fraca entre as espécies e as áreas em que não há interação alguma, os “coldspots coevolutivos”. Essa diferença pode

trazer consequências para a evolução das espécies. Cada população apresentará características herdáveis relacionadas com a (co)adaptação à outra espécie. O fluxo gênico entre populações em cenários de interações diferentes promove a troca de alelos e a consequente estruturação genética populacional.

Em termos gerais, todos os casos de mutualismos podem, segundo Ricklefs (2001), ser divididos em três categorias: trófico, defensivo e dispersivo. Na primeira estão aqueles com parceiros especializados em formas complementares para obtenção de energia e nutrientes (ex. líquens, micorrizas e bactérias associadas a raízes). O mutualismo defensivo envolve espécies que recebem alimento ou abrigo de seus parceiros e, por conseguinte, os defendem dos herbívoros, predadores ou parasitas (ex. formigas que residem em domáceas e alimentam-se de corpúsculos protéicos produzidos por plantas que são protegidas contra herbívoros). O mutualismo dispersivo geralmente envolve animais que transportam pólen entre flores e utilizam seus recursos (néctar, resinas, óleos etc.) ou aqueles que comem frutos e dispersam as sementes. Os mutualismos também podem ser divididos em obrigatórios e facultativos, sendo os casos de mutualismos de polinização, a maioria deles de caráter facultativo, os constituintes do ponto central dessa discussão.

MUTUALISMOS DE POLINIZAÇÃO: ESTRUTURA E COEVOLUÇÃO DE REDES DE INTERAÇÕES COMPLEXAS

Apesar dos casos de mutualismo obrigatório, como os líquens e algumas micorrizas, serem razoavelmente bem conhecidos, os mutualismos facultativos, como a maioria dos casos de polinização, estão entre os mais amplamente encontrados nos ecossistemas terrestres. Segundo Thompson (2005), a forma com que se dá a evolução desse tipo de mutualismo difere do obrigatório, pois mutualistas facultativos interagem durante sua vida com uma gama de indivíduos de outras espécies, enquanto mutualistas obrigatórios normalmente evoluem a partir de interações espécie-específicas. Além disso, mutualismos facultativos proliferam tanto pela diversificação de espécies que possuem características envolvidas na interação, quanto a partir de convergência dessas características em grupos distintos. Essa proliferação favorece a evolução de estilos de vida, ou tipos funcionais,

que têm à sua disposição toda a diversidade local de mutualistas. Assim, interações extremamente especializadas geralmente não são favorecidas nesse tipo de mutualismo. Ao invés disso, a coevolução de mutualismos facultativos favorece redes que abrigam uma ampla gama de espécies generalistas e algumas espécies especialistas – padrão chamado de aninhado dentro do estudo de redes de interações.

Um estudo conduzido por Bascompte *et al.* (2003) mostra que as redes de interações entre plantas-polinizadores, e plantas-dispersores são mais aninhadas que randômicas ou compartimentalizadas. A estrutura de redes aninhadas que os mutualismos facultativos produzem está baseada em um núcleo de espécies generalistas que interagem entre si. Nas interações entre plantas-polinizadores, e também entre plantas-dispersores, o número de interações entre espécies cresce um pouco mais rápido que o número de espécies e, então, a rede torna-se mais estruturada conforme ela cresce e fica mais complexa. Este núcleo torna-se cada vez mais estável e passa a comportar a existência de espécies especialistas. Na maioria dos casos, especialistas interagem mais com generalistas do que com outros especialistas (Bascompte *et al.* 2003).

Acreditando que as interações entre mutualistas facultativos são produtos de uma coevolução, e na tentativa de enquadrar estes casos também em sua Teoria do Mosaico Geográfico da Coevolução, Thompson (2005) propôs a Hipótese de Convergência dentro de Redes Mutualísticas para explicar o desenvolvimento e o contínuo rearranjo através dos diferentes ambientes. Segundo ele, “a seleção recíproca sobre mutualismos facultativos favorece redes multiespecíficas, geneticamente variáveis, em que espécies convergem e se especializam num núcleo de características mutualísticas mais do que diretamente em outras espécies” (Thompson 2005, p. 284).

Como consequência deste regime de seleção, tem-se uma estrutura de rede com os seguintes atributos:

- assimetrias de especialização (uma espécie especialista interage com uma não-especialista);
- altos níveis de diversidade genética local e riqueza de espécies;
- alto fluxo de mutualistas no espaço e alta diversidade filogenética na composição de espécies;
- consequências variáveis em interações entre pares de espécies nos diferentes habitats.

A coevolução mutualística entre as populações interagentes parece apenas alterar um núcleo de características das espécies e estes núcleos, com o passar do tempo evolutivo, tornam-se estratégias evolutivamente estáveis. De fato, a convergência de características mutualísticas nos casos de polinização é tão evidente que levou Faegri & van der Pijl (1979) a classificarem as plantas de acordo com as características das flores e de seus polinizadores (que podem ser aqui entendidas como um núcleo de características resultantes de coevolução entre polinizadores e plantas). Assim, estabeleceram as diferentes síndromes de acordo com o grupo de polinizadores conhecidos à época (ex. psicofilia – plantas com flores que possuem características compatíveis com a eco-morfo-fisiologia das borboletas, sugerindo que essas seriam os potenciais polinizadores). Da mesma forma, três anos mais tarde, o próprio van der Pijl (1982) descreveu também as síndromes de dispersão baseando-se em atributos dos frutos e sementes e dos possíveis dispersores. Embora atualmente os conceitos de síndromes estejam sob forte

crítica, essas críticas não questionam a existência dos núcleos, mas abrem a discussão para uma variedade de processos subjacentes aos padrões identificados.

