

TRAPAÇAS E ENGANOS: MIMETISMO FLORAL NA POLINIZAÇÃO POR ENGODO

CHEATING AND DECEPTION: FLORAL MIMICRY IN DECEPTIVE POLLINATION

^{1*}Renan Oliveira Alves Cardoso Kobal, ²Lucas Henrique de Almeida, ³Vinicius Marques Lopez

¹Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo, Brasil, e-mail: recokc@usp.br. ²Universidade Estadual Paulista, Assis, São Paulo. ³Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto, São Paulo.

RESUMO

A flor desempenha um papel fundamental na comunicação entre os polinizadores e as Angiospermas. Essa comunicação ocorre principalmente por meio de duas vias: a comunicação visual e a comunicação química. A comunicação visual é o processo principal, o que explica por que a maioria das flores possui cores que se destacam do ambiente. Por outro lado, a comunicação química desempenha um papel importante, com os perfumes florais atraindo os insetos e ativando seu sistema cognitivo de maneira ágil. Na maioria dos casos, a sinalização floral indica a presença de recursos essenciais para a alimentação, reprodução ou nidificação dos animais. No entanto, há casos em que ocorre polinização por engano, também conhecida como polinização por engodo, em que a flor sinaliza a presença de recursos, mas na realidade esses recursos não estão disponíveis. Assim, o presente trabalho apresenta uma visão das estratégias mais estudadas de polinização por engano, dentro de um contexto ecológico-evolutivo.

PALAVRAS-CHAVE: Interação inseto-planta, Coevolução, Mimetismo Batesiano

ABSTRACT

The flower plays a key role in communication between pollinators and Angiosperms. This communication occurs mainly in two ways: visual and chemical communication. Visual communication is the main process, which explains why most flowers have colors that stand out from the environment. On the other hand, chemical communication plays an important role, with floral scents attracting insects and activating their cognitive system faster. In most cases, floral signaling indicates the presence of resources for animal feeding, reproduction or nesting. However, there are cases where deceptive pollination where the nonrewarding flower mimics a rewarding one. Thus, the present work presents an overview of the most studied deceptive pollination strategies, within an ecological-evolutionary context.

KEYWORDS: Insect-Plant Interaction, Coevolution, Batesian Mimicry

INTRODUÇÃO

As interações entre plantas e polinizadores são mediadas principalmente pelas flores. A sinalização floral desempenha um papel crucial para garantir que os animais encontrem as flores no ambiente e sejam atraídos a visitá-las⁽¹⁾. Essa sinalização floral deve ser eficiente para atrair os polinizadores de forma eficaz⁽²⁾. Por outro lado, é importante que os polinizadores tenham uma capacidade cognitiva eficiente para interpretar os sinais florais, uma vez que cerca de 90% das espécies de Angiospermas dependem dos animais para realizar a polinização⁽³⁾.

Os polinizadores foram os responsáveis por selecionar os canais sensoriais de comunicação com as plantas, importante ressaltar que os animais possuem complexidade cognitiva muito variada, já que animais invertebrados e vertebrados atuam como polinizadores^(3,4). Essa diversidade cognitiva está relacionada à variedade de canais sensoriais utilizados pelos polinizadores para detectar e reconhecer flores e suas recompensas, incluindo a cor, o aroma, a forma e a textura⁽⁵⁾. Nesse contexto, as plantas desenvolveram estratégias para atrair diferentes tipos de polinizadores, adaptando suas sinais para corresponder às preferências desses animais e aumentar suas chances de sucesso reprodutivo⁽⁶⁾. Portanto, essas interações entre polinizadores e plantas moldaram a evolução dos diferentes canais sensoriais na comunicação e coevolução entre esses organismos⁽⁵⁾.

As flores utilizam principalmente os canais químicos e visuais dos polinizadores para atrair sua atenção e garantir a transferência eficiente do pólen^(5,7,8). Através de características como tamanho, simetria, morfologia e coloração, as flores ativam os canais visuais dos visitantes florais, atraindo-os visualmente para sua localização. Outra forma de atração são os canais químicos que estão relacionados aos compostos orgânicos volatilizados emitidos pelas flores^(9,10). Embora a comunicação visual seja a mais utilizada pelas flores, a comunicação química (olfativa) possui a vantagem de ser percebida a maiores distâncias em comparação com os sinais visuais⁽¹¹⁾. Para determinados grupos, como as abelhas,

a comunicação olfativa pode alcançar o sistema cognitivo com maior eficiência e levar a uma duração mais longa da memória associativa em relação aos sinais visuais e recursos florais⁽²⁾.

