

POLINIZAÇÃO E SISTEMA REPRODUTIVO DE *Acanthaceae* Juss. NO BRASIL: UMA REVISÃO

POLLINATION AND REPRODUCTIVE SYSTEM OF *Acanthaceae* Juss. IN BRAZIL: A REVIEW

Raphael MATIAS¹; Hélder CONSOLARO²

1. Programa de Pós-graduação em Biodiversidade Vegetal, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, GO, Brasil. rapha-matias@hotmail.com; 2. Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Goiás, Regional Catalão, Av. Lamartine Pinto de Avelar, 1120, Setor Universitário, Catalão, GO, Brasil.

RESUMO: Estudos que envolvem aspectos da polinização e sistema reprodutivo em Angiospermas são fundamentais para a compreensão de diversos processos ecológicos e evolutivos. Desta forma, foi realizada uma revisão bibliográfica com o objetivo de compilar informações sobre a polinização e o sistema reprodutivo encontrados na família *Acanthaceae* Juss. no Brasil. Um total de 30 estudos, com 31 espécies, fizeram parte da presente revisão. Quanto a distribuição geográfica e domínio fitogeográfico, a região Sudeste (50%) e o bioma Mata Atlântica (56,7%) apresentaram a maior proporção de estudos. Quatro síndromes de polinização foram registradas, sendo elas: troquilofilia, melitofilia, psicofilia e quiropterofilia, sendo a troquilofilia predominante (79,31% das espécies). Consequentemente, beija-flores foi o grupo mais comum de visitantes florais, interagindo com 86,2% das espécies, sendo *Phaethornis pretrei* o principal beija-flor visitante. Outros grupos de visitantes também foram registrados, como abelhas (segundo principal grupo), borboletas, morcegos, mariposas, vespas, moscas e besouros. Das 17 espécies estudadas no Brasil quanto ao sistema reprodutivo, todas apresentaram flores andróginas, sendo 16 espécies (94,1%) autocompatíveis. Fatores intrínsecos como a hercogamia e a dicogamia foram comuns em espécies de *Acanthaceae*, constituindo mecanismos que minimizam a interferência entre as funções masculina e feminina em flores andróginas e maximizam a polinização cruzada. Aproximadamente, 41,2% das espécies exibiram autopolinização espontânea, isto é, produção de frutos sem a necessidade de agentes polinizadores. Estratégias reprodutivas como a cleistogamia e a agamospermia também foram registradas nas espécies de *Acanthaceae* no Brasil. Contudo, mais estudos a respeito da polinização e sistema reprodutivo com acantáceas brasileiras precisam ser desenvolvidos, para ampliar a amostragem e, então subsidiar mais as estimativas desta revisão.

PALAVRAS-CHAVE: Autocompatibilidade. Beija-flores. Troquilofilia. Visitantes florais.

INTRODUÇÃO

A polinização é considerada a primeira etapa da reprodução sexuada das Angiospermas, sendo que, aproximadamente, 94% das plantas das regiões tropicais necessitam de animais para realizar tal processo (OLLERTON et al., 2011). A relação planta-polinizador é mutualística, uma vez que as espécies vegetais oferecem recursos (*e.g.*, néctar, pólen, óleo, perfumes) aos polinizadores e, consequentemente, estes promovem o fluxo de pólen durante seu forrageamento (RICKLEFS, 2010). As Angiospermas são extremamente diversas em seus atributos florais (DAFNI et al., 2005) e o conjunto de algumas características como a coloração, forma, tamanho, perfume, tipo de recurso e quantidade oferecida, podem favorecer a atratividade de diferentes tipos de animais (FAEGRI; VAN DER PIJL, 1979). Tal conceito tem sido, tradicionalmente, chamado de síndrome de polinização e, embora a capacidade de prever o espectro de polinizadores possa ser limitada, as síndromes podem descrever padrões de adaptações florais em alguns grupos de plantas (FENSTER et

al., 2004). A classificação das síndromes de polinização tem contribuído muito para o desenvolvimento da biologia da polinização (OLLERTON et al., 2009), auxiliando na compreensão dos mecanismos de diversificação floral, sendo fundamental na organização dos polinizadores em grupos funcionais, de acordo com os tipos de pressão seletiva semelhantes que eles exercem (FENSTER et al., 2004). Contudo, estudos em diversas comunidades tem sugerido uma análise mais detalhada, pois essa categorização pode mascarar condições intermediárias (*e.g.*, flores com características de duas síndromes) e as inúmeras relações difusas e oportunistas dos visitantes florais, principalmente em regiões com alta diversidade (RAMALHO; BATISTA, 2005; OLLERTON et al., 2009).