Por outro lado, embora existam relativamente poucos casos de mutualismos de polinização obrigatórios descritos, estes são geralmente marcados por alta ou extrema especialização (mutualismos extremos) entre os dois parceiros. Assim, mutualismos obrigatórios entre plantas e seus polinizadores constituem fascinantes casos de interações interespecíficas, restando a questão de como a especificidade e o fluxo gênico afetam os padrões de especiação nas duas partes (Machado *et al.* 2005). Na próxima seção apresentamos uma discussão, do ponto de vista evolutivo, sobre quatro casos famosos de mutualismos extremos de polinização: entre mariposas da família Sphingidae e plantas com tubos florais longos, entre figueiras e vespas-do-figo, entre plantas do gênero *Yucca* (Asparagaceae-Agavoideae) e suas mariposas associadas, e entre abelhas Euglossini e orquídeas produtoras de odor (Figura 1).



Figura 1. Fotografias ilustrativas dos mutualismos extremos discutidos no trabalho. A. macho de abelhas Euglossini e orquídea (crédito da imagem Carlos Eduardo Pereira Nunes), B. mariposa Sphingidae e flor de corola longa (crédito da imagem André Rodrigo Rech), C. mariposa-da-yucca e yucca (crédito da imagem Mary Jane Hatfield), D. figueiras e vespas-do-figo (crédito da imagem Rodrigo A. S. Pereira).
Figure 1. Pictures of the extreme mutualisms discussed in this work. A. male of Euglossini bee and orchid (photo credits Carlos Eduardo Pereira Nunes), B. Sphingidae moth and long corolla flower (photo credits André Rodrigo Rech), C. yucca-moth and yucca (photo credits Mary Jane Hatfield), D. figs and fig-wasps (photo credits Rodrigo A. S. Pereira).

*PLANTAS COM COROLAS LONGAS E
MARIPOSAS DA FAMÍLIA SPHINGIDAE*

Darwin (1862), em Madagascar, pressupôs que para a orquídea estrela (*Angraecum sesquipedale* Thouars), com esporões excedendo 30 cm, existiriam mariposas gigantes ainda desconhecidas atuando como polinizadores. Naquela mesma época, Darwin, e posteriormente Wallace (1891), deduziram que o comprimento da probóscide de insetos polinizadores poderia aumentar como um resultado do aumento geral do tamanho da mariposa, ou por que este aumento da probóscide teria aumentado sua eficiência em conseguir néctar. Tendo isto ocorrido, indivíduos com corolas relativamente rasas estariam em desvantagem, uma vez que a transferência de pólen seria reduzida quando o comprimento da probóscide é maior que a profundidade da flor. Isso poderia ter, então, levado ao aumento da profundidade das flores, o que levaria à evolução de um novo aumento na probóscide dos insetos. Esse processo ficou conhecido mais tarde como “corrida coevolutiva” (Nilsson 1988), em alusão ao cenário global de corrida armamentista que se estabeleceu durante a Guerra Fria (Weis & Frank 2006). Mais de quarenta anos se passaram desta dedução até que pesquisadores descrevessem um candidato da esfingofauna malgaxe com probóscide extremamente longa. O nome científico atribuído fez alusão a previsão anterior: *Xanthopan morgani praedicta* Rothschild & Jordan, 1903, reforçando a hipótese da corrida coevolutiva (Nilsson *et al.* 1987).

Até a metade dos anos 80 a hipótese de Darwin ainda permanecia sem confirmação. Foi somente com o trabalho de Nilsson (1988), que evidências em favor da corrida coevolutiva entre mariposas de probóscide longa e plantas com corolas compridas veio à tona. Nesse estudo, o autor aumentou e diminuiu artificialmente o comprimento dos tubos florais de orquídeas, deixou-as expostas aos polinizadores e mediu o sucesso reprodutivo masculino (polínias removidas) e feminino (polínias depositadas e produção de sementes). Seus principais resultados foram: as mariposas inserem sua probóscide nas corolas apenas o suficiente para conseguir o néctar, o que levaria a menores taxas de polinização por mariposas de probóscide comprida em flores com tubos curtos; a redução experimental na profundidade da corola reduz os componentes de *fitness* masculino

e feminino; e, em populações naturais, existe uma correlação entre o comprimento da corola e o *fitness* feminino medido pela produção de frutos. Todos estes resultados corroboraram a hipótese de Darwin (1862).

A resposta a este artigo veio com Wasserthal (1997). Neste trabalho o autor critica a falta de demonstração de vantagens para mariposas de probóscides longas no trabalho de Nilsson (1988) e constrói uma estufa no próprio campo para facilitar os estudos de polinização. Seu principal resultado é que tanto mariposas com probóscides curtas quanto aquelas com probóscides longas são capazes de polinizar orquídeas com corolas profundas. A partir da seguinte afirmação: “a evolução de corolas extremamente longas nestas orquídeas envolve provavelmente uma série de troca de polinizadores” (Wasserthal 1997, p. 356) ficou proposta a hipótese de troca de polinizadores. As orquídeas se adaptaram a diferentes espécies de mariposas com probóscides longas, que evoluíram para evitar ataque de predadores durante sua visita às flores. O modelo de troca de polinizador modifica a hipótese clássica da corrida coevolutiva e marca o início de um enérgico debate entre os adeptos das duas teorias.

A hipótese de coevolução foi a que se destacou mais recentemente, na medida em que foi apoiada por Agosta & Janzen (2005). No estudo, a partir da esfingofauna da Costa Rica e das plantas esfingófilas da mesma região, eles apontam que existe grande sobreposição entre a distribuição do tamanho do corpo/comprimento da probóscide dos esfingídeos e a distribuição da profundidade das corolas. Segundo os autores, este ajuste morfológico entre plantas e polinizadores corrobora a distribuição do tamanho do corpo destes esfingídeos. A hipótese de coevolução entre mariposas de probóscide longa e plantas de tubos florais profundos poderia finalmente ser testada a partir da avaliação da congruência filogenética e dos padrões de especiação entre esses animais e as plantas. Para esfingídeos, a publicação da filogenia completa e do estudo biogeográfico (Kawahara *et al.* 2009) mostra que a família teve início no Velho Mundo e que houve diversos eventos de dispersão para o Novo Mundo ao longo da história evolutiva. Além disso, a distribuição atual destes animais mostra-se filogeneticamente mais conservada do que se pensava anteriormente. Assim, sugerimos que as

características morfológicas destes animais estejam menos associadas à pressão evolutiva exercida pelas plantas que à inércia filogenética. Essa perspectiva retomaria a discussão acerca da troca de polinizadores como possível explicação para o cenário interativo entre as mariposas e plantas por elas polinizadas. Por fim, este longo impasse sobre a evolução desse mutualismo poderia ser melhor esclarecido a partir do estudo comparativo entre as filogenias datadas, a distribuição geográfica e o acoplamento morfológico entre um dos grupos monofiléticos de esfingídeos e as plantas que polinizam.