Uma vantagem adicional ocorre nos sistemas de polinização noturna, principalmente devido ao fato de que a luminosidade afeta os canais sensoriais visuais, ao contrário dos canais olfativos⁽¹²⁾. Nesses casos, os perfumes florais desempenham um papel eficiente ao direcionar os polinizadores durante encontros com flores em ambientes fechados, como florestas densas, e em condições de baixa luminosidade⁽¹³⁾. Esse fenômeno, denominado de síndromes de polinização por animais noturnos, são caracterizadas pela presença de aromas intensos exalados pelas flores. Diversos estão relacionada a essa síndrome, como por exemplo, besouros, morcegos mariposas e mais recentemente, abelhas noturnas associados a essa categoria polinização noturna^(14,15).

As informações transmitidas pelas flores servem para indicar aos animais a presença de um recurso disponível (pólen, néctar, óleo entre outros)⁽¹⁶⁾. No entanto, a sinalização pode ser desonesta quando o recurso floral não está presente⁽¹⁷⁾. Por exemplo, a maioria das flores emite voláteis florais honestos para os polinizadores⁽¹⁸⁾. No entanto, diversas espécies de plantas manipulam o comportamento dos polinizadores com sinais desonestos, resultando em sistemas de polinização conhecidos como polinização por engodo (ou por engano), onde há um sinal mas não há recurso floral^(19,20). Em outras palavras, na polinização por engodo, as flores atraem os animais ao imitar um recurso necessário ao polinizador, como um parceiro sexual, uma fonte de alimento ou sítios de oviposição⁽²¹⁾.

Quando os polinizadores não conseguem diferenciar uma flor com recurso de outra sem recurso por estas apresentarem padrões morfológico semelhantes chamamos esse mimetismo de mimetismo batesiano^(19,22). O mimetismo batesiano tem sido o principal meio de explicar os sistemas de polinização em orquídeas, grupo com maior registro de espécies de polinização por engano⁽²⁰⁾. Dentre as sinalizações florais mais imitadas pelas orquídeas estão os perfumes e as

cores^(23,24). Para inferir a ocorrência de mimetismo batesiano nos estudos de polinização podemos observar se a flor mimética aciona o mesmo comportamento do polinizador que é realizado no modelo^(25,26).

Além do mimetismo batesiano as flores podem explorar as preferências inatas dos polinizadores⁽²⁷⁾. O sistema cognitivo dos insetos possuem preferências inatas que podem estimular a atração por determinados padrões florais, por exemplo abelhas preferem flores que apresentam guias de néctar^(28,29). Desta forma, as plantas polinizadas por engano podem explorar o sistema sensorial dos polinizadores ao emitir um sinal inatamente preferido por ele, essa estratégia pode ser mais comum que o mimetismo. Existem muitos casos de orquídeas que são polinizadas por engano mesmo sem mimetizar outra espécie no ambiente⁽³⁰⁾.

Nesse sentido, nosso objetivo neste trabalho é apresentar, em seções específicas, as estratégias de polinização por engodo mais amplamente estudadas até o momento. Em cada seção, forneceremos exemplos detalhados de plantas que utilizam tais estratégias para enganar os insetos polinizadores e assegurar a polinização. Por fim, elaboraremos uma conclusão que destacará as lacunas de conhecimento existentes nos sistemas de polinização por engodo.

METODOLOGIA

As informações apresentadas neste trabalho foram compiladas de artigos selecionados em plataformas como Google Scholar, Portal Periódico CAPES e Web of Science. Para garantir a organização e embasamento adequados, foram utilizados artigos clássicos, amplamente citados e recentes. Embora não tenhamos usado um conjunto específico de palavras-chave, cada artigo foi analisado para identificar os tipos de polinização por engodo mencionados. Com base nessa análise, organizamos e classificamos esses tipos de interações em três seções principais: i) Mimetismo pelo padrão floral; ii) Mimetismo sexual (pseudocópula); e iii) Mimetismo de sítios de oviposição.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

