

Simbiose entre figueiras e vespas.

CATEGORIA

Artigo

CITAÇÃO

Fernandes, F. M. et al. (2023)
Simbiose entre figueiras e vespas,
Rev. Ciência Elem., V11(01):008.
doi.org/10.24927/rce2023.008

EDITOR

João Nuno Tavares
Universidade do Porto

EDITOR CONVIDADO

Jorge Manuel Canhoto
Universidade de Coimbra

RECEBIDO EM

26 de maio de 2022

ACEITE EM

23 de setembro de 2023

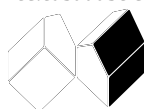
PUBLICADO EM

15 de março de 2023

COPYRIGHT

© Casa das Ciências 2023.
Este artigo é de acesso livre,
distribuído sob licença Creative
Commons com a designação
[CC-BY-NC-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/), que permite
a utilização e a partilha para fins
não comerciais, desde que citado
o autor e a fonte original do artigo.

rce.casadasciencias.org



Francisca Maria Fernandes*, Luís Mendonça de Carvalho†, Maria de Fátima Nunes*

*IHC/ CEHFCI-U. Nova de Lisboa | †IPB | *U. Évora

A relação simbiótica entre a figueira, *Ficus carica* L., e a sua vespa, polinizadora *Blastophaga psenes* L., é explicitada tendo como objetivos a divulgação científica deste exemplo notável de simbiose e a disponibilização de uma versão atualizada e facilitadora do ensino e aprendizagem de relações interespecíficas, coevolução e mecanismos de controlo pré-zigótico do fluxo génico entre espécies filogeneticamente próximas.

A relação interespecífica de mutualismo obrigatório entre figueiras e vespas ocorre há, aproximadamente, 40 milhões de anos¹, com benefícios para as diversas espécies do género *Ficus* L., família *Moraceae*, e para as espécies de vespas da família *Agaonidae*, ordem *Hymenoptera*. As figueiras são polinizadas pelas vespas e estas recebem, no interior dos figos, proteção e alimento para a sua descendência. O género *Ficus* inclui cerca de 850 espécies monoicas de trepadeiras, arbustos e árvores², e cada uma tem uma espécie de vespa que a poliniza. As figueiras produzem síconos — inflorescências que, por maturação, se transformam em infrutescências (FIGURA 1).



FIGURA 1. Ramo de figueira composto por várias folhas e diversos síconos.
Fotografia realizada, em Oeiras, a 17 de maio de 2022.

As inflorescências são constituídas por flores masculinas, com perianto de três peças, e por flores femininas, com perianto de cinco peças, que se dispõem na superfície de um receptáculo espesso, invaginado, piriforme e com uma abertura apical denominada ostíolo (FIGURA 2).



FIGURA 2. Corte longitudinal de sícono imaturo.
Fotografia realizada, em Oeiras, a 17 de maio de 2022.

A inflorescência evolui para uma infrutescência carnuda e suculenta (FIGURA 3) constituída por aquênios — frutos secos, monospermicos, nos quais a semente se une ao pericárpio por um só ponto³ (*Flora Ibérica*).



FIGURA 3. Síconos maduros desidratados. No sícono aberto são visíveis os aquênios, esferoidais e de cor amarela. Ao lado estão alguns aquênios destacados da infrutescência e no extremo da fotografia está uma semente, de cor castanha. Fotografia realizada, em Oeiras, a 17 de maio de 2022.

A espécie-tipo do género *Ficus* é a espécie *Ficus carica* L. — nativa da região Mediterrânea e da Ásia Ocidental. Nesta espécie, cultivada como frutícola e ornamental, as flores masculinas, com filetes mais longos do que o perianto e anteras dorsifixas, inserem-se no topo do sícono, junto ao ostíolo (FIGURA 4). As flores femininas inserem-se nas paredes do recetáculo, a maior distância do ostíolo, e, podem ser férteis, se os estiletes forem longos, ou estéreis, se os estiletes forem curtos (FIGURA 4).



FIGURA 4. Ilustração, de uso livre, onde estão representados:
A – ramo com folhas e síconos, 1 – sícono cortado longitudinalmente,
2 – flor masculina, 3 – flor feminina, 4 – sícono em fase avançada de maturação,
5 – aquênio, 6 – aquênio cortado longitudinalmente.

A reprodução sexuada das figueiras está dependente das vespas que as polinizam. A espécie *Ficus carica* L. é polinizada pelas vespas fêmeas da espécie *Blastophaga psenes* L. (FIGURA 5).