Há muita informação na literatura a respeito dos sistemas de reprodução sexuada existentes em plantas tropicais e eles são essenciais para determinar o fluxo gênico e a diferenciação genética entre as populações (SCARIOT et al., 1991). A eficiência ou não de um determinado sistema reprodutivo se dá pela combinação de várias

características, como mecanismos genéticos (autoincompatibilidade), sexualidade floral (androgynismo, monoiccia, dioiccia e suas variações), variação temporal da maturação das estruturas sexuais (dicogamia) e barreiras morfológicas nas flores (e.g., hercogamia) (BAWA; BEACH, 1981). Em ambientes onde ocorrem intensas interações bióticas e abióticas, aparentemente, a seleção de tais elementos é favorecida, pois há um aumento da recombinação genética mediante a fecundação cruzada (LLOYD, 1980). Portanto, estas características reprodutivas mencionadas acima, isoladas ou em conjunto, afetam diretamente a taxa de autofecundação ou xenogamia nas espécies.

A família Acanthaceae possui cerca de 200 gêneros e 3.000 espécies (SOUZA; LORENZI, 2012), sendo bem representada nos trópicos e nas regiões temperadas, tendo o Brasil, Indomálsia, África e América Central como os principais centros de distribuição (BARROSO, 1986). No Brasil, ocorrem, aproximadamente, 41 gêneros e 445 espécies (PROFICE et al., 2013), com sua maior riqueza localizada na Mata Atlântica e nas formações florestais mesófilas das regiões Sudeste e Centro-Oeste (KAMEYAMA, 2006). Os dois gêneros neotropicais de maior expressividade são *Justicia* L., com cerca de 400 espécies e *Ruellia* L., apresentando aproximadamente 200 espécies (JUDD et al., 2009). Muitas espécies da família são comumente cultivadas (JUDD et al., 2009; VILAR, 2009; SOUZA; LORENZI, 2012), possuindo alto valor ornamental, tanto por suas brácteas, flores ou, em certos casos, por suas folhas variegadas (BARROSO, 1986).

Acanthaceae, atualmente, pertence à ordem Lamiales (Eurosídeas I), que compreende cerca de 22 famílias, sendo que as principais são Lamiaceae, Lentibulariaceae, Bignoniaceae, Verbenaceae, Gesneriaceae, Oleaceae, Scrophulariaceae, Orobanchaceae, Plantaginaceae e Acanthaceae (JUDD et al., 2009). A monofilia da ordem é bem suportada e a maioria dos integrantes apresentam flores bilabiadas e zigomorfas. Tradicionalmente, Acanthaceae é subdividida em quatro subfamílias: Nelsonioideae, Thunbergioideae, Mendoncioideae e Acanthoideae, sendo a última constituída por duas tribos (Acantheae e Ruellieae) (LINDAU, 1895; HEDRÉN et al., 1995). Análises filogenéticas recentes incluem o gênero *Avicennia* L. em Acanthaceae, sendo considerado algumas vezes como grupo irmão de Thunbergioideae (SCHWARZBACH; MCDADE, 2002; BORG et al., 2008; MCDADE et al., 2008) ou Acanthoideae (MCDADE et al., 2008). Contudo, ajustes taxonômicos e filogenéticos ainda são necessários

para definir o posicionamento deste gênero como pertencente a alguma subfamília ou, até mesmo, a real necessidade de criação de uma nova subfamília para sua alocação (e.g., Avicennioideae; SCHWARZBACH; MCDADE, 2002).