FIGUEIRAS E AS VESPAS-DO-FIGO

As figueiras (*Ficus* spp., Moraceae) e as pequenas vespas que as polinizam (Agaonidae, Chalcidoidea) constituem, talvez, o exemplo mais intrigante de mutualismo que se conhece. As figueiras pertencerem apenas a um só gênero, de acordo com Machado *et al.* (2005) existem cerca de 750 espécies distribuídas em quatro subgêneros: *Pharmacosycea*, *Urostigma*, *Sycomorus* e *Ficus*; e 18 seções. Com relação às vespas-do-figo, esse mesmo trabalho cita cerca de 20 gêneros com mais de 300 espécies. O mutualismo entre figueiras e vespas é diverso e antigo, com estimativas da origem entre 80 e 90 milhões de anos atrás (Machado *et al.* 2001, Rønsted *et al.* 2005). Embora tenha sido proposto que a diversificação dos dois grupos ocorreu simultaneamente (Rønsted *et al.* 2005), há estudos apontado que a diversificação de *Ficus* seria mais recente que a das vespas (Zerega *et al.* 2005 e as referências contidas no trabalho). No entanto, uma origem mais recente implicaria na dispersão do mutualismo após a separação de gondwana. Nesse cenário, perde-se parcimônia, pois eventos como dispersão transoceânica de longa distância ou múltiplas origens teriam que ter ocorrido na difusão da interação para além do continente de origem (Lopez-Vaamonde *et al.* 2009).

Na revisão de Machado *et al.* (2005) os autores explicam que figueiras dependem de vespas para transferir o pólen de uma flor à outra e assim dar início ao processo de formação de sementes. Vespas fêmeas fecundadas, por sua vez, dependem de sicônios em desenvolvimento para a produção de sua prole, porque cada larva de vespa consome o conteúdo de um ovário que originaria um fruto. O ciclo de interação começa

quando vespas fecundadas localizam uma árvore receptiva e entram num sicônio. Enquanto as vespas procuram por um local para oviposição acabam por polinizar as flores. Habitualmente, a vespa fundadora morre dentro do sicônio, e então tanto sua prole quanto as sementes iniciam o desenvolvimento. Por fim, depois da maturação do fruto, a prole se intercrusa e as novas fêmeas fecundadas recebem grãos de pólen e voam para fora do sicônio na procura de uma nova árvore receptiva, a fim de recomeçar o ciclo (Machado *et al.* 2005).

O processo de polinização descrito acima pode se dar de maneira passiva ou ativa. Nas figueiras com polinização passiva, condição tida como a mais antiga, são produzidas flores masculinas grandes com muito pólen que acaba por aderir-se ao corpo das vespas, que o dispersam até outro sicônio. As figueiras com polinização ativa produzem flores menores que aquelas do sistema passivo, a razão entre flores masculinas e femininas é mais equitativa e a razão pólen-óvulo é normalmente 5 a 10 vezes menor (Kjellberg *et al.* 2001). Nesse sistema, as vespas apresentam especialização para coleta ativa dos grãos de pólen que são estocados em bolsas torácicas. Ao entrarem em um sicônio com flores receptivas, as vespas especializadas passam parte do tempo ovipositando e outra parte do tempo polinizando ativamente (Frank 1984). Ao mesmo tempo em que representa uma economia no esforço reprodutivo masculino das figueiras, a polinização ativa compromete parte do tempo de oviposição das vespas.

Percebe-se que os descendentes das figueiras e das vespas permanecem em constante estado de competição por recurso que vem da planta, pois, tanto embriões vegetais quanto larvas, dependem de nutrientes e tecidos vegetais para desenvolverem-se. Assim a otimização ao máximo da aptidão de qualquer um dos interagentes implica o fim da interação e, por conseguinte, sua própria extinção. Por muito tempo creditou-se o impedimento da sobreexploração das flores dos figos pelas vespas à heterogeneidade espacial (tanto na morfologia interna da flor quanto na paisagem) e às restrições evolutivas das vespas. Esses mecanismos confeririam à relação um caráter colaborativo, de modo que a aptidão de vespas e figueiras estaria sempre correlacionada positivamente (Wang *et al.* 2011). No entanto, trabalhos recentes

têm demonstrado que esses fatores não são capazes de prevenir completamente a saturação no uso do recurso (Yu *et al.* 2004, Wang *et al.* 2008). Wang *et al.* (2011) defendem que a competição por interferência assimétrica dependente da densidade seria o principal fator para a manutenção do mutualismo. A assimetria ocorre uma vez que as vespas fêmeas competem mais entre si do que com os embriões das figueiras. Além disso, existe grande variação na eficiência das vespas ao longo do espaço e das condições ecológicas, especialmente térmicas (Wang *et al.* 2011).