MIMETISMO DO PADRÃO FLORAL

As flores exibem padrões morfológicos que são reconhecidos de forma inata pelos visitantes florais. Por exemplo, diversos estudos têm demonstrado as preferências das abelhas em relação a certos padrões, como cor, simetria, tamanho, complexidade, presença de guias de néctar e o plano de fundo no qual as flores estão inseridas^(27,29,31). Além do comportamento inato, os polinizadores podem aprender e relacionar os sinais florais com a qualidade do recurso^(32,33). Portanto, é comum que algumas espécies de plantas explorem o display floral que corresponde às imagens de busca inata dos polinizadores, tornando esse tipo de polinização por engodo bastante comum. No contexto da polinização por engodo, as flores não fornecem recursos aos visitantes florais, mas enganam os animais por meio de sua morfologia e cores semelhantes às de outras espécies que oferecem recursos^(5,34).

A classificação dos polinizadores em generalistas ou especialistas está intimamente relacionada ao fenômeno do mimetismo floral. Os polinizadores generalistas são aqueles que visitam uma ampla variedade de flores de diferentes espécies. Eles têm preferências menos específicas em relação às características florais, como cor, forma e odor. Um exemplo interessante de polinização por engodo generalista é observado na *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae). Essa espécie de orquídea não fornece recursos aos visitantes, como néctar ou pólen, e não emite perfumes florais. No entanto, ela atrai polinizadores, como espécies de *Bombus* (Apidae), por meio de características morfológicas específicas. Estudos conduzidos por Borba e Braga (2003)⁽³⁴⁾ revelaram que a *P. corcovadensis* não imita outras flores presentes no mesmo ambiente, o que sugere que ela segue um modelo de polinização generalista. Chamamos de modelo generalista porque as flores atraem várias espécies de insetos, não tem especificidade atrativa.

Por outro lado, os polinizadores especialistas são mais exigentes em relação às características florais e possuem preferências específicas. Um exemplo de sistema de polinização por engodo que envolve polinizadores mais especializados, abelhas com estrutura e comportamento específico para remoção do óleo floral, foi registrado por Sazima e Sazima (1989)⁽³⁵⁾. Eles observaram indivíduos de *Banisteriopsis muricata* e *Heteropterys intermedia* (Malpighiaceae) em que ocorriam indivíduos autônomos em ambas as espécies. Alguns organismos (i.e., modelos) apresentavam glândulas de óleo floral, enquanto outros indivíduos - i.e, mímicos, não possuíam essa glândula. As abelhas dos gêneros *Epicharis* e *Centris* (Apidae), que possuem comportamento e estruturas específicas para coleta de óleo (ver descrição do comportamento em Alves dos Santos et al. 2007⁽³⁶⁾) realizavam a polinização mesmo nas flores sem glândulas. No entanto, as visitas das abelhas nas flores sem glândulas eram mais breves em relação as flores com recurso (observação pessoal, Renan Kobal). Em populações onde ocorrem organismos modelos e mímicos, é observado o princípio do Mimetismo Batesiano, em que a população de mímicos persiste quando a abundância de modelos é relativamente maior^(22,37). Portanto, o mimetismo floral é uma estratégia evolutiva que permite que as plantas atraiam polinizadores especialistas imitando as características de outras plantas polinizadas por esses polinizadores. Isso aumenta as chances de sucesso na polinização e promove a reprodução eficiente das plantas miméticas.

MIMETISMO SEXUAL (PSEUDOCÓPULA)

Uma interação específica bem relatada na literatura é a polinização por pseudocópula, onde flores emitem voláteis orgânicos semelhantes aos feromônios sexuais produzidos por fêmeas de insetos (Ayasse et al. 2000)⁽³⁸⁾. Essa estratégia atrai os machos dos insetos, que são atraídos para as estruturas reprodutivas das plantas e tentam copular com as flores, resultando na polinização por engano. A morfologia floral dessas espécies muitas vezes imita a estrutura corporal dos insetos fêmeas, proporcionando estímulos químicos e táteis aos

polinizadores^(39,40). Em alguns casos, os insetos machos acabam ejaculando nas pétalas⁽¹⁷⁾. Um exemplo bem conhecido desse tipo de interação ocorre entre a orquídea *Ophrys sphegodes* (Orchidaceae) e *Andrena nigroaenea* (Apidae)⁽⁴¹⁾. As flores da *Ophrys sphegodes* imitam a aparência e o odor da fêmea da abelha, atraindo os machos enganosamente para a tentativa de cópula. Essa relação de mimetismo sexual é bastante intrigante e tem sido extensivamente estudada na literatura. Além das abelhas, também existem registros na literatura de vespas e besouros atuando como polinizadores em interações por pseudocópula^(17,42). No entanto, é importante ressaltar que a polinização por pseudocópula é mais frequentemente observada em espécies de orquídeas, que desenvolveram uma relação intrínseca e especializada com seus polinizadores.