Estudos sobre sistemas de polinização que levam em consideração informações filogenéticas da família Acanthaceae são escassos, sendo realizado apenas com espécies do gênero *Ruellia* (tribo Ruellieae) no Novo e Velho Mundo (TRIPP; MANOS, 2008). Nestas espécies estudadas de *Ruellia*, foi observada uma grande diversidade floral, principalmente na coloração das pétalas, de modo que esta variedade floral funciona como um preditivo dos diferentes grupos de polinizadores, como abelhas, beija-flores, mariposas, morcegos e borboletas (TRIPP; MANOS, 2008). As informações filogenéticas obtidas indicam que os quatro principais sistemas de polinização encontrados em *Ruellia* (abelhas, beija-flores, morcegos e mariposas) surgiram várias vezes durante a história evolutiva do grupo e que transições bidirecionais entre estes sistemas de polinização ocorrem, demonstrando que a especialização floral não, necessariamente, representa um “beco evolutivo sem saída” no sistema reprodutivo de um grupo (TRIPP; MANOS, 2008). Contudo, mais estudos são necessários para uma melhor compreensão da evolução dos sistemas de polinização na família Acanthaceae.

A compreensão de assuntos ligados a reprodução das Angiospermas, como por exemplo, o modo de polinização e o sistema reprodutivo das espécies, são importantes para o entendimento das funções e serviços ecossistêmicos. Desta forma, a presente revisão tem por objetivo sumarizar o conhecimento das interações ecológicas relacionadas à polinização das acantáceas brasileiras, assim como os sistemas reprodutivos encontrados em tal grupo de plantas. Espera-se que esta revisão possa representar um ponto de partida para futuras pesquisas enfocando aspectos da ecologia da polinização das espécies de Acanthaceae e de outras famílias importantes nas vegetações brasileiras.

Pesquisa bibliográfica

A revisão de literatura foi realizada utilizando a base de dados do Web of Science, Scientific Electronic Library Online (SciELO) e Google Scholar. Outros artigos, dissertações e teses dos acervos bibliográficos pessoais dos autores foram adicionados. Apenas espécies identificadas a nível específico e estudos desenvolvidos no Brasil, entre o período de janeiro de 1986 a fevereiro de

2014, foram incluídos na análise. Um padrão de pesquisa com base nas seguintes palavras, encontradas nos títulos, resumos ou palavras-chave, foram usados: abelhas, Acanthaceae, beija-flores, borboletas, Brasil, mariposas, morcegos, moscas, polinização, sistema reprodutivo, vespas e visitantes florais. A busca foi realizada também utilizando as palavras em inglês: bees, Acanthaceae, hummingbirds, butterflies, Brazil, moths, bats, flies, pollination, reproductive system, wasps, floral visitors. Uma vez que a redefinição de alguns gêneros e espécies da família seja constante (VILAR, 2009), todas as espécies foram denominadas como no estudo de origem, exceto quando tinham espécies sinonimizadas, sendo utilizado o nome do taxa aceito atualmente conforme o banco de dados eletrônico do MBG's (<http://www.tropicos.org>), como em *Jacobinia carnea* (= *Justicia carnea*) e *Mendoncia velloziana* (= *Mendoncia coccinea*).

Com o intuito de compilar as informações obtidas quanto aos sistemas de polinização e reprodutivo da família Acanthaceae e ter uma visão mais abrangente a partir dos estudos desenvolvidos no Brasil, os aspectos da presente revisão foram agrupados e discutidos em tópicos gerais, sendo eles: 1) Distribuição geográfica dos estudos desenvolvidos no Brasil; 2) Síndromes de polinização no Brasil; 3) Polinizadores e visitantes florais; 4) Interações entre beija-flores e espécies de Acanthaceae; 5) Sistema reprodutivo. Para a distribuição geográfica dos estudos, foi considerado a região e o domínio fitogeográfico brasileiro (IBGE, 1993), no qual cada trabalho tenha sido desenvolvido. A síndrome de polinização, os polinizadores e visitantes florais, e o sistema reprodutivo de cada espécie de Acanthaceae foram considerados a partir dos critérios adotados em cada estudo. As acantáceas analisadas quanto ao sistema reprodutivo foram definidas como autocompatíveis, autoincompatíveis, autógamas (presença de autopolinização espontânea), agamospérmicas e/ou cleistógamas. Quando os trabalhos mencionavam a presença ou ausência de hercogamia e/ou dicogamia, estas características também eram avaliadas.