Em uma visão um tanto diferente, Jander & Herre (2010) defendem que a relação encontra-se em equilíbrio estável e apontam mecanismos que sustentariam esse equilíbrio. Para esses autores, o principal mecanismo para manutenção da relação seriam as sanções impostas pelas figueiras às espécies e indivíduos de vespas trapaceiros que ovipositam muito ou que ovipositam sem polinizar. Outra visão que pode até ser complementar, mas foi tradicionalmente ignorada, diz respeito a importância de parasitoides no controle das populações de vespas polinizadoras. Dunn *et al.* (2008) demonstram o papel fundamental das vespas parasitoides no controle da sobre-exploração de frutos de figueiras pelas vespas polinizadoras. No trabalho, os autores mostram que em frutos com muitas larvas a vulnerabilidade das larvas ao parasitoidismo aumenta. Nesse caso, o mecanismo seria dependente da densidade, no entanto, não por competição, como proposto por Wang *et al.* (2011), mas por controle *top down* via mortalidade imposta pelos parasitoides (Dunn *et al.* 2008).

Com relação à especificidade na relação entre vespas e figueiras, o trabalho de Ramirez (1974) foi pioneiro. Nesse, baseado em características morfológicas, o autor mostrou que espécies relacionadas de vespas polinizam espécies relacionadas de figueiras (mutualismo espécie-específico), levantando a hipótese de que houvera uma coevolução estrita entre os dois grupos. Entre seus resultados, ele mostrou que, na maioria dos casos, existe apenas uma espécie de polinizador por figueira, o que reforçou a idéia de coevolução e levou a inferência de que a coespeciação/codivergência deveria ser o padrão evolutivo dominante em escalas taxonômicas grandes (ex. seções de figueiras e gêneros de vespas) e pequenas (espécies de cada um dos grupos). Diferente do caso das mariposas

e plantas com corolas compridas, estudos mais recentes, envolvendo análises de sequências de DNA e reconstrução de filogenias tanto de vespas quanto de figueiras, dão algum indício de que existiu uma extrema conservação das associações e uma cocladogênese durante a diversificação de gêneros de vespas associados a subgêneros e seções de figueiras (Herre *et al.* 1996, Weiblen 2001).

A quebra da idéia de coespeciação e coevolução chegou com o trabalho de Machado *et al.* (2005). Nesse, os autores criticaram os trabalhos anteriores por se concentrarem apenas em um pequeno número de taxa que representam subdivisões taxonômicas menos derivadas e relativamente distantes dentro do gênero *Ficus* e suas vespas polinizadoras associadas. Além disso, estes trabalhos também se concentraram em apenas um *loco* gênico. Então, a partir das reconstruções filogenéticas com dados multi-locus, obtidos de 17 espécies simpátricas de figueiras e vespas associadas, os autores mostram que a troca de figueiras pelas vespas ocorreu em ocasiões diferentes durante a evolução do mutualismo e que existe grande incongruência entre as filogenias destes dois grupos (Machado *et al.* 2005). Estes resultados não corroboram a coespeciação como o padrão dominante na história da interação entre os grupos. Os mesmos autores sugerem que a explicação mais provável para a falta de congruência entre as filogenias moleculares dos dois grupos seria a ocorrência de muitos polinizadores por figueiras neotropicais (60% possuem mais de uma espécie de polinizador). Isso geraria histórias filogenéticas diferentes em função da troca de polinizadores, causando hibridação e, possivelmente, introgressão nas diferentes espécies de figueiras.

Com relação a essa discussão, Baker (1961) já havia proposto a generalização de polinizadores e a hibridação entre espécies de figueiras como uma explicação para a grande diversidade de espécies de *Ficus*. Nas suas próprias palavras: “se a hibridação é possível... pode ser que somente a ânsia natural dos taxonomistas em reconhecer novas espécies de *Ficus* privou-os do reconhecimento de alguns intermediários entre formas extremas” (Baker 1961, p. 378). O trabalho de Machado *et al.* (2005) retoma esta hipótese. Segundo eles, a hibridação pode levar a novas combinações genotípicas que poderiam, então, diversificar e levar a evolução de novas

espécies de polinizadores. Desse ponto de vista, a história coevolutiva deste mutualismo provavelmente envolveu espécies de vespas movendo-se entre as figueiras, que podem não ser espécies biológicas bem definidas. Pelo menos a quebra da especificidade parece explicar a observação frequente de indivíduos de *Ficus* com morfologias intermediárias, a existência de complexos de espécies de figueiras, bem como a falta de congruência entre as filogenias de figueiras e vespas em diversas escalas taxonômicas. Além disso, limitações do método filogenético em reconhecer introgressões (transferências horizontais de genes) e reticulações podem contribuir para tornar o entendimento de todo o processo ainda mais complicado.

YUCAS E AS MARIPOSAS-DA-YUCCA

A primeira documentação de um caso de associação entre yucas (*Yucca* e *Hesperoyucca*, Asparagaceae-Agavoideae) e as mariposas-da-yucca (*Tegeticula* e *Parategeticula*, Lepidoptera: Prodoxidae) foi apresentada em dois trabalhos, sendo um deles anônimo, ambos publicados há mais de um século (Pellmyr 2003). Desde então, este caso de mutualismo obrigatório entre os dois grupos tem sido, juntamente com o caso das figueiras e vespas-do-figo, um dos mais citados estudos sobre coevolução. Nessa associação, as plantas necessitam das mariposas adultas, que realizam a polinização ativa, enquanto a larva da mariposa precisa das sementes em desenvolvimento para completar seu ciclo. A facilidade de se medir os custos e benefícios nessas interações têm feito desse um excelente sistema para os estudos de coevolução, bem como de dinâmicas evolutivas e ecológicas que conduzem ou dissolvem mutualismos.