FIGURA 5. Ilustração, de uso livre, de uma vespa fêmea de *Blastophaga psenes*.

Ao entrar pelo ostíolo, que se encontra protegido por escamas, a vespa fêmea, com o comprimento de cerca de dois milímetros, perde as asas e as antenas⁴. Esta dirige-se para as flores femininas, depositando nas de estilete curto, com o seu ovíscapo, também ele curto, um ovo no ovário de cada flor. Os ovários destas flores transformam-se em pequenas zoocécidas (galhas), estruturas que protegem e alimentam as larvas. A vespa poliniza as flores femininas de estilete longo, com o pólen que trouxe do sícono de outra figueira, onde nasceu. No final deste processo, a vespa conclui o seu ciclo de vida, morre e é digerida pela ficina, enzima proteolítica existente no figo; os produtos resultantes desta digestão são absorvidos pelo sícono. Os seus descendentes machos haploides (n), provenientes de óvulos, tornam-se ativos antes das fêmeas diploides ($2n$) que se desenvolvem a partir de ovos (FIGURA 6).

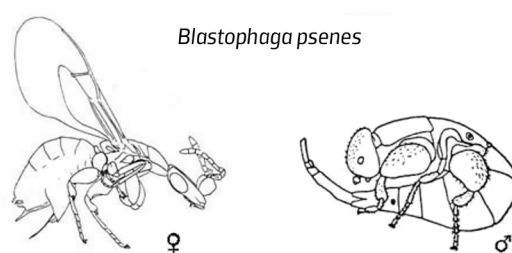


FIGURA 6. Ilustração, de uso livre, de uma vespa fêmea e de um macho de *Blastophaga psenes*.

Desprovidos de asas, os machos são mais pequenos do que as fêmeas, terminam a fase de pupa mais cedo, movem-se no interior do sícono até encontrarem as fêmeas, que inseminam, por vezes, ainda na fase de pupa. Cumprida esta função, os machos fazem uso das suas robustas mandíbulas para criarem túneis que terminam no ostíolo, o qual alargam em diâmetro. Nesta fase, os machos podem cair e morrer no solo ou morrer dentro do figo. Enquanto o corpo da sua progenitora foi absorvido ainda numa fase imatura do figo, os machos morrem numa fase avançada de maturação do figo; deste modo, os vertebrados que ingerirem os figos estão, simultaneamente, a ingerir os corpos dos machos mortos. As suas irmãs atingem a fase adulta quando as anteras das flores masculinas estão prontas para libertar o pólen. Em seguida, rastejam pelos túneis criados pelos machos, em direção ao ostíolo, encontrando, aí, as anteras com os grãos de pólen que aderem aos seus corpos e que são armazenados passivamente nas suas pregas intersegmentares. Isto ocorre porque da passagem do estado de pupa para o estado adulto, o corpo das vespas perde água, o que promove a invaginação das membranas intersegmentares, formando-se, assim, dobras estreitas onde o pólen previamente espalhado sobre as membranas fica aprisionado⁴. As fêmeas saem do sícono, pelo ostíolo alargado, com as asas e as antenas intactas. Nesta fase, despendem tempo e energia a remover os grãos de pólen que aderiram às restantes partes do seu corpo⁴. Subsequentemente procuram os compostos voláteis emanados pelos síconos de outras figueiras. Esta mensagem química é detetada a uma distância máxima de seis metros, dando-lhes a informação de que aqueles síconos têm flores femininas prontas para serem polinizadas. A vespa fêmea entra, perde asas e antenas, e, em condições favoráveis encontrará flores femininas de estilete curto; caso contrário, morrerá sem descendência, mas efetuará a polinização passiva, não intencional, com o pólen que trouxe do figo onde nasceu. Isto ocorre porque num figo recetivo à polinização, a humidade é mais elevada, a vespa fica intumescida o que em conjugação com as contorções que efetua, expõe o pólen aprisionado nas pregas intersegmentares ao contacto com os estigmas recetivos⁴. Esta última situação ocorre quando as vespas