Distribuição geográfica dos estudos desenvolvidos no Brasil

No total, foram encontrados 30 estudos desenvolvidos no Brasil que mencionam algum tipo de informação referente à polinização ou sistema reprodutivo de 31 espécies (correspondente a 7% das espécies de Acanthaceae registradas no Brasil) distribuídas em 16 gêneros (correspondente a 39%

dos gêneros de Acanthaceae registrados no Brasil) da família Acanthaceae. Possivelmente, como consequência da distribuição dos grupos de pesquisa no Brasil, a região Sudeste apresentou a maior proporção de estudos (50%). Os trabalhos restantes foram distribuídos no Nordeste (23,3%), Centro-Oeste (16,7%) e Sul do Brasil (10%). Embora a riqueza de espécies de Acanthaceae seja alta em formações florestais mesófilas do Centro-Oeste (KAMEYAMA, 2006), a região ainda é pouco pesquisada quanto à biologia reprodutiva do grupo. Em relação aos biomas brasileiros, a maior parte dos estudos (56,7%) foi desenvolvida na Mata Atlântica. Além deste bioma apresentar uma maior concentração de pesquisadores, a alta proporção de estudos pode estar relacionada também ao fato da Mata Atlântica ser o bioma que apresenta maior riqueza de espécies de Acanthaceae no Brasil (KAMEYAMA, 2006). Os outros estudos foram desenvolvidos na Caatinga (20%), Pantanal (10%), Cerrado (10%) e Floresta Amazônica (3,3%). Nenhum estudo foi conduzido em ambiente de Pampa. Uma vez que a única pesquisa desenvolvida na Floresta Amazônica foi no estado de Mato Grosso (SILVA; NOGUEIRA, 2012), região Centro-Oeste, a ausência de trabalhos com espécies de Acanthaceae no Norte do Brasil ainda é notável, sendo necessários estudos na região.

Síndromes de polinização no Brasil

Das 31 espécies de Acanthaceae estudadas, *Ruellia humilis* e *Lepidagathis sessilifolia* não foram analisadas quanto aos conjuntos de características florais (BARBOSA, 1997; SILVA; NOGUEIRA, 2012) e *Avicennia schaueriana* foi considerada generalista, uma vez que apresenta flores com estruturas não especializadas e polinizadas por diversos insetos pequenos (NADIA et al., 2013). Contudo, a especialização fenotípica, que se refere às adaptações exibidas pela flor (OLLERTON et al., 2007), é comum em toda ordem Lamiales (ENDRESS, 1994), sendo caracterizada em todas as outras espécies (28 espécies) a síndrome de polinização específica (Tabela 1). Um total de quatro síndromes foi registrado, sendo elas: troquilofilia (polinização por beija-flores), melitofilia (polinização por abelhas), psicofilia (polinização por borboletas) e quiropterofilia (polinização por morcegos). A principal síndrome de polinização encontrada na família Acanthaceae foi a troquilofilia com 23 espécies (79,31%). A melitofilia foi a segunda maior, com quatro espécies (13,79%), seguida da psicofilia (3,45%) e quiropterofilia (3,45%) com apenas uma espécie cada.

Acanthaceae é considerada uma das principais famílias ornitófilas (polinização por aves, em geral) existentes (BAWA, 1990) e os atributos florais desta síndrome são bem típicos, como corolas tubulares com diâmetro reduzido, de coloração forte e contrastante, sem odor perceptível, antese diurna, produção de néctar em grande quantidade e separação espacial da câmara nectarífera em relação aos órgãos reprodutivos (FAEGRI; VAN DER PIJL, 1979). Na região Neotropical, a síndrome de ornitofilia pode ser subdividida em duas formas de acordo com as características florais que favorecem a polinização por aves que adejam (síndrome de troquilofilia) e por aves que pousam (ausência de uma terminologia) (MACHADO; ROCCA, 2010; ROCCA; SAZIMA, 2010). Apesar dos estudos considerados não utilizarem as subdivisões da ornitofilia, talvez por ser uma classificação atual (MACHADO; ROCCA, 2010), este conceito é aplicada nesta revisão, uma vez que todas as acantáceas ornitófilas estudadas no Brasil exibem claras adaptações a troquilofilia, como flores tubulosas e pendentes (adaptação ao bico fino e longo e ao voo pairado dos beija-flores).