Existe considerável variação entre as formas de associação entre yucas e suas mariposas, mas as mariposas fêmeas dos dois gêneros possuem apêndices mandibulares únicos (tentáculos), que são usados para carregar pólen. Elas coletam o pólen usando estes tentáculos para raspar as anteras. Então as mariposas compactam este pólen e formam mássulas que armazenam abaixo da cabeça, podendo chegar a até 10% do peso de seu próprio corpo (Pellmyr 1997). Depois da coleta, as fêmeas procuram por outras flores da espécie hospedeira que estejam disponíveis como sítios de oviposição. Geralmente ela rodeia o

ovário e, caso decida ovipor, ela se posiciona, penetra a parede do ovário e coloca os ovos. As fêmeas, então, usam a extremidade de seu tentáculo para pegar uma pequena porção de pólen armazenado, caminham até o estigma e aí o depositam. Uma fêmea pode repetir a oviposição e a polinização várias vezes em uma única flor, especialmente se ela inicia em uma flor virgem. Os ovos eclodem em poucos dias e as larvas começam imediatamente a se alimentar de um variável número de sementes, frequentemente deixando algumas viáveis. Em determinado momento, as larvas saem da yuca, cavam o solo, produzem um casulo e cobrem-se com areia. Logo após, elas entram em diapausa e empupam algumas semanas antes de emergirem, sendo que grande parte sincroniza a emergência exatamente à época da florada maciça das yucas. Quando emergem, ocorre o acasalamento e o ciclo recomeça (para o ciclo detalhado e diferenças entre as espécies, ver Pellmyr 2003).

A origem desse mutualismo, de acordo com Pellmyr *et al.* (1996), pode ter se dado a partir de dois cenários não excludentes: 1) evolução no nível das características; 2) interações onde pequenas modificações em características preexistentes foram necessárias para mudar a condição de antagonismo para mutualismo. Estudos sobre a biologia de grupos de prodoxídeos que divergiram há mais tempo e que não se alimentam de yucas suportam a idéia de pré-adaptação (Pellmyr *et al.* 1996). Outro suporte para o segundo cenário é que, mapeando várias características das mariposas, que são pré-requisitos necessários para que ocorra a interação mutualística, encontra-se que a maioria destas características é basal ou, pelo menos, evoluiu antes da linhagem que levou ao ancestral comum do gênero polinizador. Assim, tornar-se polinizador foi um passo evolutivo simples, uma vez que algumas características para isso já existiam (Pellmyr 2003).

MACHOS DE ABELHAS EUGLOSSINI E AS ORQUÍDEAS

A relação entre machos de abelhas Euglossini (Apidae), coletores de odores, e flores de Orchidaceae foi descrita entre os anos de 1960 e 70 (Dodson & Frymire 1961, Vogel 1966). Tanto as abelhas quanto as orquídeas apresentam estruturas altamente especializadas envolvidas nessa relação.

Essa especialização em ambos os grupos levou, historicamente, à suposição de um processo de coevolução, coadaptação e coespeciação. De fato, os machos de *Euglossini* apresentam a estrutura tibial fortemente modificada para coleta de odores (Bembé 2004). No entanto, já é sabido que estes machos não coletam odores apenas em orquídeas, e que coletavam odores antes do surgimento dessas flores (Ackerman 1989, Cameron 2004, Ramírez *et al.* 2011). Em contrapartida, as orquídeas são altamente dependentes dos *Euglossini* para reprodução e apresentam a morfologia e os buquês de odores altamente especializados para atração dessas abelhas (Ramírez *et al.* 2011). Dessa forma, os determinantes da estrutura das taxocenoses de abelhas e orquídeas são bastante diferentes e não recíprocos. Por um lado, o mutualismo pode contribuir fortemente como determinante da composição de espécies, morfologia e estrutura populacional das orquídeas de um determinado local. Por outro lado, para as abelhas, a competição por alimento e locais de nidificação parece ser mais importante na regulação dos mesmos atributos, especialmente porque apenas machos estão envolvidos na relação (Dick *et al.* 2004). Isso implica pensar que o processo recorrente ao longo da evolução não teria sido de coespeciação e sim de divergência mediada pelo visitante floral.

Embora não esteja ainda elucidado de forma consistente o papel dos voláteis na biologia dos machos de *Euglossini*, é razoavelmente aceito que atuam na reprodução, facilitando o reconhecimento de pares reprodutivos e, talvez, também sinalizando locais de acasalamento (Eltz *et al.* 2007 e as referências apresentadas no trabalho). Os odores, não apenas aqueles produzidos por orquídeas, tiveram papel fundamental na evolução de *Euglossini*, sendo forte fator de derivação, especialização morfológica e especiação no grupo (Bembé 2004, Zimmerman *et al.* 2006, 2009). Desta forma, dada a relevância que as orquídeas têm na produção de odores (aproximadamente 2000 espécies produtoras), seria equivocado afirmar, que não tenham atuado na história evolutiva dos *Euglossini*, embora não haja ainda evidências exatas de como o processo teria ocorrido e os mecanismos até então propostos parecem pouco plausíveis.

Por boa parte da história de construção do conhecimento sobre a relação *Euglossini*-orquídeas

foi dominada pelo paradigma da especialização, sob o qual eram esperados sistemas que derivassem ao longo do tempo para relações espécie-específicas altamente especializadas (Waser & Ollerton 2006). Somente com o rompimento dessa ideia, novas explicações para a ausência de especificidade na polinização das orquídeas foram formuladas. Atualmente é plausível propor que, justamente a falta de especificidade dos machos, tenha levado, via seleção disruptiva, à existência de espécies capazes de depositar seus polinários com topologia diferenciada no corpo de visitantes, garantindo assim a utilização compartilhada de um mesmo vetor de polinização ou de diferentes espécies com tamanho corporal semelhante. Em um estudo mapeando locais de deposição dos polinários no corpo das abelhas sobre a árvore filogenética das orquídeas produtoras de odor, foi demonstrado que o local de deposição muda mais entre gêneros do que entre espécies de um mesmo gênero de orquídea. Assim sendo, para um mesmo gênero, diferenças qualitativas na produção de odores atuam no isolamento reprodutivo das espécies de orquídeas (Ramírez *et al.* 2011). Esse parece ser um mecanismo bastante estável, já que a imprecisão na deposição dos polinários seria negativamente selecionada via diminuição do valor adaptativo por desperdício de esforço reprodutivo.