Uma hipótese interessante sobre a origem da polinização por pseudocópula sugere que os voláteis florais tiveram inicialmente a função de atrair insetos predadores de herbívoros que atacam as plantas, esses voláteis florais eram semelhantes aos feromônios dos predadores e posteriormente os predadores passaram a agir como polinizadores^(43,44). Essa associação entre plantas e polinizadores predadores posteriormente evoluiu para uma especialização planta-polinizador, resultando em maior eficiência na polinização em comparação com outros sistemas de polinização por engodo⁽²⁴⁾. Nesse caso, a planta se beneficia tanto ao atrair polinizadores para a transferência de pólen quanto ao receber proteção contra herbívoros indesejáveis. Por outro lado, a dependência de uma relação de polinização muito específica pode ser arriscada para a planta. Se a planta possuir apenas um polinizador específico e ocorrer algum evento que leve à extinção desse polinizador, a população de plantas não será mais polinizada e não produzirá sementes, o que pode colocar em risco a existência dessa população de plantas naquela localidade^(16,45).

MIMETISMO DE SÍTIOS DE OVIPOSIÇÃO

Outro sistema de polinização por engodo bem documentado na literatura envolve flores que emitem perfumes fétidos, semelhantes aos odores de animais

em decomposição ou esterco, para atrair insetos, principalmente besouros e moscas. Esses insetos são atraídos pelos odores desagradáveis (i.e., de um ponto de vista humano) porque são locais onde as fêmeas procuram depositar seus ovos, já que as larvas são saprófagas ou coprófagas⁽²¹⁾. Um exemplo desse tipo de polinização ocorre em *Satyrium pumilum* (Orchidaceae), que libera voláteis florais semelhantes aos corpos de animais em decomposição, enganando as moscas e tornando-as polinizadoras quando entram em contato com as estruturas reprodutivas da planta enquanto procuram locais de oviposição⁽⁴⁶⁾. Nesse caso, a planta se beneficia da polinização, mas as moscas têm seu sucesso reprodutivo prejudicado quando depositam ovos nas flores⁽⁴⁷⁾. De forma semelhante, espécies de *Amorphophallus*, *Arum* e *Sauromatum* (Araceae) também utilizam polinização por engodo para atrair besouros que procuram sítios de oviposição. As flores dessas plantas emitem escatol, um composto orgânico volátil presente no aroma floral que imita o cheiro de esterco, atraindo besouros coprófagos dos gêneros *Heliocopris* e *Aphodius* (Scarabaeidae)⁽⁴⁸⁾.

Esses exemplos destacam como as plantas podem explorar os sentidos dos insetos, como o olfato, para atrair polinizadores por meio de odores “repulsivos”. Embora possa parecer contraditório, a estratégia de emitir odores desagradáveis é eficaz na atração de polinizadores específicos que são atraídos por esses odores por razões relacionadas à sua ecologia reprodutiva. Essas interações evolutivamente complexas são um testemunho da incrível diversidade de estratégias de polinização encontradas na natureza.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

De fato, a área de sinalização desonesta na biologia da polinização ainda possui vários pontos obscuros e questões sem resposta. Uma das lacunas está na falta de uma caracterização do padrão dos visitantes florais em relação às flores sem recurso. Ainda não sabemos se as espécies enganadas são principalmente solitárias ou sociais, nem quais grupos de animais estão mais envolvidos nessa

interação. Além disso, questões como quantas visitas são necessárias para que os polinizadores deixem de visitar uma flor sem recurso ainda estão em aberto. Do ponto de vista botânico, também faltam informações sobre porque a família Orchidaceae é a melhor representada nesse tipo de polinização. Embora o sistema de polinização por engodo ocorra em várias famílias vegetais, especialmente em orquídeas, há uma necessidade de compreender as razões por trás dessa predominância, especialmente considerando que esse sistema surgiu independentemente em vários táxons dentro de Orchidaceae^(49,50).