Entre as 28 espécies estudadas, apenas *Ruellia brevifolia* exibe traços florais correspondentes a mais de uma síndrome de polinização (Tabela 1). O fato de *R. brevifolia* produzir pouca quantidade de néctar como recurso alimentar, apresentar flores com corola vistosa, tubulosa e grande distância entre os verticilos reprodutivos, faz com que esta espécie seja associada a síndrome de troquilofilia e psicofilia (SIGRIST; SAZIMA, 2002). Entretanto, outras características como ausência de odor e de plataforma de pouso, assim como a posição pendente das flores, estão relacionadas, principalmente, a troquilofilia. Muitas espécies nas regiões tropicais e temperadas podem apresentar mais que uma síndrome de polinização e a interação planta-polinizador pode ter uma relação bastante flexível (PROCTOR et al., 1996), uma vez que flores especializadas, frequentemente, podem ser visitadas por vários grupos de visitantes florais.

Vários autores (e.g., HERRERA, 1998; MAYFIELD et al., 2001; OLLERTON et al., 2009) têm questionado o valor preditivo das síndromes de polinização, pois observaram que a maioria das espécies de plantas apresentam muitos polinizadores generalistas. Igualmente, abordagens mais recentes inserem as interações, sejam mutualísticas ou não, em uma rede de interações, onde o padrão encontrado é de relações generalistas (BASCOMPTE; JORDANO, 2006; JORDANO et

al., 2006). Entretanto, o conceito de síndrome de polinização (FAEGRI; VAN DER PIJL, 1979) se torna ainda mais interessante quando aplicado às comunidades ecológicas, sendo considerada uma importante ferramenta preliminar para fazer previsões sobre a participação relativa dos grupos de polinizadores, como por exemplo, as espécies ornitófilas (BUZATO et al., 2000; LOPES, 2002; LEAL et al., 2006; FARIA; ARAÚJO, 2010a; BUENO, 2012).

Polinizadores e visitantes florais

Foram registrados os polinizadores e visitantes florais de 29 espécies de Acanthaceae brasileiras (Tabela 1). A maioria dos estudos sobre polinização de Acanthaceae no Brasil enfoca somente a relação dos beija-flores como visitantes florais, sendo poucos aqueles que avaliam todo o espectro de visitantes (BUZATO, 1990; MACHADO, 1990; PERREIRA, 1998; SIGRIST; SAZIMA, 2002; VOGEL et al., 2004; SILVA; NOGUEIRA, 2012; NADIA et al., 2013; STEIN; HENSEN, 2013) ou mesmo comprovam se os visitantes são realmente polinizadores efetivos das espécies investigadas. Desde modo, os beija-flores foram o grupo mais comum de visitantes florais e as interações destas aves com as espécies da família Acanthaceae serão tratadas mais adiante. Contudo, os grupos menos frequentes, como abelhas, borboletas, morcegos, mariposas, vespas, moscas e besouros também foram considerados neste estudo.

Abelhas - As abelhas foram o segundo grupo de visitantes mais frequentes considerando as espécies de Acanthaceae analisadas nesta revisão. Das 29 espécies estudadas, 10 (34,5%) foram registradas sendo visitadas por abelhas (Tabela 1). Dentre as 10 espécies, quatro (*Harpochilus neesianus*, *Jacobinia carnea*, *Ruellia asperula* e *R. brevifolia*) foram visitadas somente de forma ilegítima, não havendo contato com o estigma durante as visitas (MACHADO, 1990; PERREIRA, 1998; SIGRIST; SAZIMA, 2002; VOGEL et al., 2004). Em *Lepidagathis sessilifolia*, espécie que não foi caracterizada a síndrome de polinização, o único visitante floral foi *Partamona nhambiquara* visitando legitimamente as flores (SILVA; NOGUEIRA, 2012). Em *Stenostephanus lobeliiformis*, as abelhas foram os principais polinizadores, embora as flores desta espécie apresentem características troquilófilas (STEIN; HENSEN, 2013). *Avicennia schaueriana*, espécie com síndrome de polinização generalista, foi registrada sendo visitada, ocasionalmente, por *Apis mellifera* e *Augochlora* sp., porém sempre de forma legítima (NADIA et al., 2013). Para *Mendoncia*

Tabela 1. Espécies da família Acanthaceae Juss. estudadas no Brasil, entre o período de janeiro de 1986 a fevereiro de 2014, com sua respectiva síndrome de polinização e/ou visitantes florais registrados.