entram nos figos de figueiras da cultivar de *Smyrna*, cujas flores são todas de estilete longo. Caso a vespa efetue postura, as larvas morrem por falta de alimento porque a vespa não consegue ovipositar no ovário da flor de estilete longo⁵. Estas figueiras são funcionalmente fêmeas e os seus figos são muito apreciados pelos humanos. Contudo, para se desenvolverem, é necessário que a vespa os polinize, caso contrário os figos permanecem imaturos e caem. Se a vespa entrar em figos de *Capri* (*Ficus carica* var. *silvestris*), produzidos por figueiras funcionalmente machos, encontra flores masculinas e flores femininas de estilete curto onde pode depositar os seus óvulos e ovos. Para esta diferenciação sexual aparente contribuiu a simbiose reprodutora estabelecida entre a espécie *Ficus carica* L. e as vespas da espécie *Blastophaga psenes*. Ao longo de milhões de anos, no decurso da relação de interdependência entre as figueiras e as suas vespas polinizadoras, ocorreu coevolução, a qual se reflete na compatibilidade de tamanho entre o estilete de algumas flores e o ovíscapo das vespas⁶. As espécies do género *Ficus* são acentuadamente seletivas, no que respeita ao seu polinizador, e exercem um mecanismo pré-zigótico de isolamento reprodutivo, controlando, assim, o pólen que recebem. Conseguem-no pelo diâmetro do ostíolo, que se relaciona com a largura da cabeça das vespas polinizadoras (FIGURA 5), impedindo, deste modo, que as vespas polinizadoras acasalem, dentro do figo, com vespas de espécies próximas, o que mantém a integridade da espécie e reduz o fluxo génico entre espécies filogeneticamente próximas⁷.

Quando a fêmea entra num figo apercebe-se se outras fêmeas da sua espécie estão presentes no mesmo. Se for a única, entre a sua descendência constará um só macho, filho, o qual inseminará as suas irmãs. Contudo, se outras vespas já tiverem depositado os seus óvulos no mesmo figo, fecundará menor número dos seus óvulos, dando assim origem a uma descendência de machos quase tão numerosa como a de fêmeas. Conhecem-se 700 espécies de vespas polinizadoras de figueiras, embora alguns especialistas afirmem que são cerca de 2500¹.

Segundo Ferguson *et al.* (1990), coexistem dois tipos de figueiras: (1) as figueiras baforeiras (bravas), com flores femininas e masculinas, produtoras de pólen e de figos não edíveis, onde a descendência das vespas se cria e (2) as figueiras domésticas, com flores femininas e masculinas (incapazes de produzir pólen), produtoras de figos, que dependendo da cultivar, poderão necessitar de polinização. Quando o figo se desenvolve sem que ocorra polinização o mesmo continua a ser uma inflorescência de tecidos vegetativos pedunculares⁸.

O grupo das figueiras domésticas inclui três tipos de cultivares distintas: as Comuns, que têm uma ou duas produções anuais sem polinização obrigatória (figos *lampos* e figos *vindimos*); as *Smyrna* que precisam de polinização e que só produzem figos *vindimos*; e as *San Pedro* que produzem os lampos sem necessidade de polinização e os *vindimos* que a requerem⁹. Os figos *vindimos* das cultivares *Smyrna* e *San Pedro* caem se não ocorrer a polinização¹⁰. Por ser necessária a polinização, a *Ficus carica* var. *silvestris*, nativa da Europa Meridional e da Ásia Menor, foi introduzida, conjuntamente com a vespa da espécie *Blastophaga psenes*, na maioria dos países onde se cultivam figueiras, da espécie *Ficus carica* L..

O desenvolvimento dos figos *lampos* inicia-se no outono, interrompe-se no inverno, devido ao decréscimo da temperatura e do número de horas de luz, recomeça em março e termina em junho⁵. Estes figos inserem-se nos ramos castanhos, formados no ano anterior, têm epiderme fina, reduzido teor de sólidos solúveis, são hidratados e consomem-se frescos. O desenvolvimento dos figos *vindimos* inicia-se em abril e termina no final de julho e durante o mês de agosto. Inserem-se nos ramos novos (FIGURA 1), e os de algumas cultivares, como a *Lampa Preta*, precisam da polinização, caso contrário caem. Os de outras cultivares, como a *Pingo de Mel*, não

necessitam de polinização. Contudo, deseja-se que a polinização ocorra porque a formação de sementes aumenta o peso, o calibre, antecipa a maturação e melhora o sabor, tornando-o mais rico em ácido málico e cítrico¹¹. Por outro lado, a produção de figos polinizados é condicionada por fatores climáticos como os ventos fortes, que arrastam as vespas e dissipam os compostos voláteis que as orientam, e a precipitação que as impede de sair do figo ou as faz cair¹².