Grande parte dos estudos sobre polinização por engodo são provenientes de regiões temperadas do planeta, e investigações nas regiões tropicais podem ser promissoras, considerando que existam mais plantas dependentes de polinizadores nessas áreas⁽³⁾. A sinalização desonesta é amplamente encontrada nos sistemas de polinização, com destaque para as espécies de orquídeas, que têm o maior registro de polinização por engano, especialmente aquelas que emitem voláteis florais que imitam um recurso relacionado à reprodução dos insetos^(8,50). Existem diferentes estratégias para enganar os polinizadores, e essa interação gera custos para os animais, incluindo custos no sucesso reprodutivo. No entanto, a polinização por engodo continua sendo uma estratégia reprodutiva utilizada pelas plantas, sem excluir completamente os polinizadores, o que torna esse sistema um tema de estudo envolvendo teorias ecológicas e evolutivas^(16,17,19). Portanto, a investigação dessas lacunas de conhecimento e a realização de estudos em diferentes regiões e com diferentes grupos de plantas e polinizadores são fundamentais para a compreensão completa dos mecanismos e das implicações evolutivas e ecológicas da polinização por engodo.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi financiado pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (proc. 142299/2020-0).

REFERÊNCIAS

- (1) Budečević, S.; Hočevár, K.; Jovanović, SM; Vuleta, A. 2023. Phenotypic Selection on Flower Traits in Food-Deceptive Plant *Iris pumila* L.: The Role of Pollinators. *Symmetry*, 15(6): 1149. <http://dx.doi.org/10.3390/sym15061149>
- (2) Kunze, J. ; Gumbert, A. 2001. The combined effect of color and odor on flower choice behavior of bumble bees in flower mimicry systems. *Behavioral Ecology* 12: 447–456. <https://doi.org/10.1093/beheco/12.4.447>.
- (3) Ollerton, J.; Winfree, R.; Tarrant, S. 2001. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120: 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>.
- (4) Knudsen, JT.; Tollsten, L.; Groth, I.; Bergström, G.; Raguso, RA. 2004. Trends in floral scent chemistry in pollination syndromes: Floral scent composition in hummingbird-pollinated taxa. *Botanical Journal of Linnean Society* 146: 191–199. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00329.x>.
- (5) Melo, LRF. et al. 2018. Como as Abelhas Percebem as Flores e Por Que Isto é Importante? *Oecologia Australis* 22: 362–389. <https://doi.org/10.4257/oeco.2018.2204.03>.
- (6) Van der Kooi, CJ.; Spaethe, J.; Leonhardt, SD. 2022. Editorial: Sensory ecology of plant-pollinator interactions. *Front. Ecol. Evol.* 10.
- (7) Stang, M. 2007. The structure of flower visitation webs: how morphology and abundance affect interaction patterns between flowers and flower visitors. Retrieved from: <https://hdl.handle.net/1887/12411>.
- (8) Schiestl, FP. 2010. The evolution of floral scent and insect chemical communication. *Ecology Letters* 13: 643–656. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01451.x>.
- (9) Dötterl, S.; Vereecken, NJ. 2010. The chemical ecology and evolution of bee–flower interactions: a review and perspectives. The present review is one in the special series of reviews on animal–plant interactions. *Canadian Journal of Zoology* 88: 668–697. <https://doi.org/10.1139/Z10-031>.
- (10) Lunau, K.; Unseld, K.; Wolter, F. 2009. Visual detection of diminutive floral guides in the bumblebee *Bombus terrestris* and in the honeybee *Apis mellifera*. *The Journal of Comparative Physiology A* 195: 1121–1130. <https://doi.org/10.1007/s00359-009-0484-x>