Subfamília ¹ /Espécie	Síndrome	Visitantes florais*	Estado/Referência
Acanthoideae			
<i>Anisacanthus brasiliensis</i> Lindau	Troquilofilia	<i>Chlorostilbon lucidus</i> , <i>Amazilia lactea</i> , <i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Anopetia gounellei</i> (beija-flores).	BA/MACHADO, 2009
<i>Dicliptera squarrosa</i> Nees	Troquilofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> (beija-flor).	MG/ARAÚJO, 2010
<i>Geissomeria longiflora</i> Lindl.	Troquilofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> (beija-flor).	MG/ARAÚJO, 2010
<i>Geissomeria perbracteosa</i> Rizzini	Troquilofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Phaethornis eurynome</i> , <i>Thalurania glaucopis</i> , <i>Amazilia lactea</i> (beija-flores).	SP/PEREIRA, 1998
<i>Geissomeria pubescens</i> Nees	Troquilofilia	<i>Thalurania furcata</i> , <i>Phaethornis pretrei</i> (beija-flores).	GO/MATIAS; CONSOLARO, 2014
<i>Geissomeria schottiana</i> Nees	Troquilofilia	<i>Thalurania glaucopis</i> , <i>Amazilia fimbriata</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> , <i>Phaethornis pretrei</i> (beija-flores).	MG/ BRAZ et al., 2000; MG/ABREU; VIEIRA, 2004
<i>Geissomeria tetragona</i> Lindau	Troquilofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Thalurania furcata</i> , <i>Hylocharis chrysura</i> (beija-flores).	MS/FARIA; ARAÚJO, 2010b
<i>Harpochilus neesianus</i> Mart. ex Nees	Quiropterofilia	<i>Glossophaga soricina</i> (morcego); <i>Xylocopa grisescens</i> (abelha); <i>Chlorostilbon lucidus</i> , <i>Amazilia versicolor</i> , <i>Chrysolampis mosquitus</i> (beija-flores); sp. (mariposa).	PE/VOGEL et al., 2004
<i>Jacobinia carnea</i> (Lindl.) G. Nicholson	Troquilofilia	<i>Phaethornis eurynome</i> , <i>Thalurania glaucopis</i> , <i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Ramphodon naevius</i> (beija-flores); <i>Xylocopa</i> sp. (abelha).	SP/SNOW; SNOW, 1986; SP/PEREIRA, 1998; SP/BUZATO et al., 2000 SP/ROCCA-DE-ANDRADE, 2006
<i>Justicia brasiliana</i> Roth	Troquilofilia	<i>Amazilia</i> sp., <i>Chlorostilbon lucidus</i> , <i>Hylocharis chrysura</i> , <i>Phaethornis pretrei</i> (beija-flores).	PR/BUENO, 2012
<i>Justicia ramulosa</i> (Morong) V.A.W. Graham	Troquilofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Amazilia fimbriata</i> (beija-flores).	MS/FARIA; ARAÚJO, 2010b
<i>Justicia scheidweileri</i> V.A.W. Graham	Troquilofilia	<i>Thalurania glaucopis</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> (beija-flores).	MG/ BRAZ et al., 2000; MG/ABREU; VIEIRA, 2004
<i>Justicia sebastianopolitanae</i> Profice	Troquilofilia	<i>Phaethornis eurynome</i> (beija-flor).	RJ/CANELA, 2006
<i>Lepidagathis sessilifolia</i> (Pohl) Kameyama ex Wassh. & J.R.I. Wood	-	<i>Partamona nhambiquara</i> (abelha).	MT/SILVA; NOGUEIRA, 2012