E porque há tantas espécies de orquídeas envolvidas na relação e tão poucas em outras famílias de plantas? Aparentemente a resposta está no conjunto de características que evoluíram na reprodução das *Orchidaceae*, que torna, não só o grupo polinizado por *Euglossini*, mas toda a família, muito diversificada em termos de polinização. De acordo com Tremblay *et al.* (2005), tudo indica que a grande maioria das orquídeas esteja sob alto déficit de polinização, ou seja, o número de frutos formados em ambiente natural é sempre menor que o potencial. O pólen, todo concentrado em polínias, implica que uma visita, quando bem sucedida, seja suficiente para a polinização. Além disso, cada fruto de orquídea produz grande quantidade de sementes (até centenas de milhares). Dessa forma, uma espécie que apresentar qualquer característica floral que aumente sua eficiência na polinização teria, na geração subsequente, uma quantidade potencialmente grande de descendentes, aumentando rapidamente a prevalência dessa característica na população. Além

disso, a aparente baixa restrição à hibridação em Orchidaceae e a associação com fungos micorrízicos para germinação e estabelecimento, parecem contribuir também para o grande número de espécies na família (Tremblay *et al.* 2005).

Em termos gerais, a não sobreposição completa dos padrões de distribuição de orquídeas e abelhas remete a relação como um todo para o arcabouço teórico de uma forte coevolução difusa. Isso estaria em acordo com o modelo do mosaico geográfico da coevolução, mais especificamente com a hipótese de convergência dentro de redes mutualísticas, já que, embora a identidade das abelhas se altere ao longo do espaço, a funcionalidade se conserva. Um bom indicativo da força dessa relação e da sua estabilidade é que, mesmo com as baixas taxas de polinização verificadas na natureza, ainda assim, vários pilhadores/trapaceiros (abelhas que coletam óleos, mas não polinizam) conseguem coexistir.

CONCLUSÕES

Coespeciação não requer necessariamente processos coevolutivos e a coevolução pode atuar nos organismos mutualistas independente da história de suas associações; portanto, a regra da coevolução em dirigir a diversificação de plantas e polinizadores é uma questão complexa. Seleção nas características de plantas e polinizadores podem se originar tanto das interações como das relações extrínsecas a estas interações. Por exemplo, os esfingídeos que possuem uma fase larval estão sob pressões seletivas totalmente distintas do adulto. Assim, para determinar a história de diversificação de plantas e polinizadores em interação mutualística, o efeito de fatores extrínsecos à interação, e também fatores abióticos, devem ser removidos (Pellmyr 2003). No caso das figueiras, o papel dos parasitoides de vespas polinizadoras foi apontado como um possível fator de estabilização da relação, impedindo a sobreexploração, sendo que esse fenômeno foi anteriormente negligenciado em função do foco restrito a interação de polinização (Dunn *et al.* 2008). Obviamente, isolar fatores extrínsecos ou quantificar sua importância não é uma tarefa fácil. Um bom começo seria a reconstrução das filogenias dos grupos interagentes, uma vez que, se confirmando que durante todo tempo de evolução os agentes estiveram

associados, haveria maior sustentação de que grande parte de suas características sejam resultantes de coevolução e seleção recíproca.

Para os casos de interações mutualísticas aqui discutidos, as filogenias ainda não estão bem resolvidas. No caso de figueiras e vespas-do-figo, as filogenias sugerem um padrão de troca de polinizadores, contrariamente a percepção comum dos primeiros pesquisadores do assunto. Para os esfingídeos e plantas com tubos florais longos, a idéia de troca de polinizadores, como proposta por Wasserthal (1997), parece explicar melhor a evolução das características mutualísticas, da mesma forma como teria ocorrido com a história das yucas e mariposas-da-yucca. Por enquanto, a Hipótese de Convergência dentro de Redes Mutualísticas, proposta por Thompson (2005), parece explicar mesmo os casos de coevolução que se pensava serem *stricto sensu*, espécie-específicos. Segundo esta hipótese, a seleção sobre mutualismos favorece redes multiespecíficas e bastantes variáveis, com espécies convergindo e se especializando num núcleo de características mutualísticas mais do que diretamente em outras espécies.

Os estudos com abelhas Euglossini e orquídeas, e também com mariposas e flores tubulares, parecem sinalizar para relações menos específicas no nível das espécies. No entanto, o fato de não haver especificidade em fina escala, não implica descartar que existiu um processo evolutivo modelador e determinante de quais espécies poderiam e, possivelmente, vieram a interagir. Implica considerar que pressões seletivas podem ser difusas e que podem atuar sobre características específicas de grupos de organismos diferentes, levando a convergência funcional não necessariamente recíproca. Considerando-se a perspectiva funcional não teríamos porque pensar que uma planta de yuca, por exemplo, polinizada por uma única espécie de mariposa, fosse mais especializada que outra, polinizada por três, caso essas três fossem funcionalmente equivalentes e não oferecessem pressões seletivas divergentes. Assim, futuros estudos com mutualismos devem considerar qual a escala, o contexto e a categoria das unidades em discussão, sejam elas taxonômicas, funcionais ou evolutivas, e as relações entre elas.

AGRADECIMENTOS: Agradecemos nossa orientadora, Marlies Sazima, pelas sugestões feitas à primeira versão do manuscrito e por nos

receber sempre em sua sala com um sorriso motivador e a capacidade incrível de simplificar. A Rodrigo Pereira, Carlos E. P. Nunes e M. J. Hatfield pelas fotografias cedidas. Aos amigos Marcelo Moro, Leonardo Jorge, Carine Emer e Andrew MacDonald pelas discussões e ajuda em geral. Agradecemos também a FAPESP pelas bolsas de estudos concedidas a ambos os autores e às editoras da revista pela atenção e esmero dispensados na tramitação do manuscrito.