- (11) Shivanna, K. R. 2014. Biotic Pollination. In: A. Maciel-Silva & C. K. Porto (Eds.), *Reproductive Biology of Plants*. pp. 218–267. CRC Press.
<https://doi.org/10.1201/b16535>
- (12) Cordeiro, GD.; Pinheiro, M.; Dötterl, S.; Alves-dos-Santos, I. 2017. Pollination of *Campomanesia phaea* (Myrtaceae) by night-active bees: a new nocturnal pollination system mediated by floral scent. *Plant Biology* 19: 132–139.
<https://doi.org/10.1111/plb.12520>.
- (13) Krug, C. et al. 2018. Nocturnal bee pollinators are attracted to guarana flowers by their scents. *Frontiers in Plant Science* 9: 1–6.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01072>.
- (14) Macgregor, CJ.; Scott-Brown, AS. 2020. Nocturnal pollination: an overlooked ecosystem service vulnerable to environmental change. *Emerging Topics in Life Science* 4: 19–32. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190134>.
- (15) Cordeiro, GD. et al. 2014. Nocturnal Bees as Crop Pollinators. *Agronomy* 11: 1014. <https://doi.org/10.3390/agronomy11051014>.
- (16) Barônio, GJ. et al. 2016. Plantas, polinizadores e algumas articulações da biologia da polinização com a teoria ecológica. *Rodriguésia* 67: 275–293.
<https://doi.org/10.1590/2175-7860201667201>.
- (17) Cohen, C. et al. 2021. Sexual deception of a beetle pollinator through floral mimicry. *Current Biology* 31: 1962–1969.e6.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.03.037>.
- (18) Schiestl, FP. 2014. Ecology and evolution of floral volatile-mediated information transfer in plants. *New Phytology* 206: 571–577.
<https://doi.org/10.1111/nph.13243>.
- (19) Dafni, A. 1984. Mimicry and Deception in Pollination. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 259–278.
- (20) Jersáková, J.; Johnson, SD.; Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews* 81: 219–235.
<https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>.
- (21) Schiestl, FP.; Johnson, SD. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution* 28: 307–315.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.019>.
- (22) Newman, E.; Anderson, B.; Johnson, SD. 2012. Flower colour adaptation in a mimetic orchid. *Proceedings of the Royal Society B Biological Science* 279:

2309–2313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2375>.

(23) Perkins, J.; Hayashi, T.; Peakall, R.; Flematti, GR.; Bohman, B. 2023. The volatile chemistry of orchid pollination. *Natural Product Reports* 40: 819–839. <https://doi.org/10.1039/D2NP00060A>.

(24) Scopece, G.; Cozzolino, S.; Johnson, SD.; Schiestl, FP. 2010. Pollination Efficiency and the Evolution of Specialized Deceptive Pollination Systems. *The American Naturalist* 175: 98–105. <https://doi.org/10.1086/648555>.

(25) Sazima, MS.; Sazima, I. 1989. Oil-Gathering Bees Visit Flowers of E glandular Morphs of the Oil-Producing Malpighiaceae†. *Botanica Acta* 102: 106–111. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1989.tb00073.x>.

(26) Alves-Dos-Santos, I.; Da Silva, CI.; Pinheiro, M.; De Matos Peixoto Kleinert, A. 2016. Artigo de Opinião / Point of View Paper: Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguesia* 67; 295–307.

(27) Lunau, K.; Maier, EJ. 1995. Innate colour preferences of flower visitors. *Journal of Comparative Physiology A* 177: 1–19. <https://doi.org/10.1007/BF00243394>.

(28) Farina, WM.; Arenas, A.; Díaz, PC.; Susic Martin, C.; Estravis Barcala, MC. 2020. Learning of a Mimic Odor within Beehives Improves Pollination Service Efficiency in a Commercial Crop. *Current Biology* 30: 4284-4290.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.018>.

(29) Lunau, K.; Fieselmann, G.; Heuschen, B.; Van De Loo, A. 2006. Visual targeting of components of floral colour patterns in flower-native bumblebees (*Bombus terrestris*; Apidae). *Naturwissenschaften* 93: 325–328. <https://doi.org/10.1007/s00114-006-0105-2>.

(30) Jersáková, J.; Johnson, S. D.; Kindlmann, P. 2006. Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological reviews*, 81(2), 219-235. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006986>

(31) Lunau, K.; Wacht, S.; Chittka, L. 1996. Color choices of naive bumble bees and their implications for color perception. *Journal of Comparative Physiology A*. 178: 13. <https://doi.org/10.1007/BF00190178>.

(32) Wright, GA. et al. 2013. Caffeine in floral nectar enhances a pollinator's memory of reward. *Science* 339: 1202–1204. <https://doi.org/10.1126/science.1228806>.