<i>Lophostachys floribunda</i> Pohl	Troquilofilia	<i>Hylocharis chrysura</i> (beija-flor).	MS/FARIA; ARAÚJO, 2010b
<i>Odontonema barlerioides</i> (Nees) Kuntze	Troquilofilia	<i>Phaethornis eurynome</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> (beija-flores).	RJ/CANELA, 2006
<i>Ruellia angustiflora</i> (Nees) Lindau ex Rambo	Troquilofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Thalurania furcata</i> , <i>Aphantochroa cirrochloris</i> , <i>Hylocharis chrysura</i> (beija-flores).	MS/FARIA; ARAÚJO, 2010a
<i>Ruellia asperula</i> (Mart. & Nees) Lindau	Troquilofilia	<i>Eupetomena macroura</i> , <i>Hylocharis sapphirina</i> , <i>Amazilia versicolor</i> , <i>Amazilia lactea</i> , <i>Chrysolampis mosquitus</i> , <i>Chlorostilbon lucidus</i> (beija-flores); <i>Xylocopa</i> sp., <i>Xylocopa</i> aff. <i>viridis</i> , <i>Trigona spinipes</i> (abelhas); <i>Phoebis sennae</i> , <i>Phoebia</i> sp. (borboletas).	PE/MACHADO, 1990; PE/LEAL et al., 2006; PE/LAS-CASAS et al., 2012
<i>Ruellia brevifolia</i> (Pohl.) C. Ezcurra	Troquilofilia Psicofilia (?)	<i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> , <i>Thalurania furcata</i> , <i>Thalurania glaucopis</i> , <i>Amazilia lactea</i> , <i>Amazilia versicolor</i> , <i>Eupetomena macroura</i> (beija-flores); <i>Heliconius ethilla narcaea</i> , <i>Heliconius erato phyllis</i> , <i>Aeria olena</i> , <i>Parides agavus</i> , <i>Parides anchises nephalion</i> , <i>Parides bunichus</i> , <i>Phoebis argante</i> , <i>Phoebis philea</i> , <i>Eurema arbela</i> , <i>Lychnuchoides ozias</i> , <i>Lycas argentea</i> (borboletas); <i>Ceratina chloris</i> , <i>Exomalopsis auropilosa</i> , <i>Xylocopa</i> sp., <i>Apis mellifera</i> , <i>Augochloropsis cupreola</i> , <i>Augochlora</i> sp. (abelhas).	SP/BUZATO et al., 2000; MG/BRAZ et al., 2000; SP/SIGRIST; SAZIMA, 2002; MG/ABREU; VIEIRA, 2004; MG/LIMA et al., 2005; MG/LIMA; VIEIRA, 2006; MG/ARAÚJO, 2010; MS/FARIA; ARAÚJO, 2010b; MS/RODRIGUES; ARAÚJO, 2011
<i>Ruellia cearensis</i> Lindau	Troquilofilia	<i>Phaethornis ruber</i> , <i>Glaucis hirsuta</i> (beija-flores).	PE/LOPES, 2002
<i>Ruellia menthoides</i> (Nees) Hiern	Melitofilia	-	MG/LIMA et al., 2005; MG/LIMA; VIEIRA, 2006
<i>Ruellia subsessilis</i> Lindau	Troquilofilia	<i>Phaethornis ruber</i> (beija-flor).	MG/BRAZ et al., 2000; MG/ABREU; VIEIRA, 2004; MG/LIMA; VIEIRA, 2006
<i>Sanchezia nobilis</i> Hook.	Troquilofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Amazilia lactea</i> (beija-flores).	PR/MENDONÇA; ANJOS, 2005
<i>Stenostephanus lobeliiformis</i> Nees	Troquilofilia	<i>Thalurania glaucopis</i> , <i>Aphantochroa cirrochloris</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> (beija-flores); <i>Trigona</i> sp., sp. 1, sp. 2, sp. 3 (abelhas); spp. (vespas); sp. 1, sp. 2, sp. 3, sp. 4 (borboletas); sp. 1, sp. 2, sp. 3 (moscas); sp. (besouro).	RJ/STEIN; HENSEN, 2013