A Turquia, Egito, Marrocos e Argélia são os principais produtores e exportadores de figos¹³. Em Portugal, a produção de figo, maioritariamente para comercializar seco, ocorre, principalmente, nas seguintes regiões: Algarve, Moura, Torres Novas e Mirandela¹⁴.

A relação interespecífica entre vespas e figueiras pode decorrer paralelamente às estabelecidas entre as figueiras e outros insetos, ácaros e nemátodes, os quais, em geral, entram no figo para parasitar as figueiras¹⁵.

A dispersão das sementes é promovida pelos animais vertebrados que se alimentam dos figos. As sementes são transportadas no tubo digestivo destes animais e libertadas com as fezes, por vezes a quilómetros de distância da figueira-mãe, dando origem a novas figueiras.

O pressuposto de que a figueira foi domesticada há cerca de 6500 anos tem vindo a ser questionado, após a descoberta de figos nas ruínas de uma casa da aldeia Gilgal I — do início do neolítico — localizada no Vale do Baixo Jordão e que datam, aproximadamente, de 11400 a 11200 anos¹⁶. Os estudos efetuados a estes vestígios permitiram inferir que foram colhidos de árvores partenocárpicas, cultivadas por estaca, o que faz supor que o cultivo de figueiras precedeu, em cerca de 1000 anos, a domesticação dos cereais⁶.

REFERÊNCIAS

- ¹ DIONÍSIO, F., *Uma tampa para cada tacho. Conflitos Genéticos e Evolução*, Editorial Bizâncio, Lisboa. 2011.
- ² MABBERLEY, J. D., *Mabberley's Plant-Book. A portable dictionary of plants, their classification and uses. Fourth Edition*, Cambridge University Press. 2017.
- ³ http://www.floraiberica.es/floraiberica/texto/pdfs/03_062_01_Ficus.pdf.
- ⁴ GALIL, J., & NEEMAN, G., *Pollen Transfer and Pollination in the Common Fig (Ficus carica L.)*, *The New Phytologist*, 79, 1, 163–171. 1977.
- ⁵ SOUSA, R. M., *A polinização da figueira*, *Crisopa*, 16. 2007.
- ⁶ WEIBLEN, G. D., *Phylogenetic Relationships of Fig Wasps Pollinating Functionally Dioecious Ficus Based on Mitochondrial DNA Sequences and Morphology*, *Systematic Biology*, Volume 50, Issue 2, Pages 243–267. 2001.
- ⁷ WANG, G. et al., *The mechanism of pollinator specificity between two sympatric fig varieties: a combination of olfactory signals and contact cues*, *Annals of botany*, 111, 2, 173–181. 2013.
- ⁸ FERGUSON, L. et al., *The California fig industry*, *Horticultural Reviews*, 12, 409–490. 1990.
- ⁹ ESSID, A. et al., *Morphological characterization and pollen evaluation of some Tunisian ex situ planted caprifig (Ficus carica L.) ecotypes*, *South African Journal of Botany*, 111, 134–143. 2017.
- ¹⁰ STOVER, E. et al., *The fig: overview of an ancient fruit*, *HortScience*, 42, 1083–1087. 2007.
- ¹¹ VEBERIC R. & MKULIC-PETKOVSEK M., *Phytochemical composition of common fig (Ficus carica L.) cultivars*. In: Preedy V.R., Simmonds M.S.J. *Nutritional composition of fruit cultivars*, Londres, Reino Unido, Elsevier, 235–275. 2016.
- ¹² VIDAUD, J., *Le figuier. Paris, França*, Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes. 1997.
- ¹³ FAO, *FAOSTAT Crops*. 2020.
- ¹⁴ MONTEIRO, P. & SOUSA R. M., *Produção de figos lampos de qualidade. Direção Regional de Agricultura e Pesca de Lisboa e Vale do Tejo, Divisão de Modernização e Comunicação*, Lisboa. 2008.
- ¹⁵ PALMIERI, L. & PEREIRA, R., *The role of non-fig-wasp insects on fig tree biology, with a proposal of the F phase (Fallen figs)*, *Acta Oecologica*. 90. 2017. DOI: [10.1016/j.actao.2017.10.006](https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.10.006).
- ¹⁶ KISLEV, M. et al., *Early domesticated fig in Jordan Valley*, *Science*, Volume 312, Issue 5778, pp.1372–1374. 2006. DOI: [10.1126/science.1125910](https://doi.org/10.1126/science.1125910).