REFERÊNCIAS

- ACKERMAN, J.D. 1989. Geographic and seasonal variation in fragrance choices and preferences of male Euglossine bees. *Biotropica*, 21: 340-347, <http://dx.doi.org/10.2307/2388284>
- AGOSTA, S.J. & JANZEN, D.H. 2005. Body size distributions of large Costa Rican dry forest moths and the underlying relationship between plant and pollinator morphology. *Oikos*, 108: 183-193, <http://dx.doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13504.x>
- AGOSTINI, K.; SAZIMA, M. & SAZIMA, I. 2006. Bird pollination of explosive flowers while foraging for nectar and caterpillars. *Biotropica*, 38: 674-678, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00191.x>
- BAKER, H.G. 1961. Ficus and Blastophaga. *Evolution*, 15: 378-379, <http://dx.doi.org/10.2307/2406236>
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.J. & OLESEN, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Science*, 100: 9383-9387, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1633576100>
- BEMBÉ, B. 2004. Functional morphology in male euglossine bees and their ability to spray fragrances (Hymenoptera, Apidae, Euglossini). *Apidologie*, 35: 283-291, <http://dx.doi.org/10.1051/apido:2004013>
- BRONSTEIN, J.L. 1994. Our current understanding of mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 69: 31-51, <http://dx.doi.org/10.1086/418432>
- BRONSTEIN, J. L. 2009. The evolution of facilitation and mutualism. *Journal of Ecology*, 97: 1160-1170, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01566.x>
- CAMERON, S.A. 2004. Phylogeny and biology of neotropical orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Entomology*, 49: 377-404, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.49.072103.115855>
- COLWELL, R.K. & FUENTES, E.R. 1975. Experimental studies of the niche. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 6: 281-310, <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.06.110175.001433>
- DALE, C.; PLAGUE, G.R.; WANG, B.; OCHMAN, H. & MORAN, N.A. 2002. Type III secretion systems and the evolution of mutualistic endosymbiosis. *Proceedings of the National Academy of Science*, 99: 12397-12402, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.182213299>
- DARWIN, C. 1862. *On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects*. John Murray, London. 300pp.
- DICK, C.W.; ROUBIK, D.W.; GRUBER, K.F. & BIRMINGHAM, E. 2004. Long-distance gene flow and cross-Andean dispersal of lowland rainforest bees (Apidae: Euglossini) revealed by comparative mitochondrial DNA phylogeography. *Molecular Ecology*, 13: 3775-3785, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02374.x>
- DODSON, C.H. & FRYMIRE, G.P. 1961. Natural pollination of orchids. *Missouri Botanical Garden Bulletin*, 49: 133-52.
- DOEBELI, M. & KNOWLTON, N. 1998. The evolution of interspecific mutualisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95: 8676-8680, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.95.15.8676>
- DOUGLAS, A.E. & RAVEN, J.A. 2003. Genomes at the Interface between Bacteria and Organelles. *Philosophical Transactions of Royal Society of London, B*, 358: 5-18, <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2002.1188>
- DUNN, D.W.; SEGAR, S.T.; RIDLEY, J.; CHAN, R.; CROZIER, R.H.; YU, D.W. & COOK, J.M. 2008. A Role for parasites in stabilising the fig-pollinator mutualism. *Plos Biology*, 6: 490-496, <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pbio.0060059>
- ELTZ, T.; ZIMMERMANN, Y.; HAFTMANN, J.; TWELE, R.; FRANCKE, W.; QUEZADA-EUAN, J.J.G. & LUNAU, K. 2007. Enflourage, lipid recycling and the origin of perfume collection in orchid bees. *Proceedings of the Royal Society*, 274: 2843-2848, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2007.0727>
- FAEGRI, K. & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford. 244p.
- FERRIÈRE, R.; BRONSTEIN, J.L.; RINALDI, S.; LAW, R. & GAUDUCHON, M. 2002. Cheating and the evolutionary stability of mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 269: 773-780, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2001.1900>
- FOSTER, K.R. & WENSELEERS, T. 2006. A general model for the evolution of mutualisms. *Journal of Evolutionary Biology*, 19: 1283-1293, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2005.01073.x>
- FRANK, S. A. 1984. The behaviour and morphology of the fig wasps *Pegoscapus assuetus* and *P. jimenezi*: descriptions