- (33) Von Helversen, O.; Winkler, L.; Bestmann, H. J. 2000. Sulphur-containing “perfumes” attract flower-visiting bats. *Journal of Comparative Physiology A Sensory, Neural, Behav. Physiol.* 186: 143–153. <https://doi.org/10.1007/s003590050014>.
- (34) Borba, EL; Braga, PIS. 2003. Biologia reprodutiva de *Pseudolaelia corcovadensis* (Orchidaceae): melitofilia e autocompatibilidade em uma Laeliinae basal. *Revista Brasileira de Botânica* 26: 541–549. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042003000400013>.
- (35) Sazima, M.; Sazima, I. (1989). Oil- Gathering Bees Visit Flowers of Eglanular Morphs of the Oil- Producing Malpighiaceae. *Botanica Acta*, 102(1), 106-111. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.1989.tb00073.x>
- (36) Alves dos Santos, I.; Machado, C.; Cristina, M. 2007. História Natural das Abelhas Coletoras de Óleo. *Oecologia Brasiliensis* 11: 544–557. <https://doi.org/10.4257/oeco.2007.1104.06>.
- (37) Johnson, SD.; Midgley, JJ. 1997. Fly pollination of *Gorteria diffusa* (Asteraceae), and a possible mimetic function for dark spots on the capitulum. *American Journal of Botany* 84: 429–436. <https://doi.org/10.2307/2446018>.
- (38) Ayasse, M.; Schiestl, F. P.; Paulus, H. F.; Löfstedt, C.; Hansson, B.; Ibarra, F.; Francke, W. 2000. Evolution of reproductive strategies in the sexually deceptive orchid *Ophrys sphegodes*: how does flower- specific variation of odor signals influence reproductive success?. *Evolution*, 54(6). <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb01243.x>
- (39) Gaskett, AC. 2012. Floral shape mimicry and variation in sexually deceptive orchids with a shared pollinator. *Biological Journal of the Linnean Society* 106: 469–481. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2012.01902.x>.
- (40) LaFountain, AM.; Yuan, YW. 2023. Evolution: The art of deceptive pollination. *Current Biology* 33: R301–R303. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.03.027>.
- (41) Schiestl, F. P.; Ayasse, M.; Paulus, H. F.; Löfstedt, C.; Hansson, B. S.; Ibarra, F.; Francke, W. 1999. Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*, 399(6735), 421-421. <https://doi.org/10.1038/20829>
- (42) Schiestl, FP. et al. 2003. The Chemistry of Sexual Deception in an Orchid-Wasp Pollination System. *Science* 302: 437–438. <https://doi.org/10.1126/science.1087835>.

- (43) Gang, DR. 2005. Evolution of Flavor and Scents. *Annual Review of Plant Biology* 56: 301–325. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.56.032604.144128>.
- (44) Gaskett, AC. 2011. Orchid pollination by sexual deception: pollinator perspectives. *Biological Reviews* 86: 33–75. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00134.x>.
- (45) Schweiger, O. et al. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews* 85, 777–795. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00125.x>.
- (46) Van Der Niet, T.; Hansen, DM.; Johnson, SD. 2011. Carrion mimicry in a South African orchid: Flowers attract a narrow subset of the fly assemblage on animal carcasses. *Annals of Botany* 107: 981–992. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr048>.
- (47) Borba, E. 2001. Pollinator Specificity and Convergence in Fly-pollinated *Pleurothallis* (Orchidaceae) Species: A Multiple Population Approach. *Annals of Botany* 88: 75–88. <https://doi.org/10.1006/anbo.2001.1434>.
- (48) Schiestl, FP.; Dötterl, S. 2012. The Evolution of Floral Scent and Olfactory Preferences in Pollinators: Coevolution or Pre-existing bias? *Evolution* (N. Y). 66: 2042–2055. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2012.01593.x>.
- (49) Schiestl, FP.; Ayasse, M. 2002. Do changes in floral odor cause speciation in sexually deceptive orchids? *Plant Systematics and Evolution* 234: 111–119. <http://www.jstor.org/stable/23644998>.
- (50) Schiestl, FP. 2005. On the success of a swindle: pollination by deception in orchids. *Naturwissenschaften* 92: 255–264. <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0636-y>.