- and suggested behavioural characters for phylogenetic studies. *Psyche*, 91: 289-308. <http://dx.doi.org/10.1155/1984/35653>
- HERRE, E.A.; MACHADO, C.A.; BERMINGHAM, E.; NASON, J.D.; WINDSOR, D.M.; MCCAFFERTY S.S.; VANHOUTEN, W. & BACHMANN, K. 1996. Molecular phylogenies of figs and their pollinator wasps. *Journal of Biogeography*, 23: 521-530, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.1996.tb00014.x>
- HERRE, E.A.; KNOWLTON, N.; MUELLER, U.G. & REHNER S.A. 1999. The evolution of mutualisms: exploiting the paths between conflict and cooperation. *Trends in Ecology and Evolution*, 14: 49-53, [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01529-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01529-8)
- IRWIN, R.E.; BRODY, A.K. & WASER, N.M. 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations and communities. *Oecologia*, 129: 161-168, <http://dx.doi.org/10.1007/s004420100739>
- JANDER, K.C. & HERRE, E.A. 2010. Host sanctions and pollinator cheating in the fig tree-fig wasp mutualisms. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 277: 1481-1488, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2009.2157>
- JOHNSON, N.C.; GRAHAM, J.H. & SMITH, F.A. 1997. Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism-parasitism continuum. *New Phytologists*, 135: 575-586, <http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00729.x>
- KAWAHARA, A.Y.; NISHIDA, K.; DAVIS, D.R. 2009. Systematics, host plants, and life histories of three new *Phyllocnistis* species from the central highlands of Costa Rica (Lepidoptera, Gracillariidae, Phyllocnistinae). *ZooKeys*, 27: 7-30, <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.27.250>
- 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*, 268: 1113-1121, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2001.1633>
- LEIMAR, O. & AXEN, A.H. 1993. Strategic behaviour in an interspecific mutualism: interactions between lycaenid larvae and ants. *Animal Behaviour*, 46: 1177-1182, <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.1993.1307>
- LOPEZ-VAAMONDE, C.; NIKLAS, W.; KJER, K.M.; WEIBLEN, G.D.; RASPLUS, J.Y.; MACHADO, C.A. & COOK, J.M. 2009. Molecular dating and biogeography of fig-pollinating wasps. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52: 715-726, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.028>
- MACHADO, C.A.; JOUSSELIN, 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*, 268: 685-694, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2000.1418>
- MACHADO, C.A.; ROBBINS, N.; THOMAS M.; GILBERT, P. & HERRE, E.A. 2005. Critical review of host specificity and its coevolutionary implications in the fig/fig-wasp mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102: 6558-6565, <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.0501840102>
- MAY, R.M. 1973. Models for two interacting populations. Pp. 49-70. In: R. M. May (ed.). *Theoretical Ecology*. W. B. Saunders, Philadelphia. 257p.
- NILSSON, L.A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. *Nature*, 334: 147-149, <http://dx.doi.org/10.1038/334147a0>
- NILSSON, L.A.; JONSSON, L.; RALISON, L. & RANDRIANJOHANY, E. 1987. Angraecoid Orchids and Hawkmoths in Central Madagascar: Specialized Pollination Systems and Generalist Foragers. *Biotropica*, 19: 310-318, <http://dx.doi.org/10.2307/2388628>
- PELLMYR, O. 1997. Pollinating seed eaters: Why is active pollination so rare? *Ecology*, 78: 1655-1660, [http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1655:PSEWIA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1655:PSEWIA]2.0.CO;2)
- PELLMYR, O. 2003. Yuccas, yucca moths, and coevolution: a review. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 90: 35-55, <http://dx.doi.org/10.2307/3298524>
- PELLMYR, O.; THOMPSON, J.N. & HUTH, C.J. 1996. Non-mutualistic yucca moths and their evolutionary consequences. *Nature*, 380: 155-156, <http://dx.doi.org/10.1038/380155a0>
- RAMIREZ, W. 1974. Coevolution of *Ficus* and Agaonidae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61: 770-780, <http://dx.doi.org/10.2307/2395028>
- RAMÍREZ, S.R.; ELTZ, T.; FUJIWARA, M.K.; GOLDMAN-HUERTAS, B.; GERLACH, G.; TSUTSUI, N.D. & PIERCE, N.E. 2011. Asynchronous diversification in a specialized plant-pollinator mutualism. *Science*, 333: 1742-1746, <http://dx.doi.org/10.1126/science.1209175>
- RICKLEFS, R.E. 2001. *A economia da natureza*. 5ª edição. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, RJ. 542p.
- RØNSTED, N.; WEIBLEN, G.D.; COOK, J.M.; SALAMIN, N.; MACHADO, C.A. & SAVOLAINEN, V. 2005. Sixty million

- years of co-divergence in the fig-wasp symbiosis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 272: 2593-2599, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2005.3249>
- THOMPSON, J.N. 2005. *The geographic mosaic of coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago & Londres. 400 p.
- TREMBLAY, R.L.; ACKERMAN, J.D.; ZIMMERMAN, J.K. & CALVO, R.N. 2005. Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: a spasmodic journey to diversification. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 1-54, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x>
- VAN DER PIJL, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. 2^a ed. Springer-Verlag, Berlim. 215p.
- VOGEL, S. 1966. Parfumsammelnde bienen als bestauber von orchidaceen und *Gloxinia*. *Osterreichische Botanische Zeitschrift*, 113: 302-61.
- WALLACE, A.R. 1891. *Natural selection and tropical nature: essays on descriptive and theoretical biology*. Second edition. Macmillan, London. 492p.
- WANG, R.W.; SHI, L.; AI, S.M. & ZHENG, Q. 2008. Trade off between reciprocal mutualists: local resource availability-oriented interaction in fig/fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, 77: 616-623, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01359.x>
- WANG, R.; SUN, B.; ZHENG, Q.; SHI, L. & ZHU, L. 2011. Asymmetric interaction and indeterminate fitness correlation between cooperative partners in the fig-fig wasp mutualism. *Journal of the Royal Society, Interface*, 8: 1487-1496, <http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2011.0063>
- WASER, N.M. & OLLERTON, J. 2006. *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. First edition. The University of Chicago Press, Chicago. 445p.
- WASSERTHAL, L.T. 1997. The pollinators of the malagasy star orchids *Angraecum sesquipedale*, *A. sororium* and *A. compactum* and the evolution of extremely long spurs by pollinator shift. *Botanica Acta*, 110: 343-359.
- WEIBLEN, G.D. 2001. Phylogenetic relationships of fig wasps pollinating functionally dioecious ficus based on mitochondrial DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, 50: 243-267, <http://dx.doi.org/10.1093/sysbio/50.2.243>
- WEIS, A.E. & FRANK, S.J. 2006. Herbivory tolerance and coevolution: an alternative to the arms race? *New Phytologist*, 170: 423-425, <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01745.x>
- YU, D.W.; RIDLEY, J.; JOUSSELIN, E.; HERRE, E.A.; COMPTON, S.G.; COOK, J.M.; MOORE, J.C. & WEIBLEN, G.D. 2004. Oviposition strategies, host coercion and the stable exploitation of figs by wasps. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 271: 1185-1195, <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2003.2630>
- ZEREGA, N.J.C.; CLEMENT, W.L.; DATWYLER, S.L.; & WEIBLE, G.D. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 37: 402-416, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2005.07.004>
- ZIMMERMANN, Y.; ROUBIK, D.W. & ELTZ, T. 2006. Species-specific attraction to pheromonal analogues in orchid bees. *Behaviour Ecology and Sociobiology*, 60: 833-843, <http://dx.doi.org/10.1007/s00265-006-0227-8>
- ZIMMERMANN, Y.; RAMIREZ, S.R. & ELTZ, T. 2009. Chemical niche differentiation among sympatric species of orchid bees. *Ecology*, 90: 2994-3008, <http://dx.doi.org/10.1890/08-1858.1>

Submetido em 07/03/2012

Aceito em 08/06/2012