Avicennia

<i>Avicennia schaueriana</i> Stapf & Leechm. ex Moldenke	Generalista	<i>Tachytes</i> sp., <i>Lestica</i> sp., <i>Isodontia</i> sp., <i>Sceliphron</i> sp., <i>Polistes lanio</i> , sp. 1, sp. 2, sp. 3 (vespas); <i>Apis mellifera</i> , <i>Augochlora</i> sp. (abelhas); <i>Pelastoneurus</i> sp., <i>Pachyceramyia</i> sp., <i>Palpada albifrons</i> , <i>Tabanus obsoletus</i> , sp. 1, sp. 2, sp. 3, sp. 4, sp. 5, sp. 6, sp. 7, sp. 8 (moscas); spp. (borboletas); spp. (mariposas).	PE/NADIA et al., 2013
--	-------------	--	-----------------------

Mendoncioideae

<i>Mendoncia puberula</i> Mart.	Melitofilia	<i>Euglossa</i> spp., <i>Bombus morio</i> , <i>Epicharis obscura</i> , <i>Euphusia violacea</i> , <i>Paratetrapedia</i> sp., <i>Xylocopa suspecta</i> (abelhas).	SP/BUZATO, 1990
<i>Mendoncia velloziana</i> Mart.	Troquilofilia	<i>Thalurania glaucopis</i> , <i>Amazilia lactea</i> , <i>Phaethornis ruber</i> , <i>Phaethornis eurynome</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> , <i>Phaethornis pretrei</i> , <i>Chlorostilbon lucidus</i> , <i>Leucochloris albicollis</i> , <i>Clytolaema rubricauda</i> (beija-flores).	SP/SNOW; SNOW, 1986; SP/BUZATO, 1990; SP/BUZATO et al., 2000; MG/BRAZ et al., 2000; MG/ABREU; VIEIRA, 2004; RJ/CANELA, 2006; SP/ROCCA-DE-ANDRADE, 2006

Nelsonioideae

<i>Staurogyne itatiaiae</i> (Wawra) Leonard	Troquilofilia	<i>Phaethornis eurynome</i> , <i>Phaethornis squalidus</i> (beija-flores).	RJ/CANELA, 2006
---	---------------	--	-----------------

Thunbergioideae

<i>Thunbergia erecta</i> (Benth) T. Anderson	Melitofilia	<i>Trigona spinipes</i> (abelha).	SC/STEINER et al., 2010
<i>Thunbergia grandiflora</i> Roxb.	Melitofilia	<i>Phaethornis pretrei</i> (beija-flor); <i>Plebeia droryana</i> , <i>Trigona spinipes</i> , <i>Xylocopa brasiliatorum</i> , <i>Xylocopa frontalis</i> (abelhas).	PR/MENDONÇA; ANJOS, 2005; SC/STEINER et al., 2010

(¹) De acordo com Lindau (1895) e Hedrén et al. (1995); (*) entre parênteses o grupo das espécies citadas como visitantes florais; (-) Aspecto não investigado.

puberula, *Thunbergia erecta* e *T. grandiflora*, foram registradas visitas de muitas espécies de abelhas, sendo estas plantas melitófilas (BUZATO, 1990; STEINER et al., 2010). Entretanto, não foi analisado o comportamento das abelhas durante as visitas em *T. erecta* e *T. grandiflora* (STEINER et al., 2010), enquanto que em *M. puberula* as abelhas visitavam legitimamente suas flores (BUZATO, 1990).

Borboletas - As borboletas foram registradas visitando quatro espécies (13,8%) das 29 estudadas (Tabela 1). Em *Avicennia schaueriana*, aproximadamente, duas espécies de borboletas não identificadas visitaram suas flores, porém sem contactar as estruturas reprodutivas das flores (NADIA et al., 2013). Em *Ruellia asperula* e

Stenostephanus lobeliiformis, espécies troquilófilas, foram registradas visitas de várias espécies de borboletas (MACHADO, 1990; STEIN; HENSEN, 2013). Entretanto, as visitas foram consideradas legítimas apenas em *Stenostephanus lobeliiformis*, apesar da baixa frequência. Para *Ruellia brevifolia*, espécie com características troquilófila e psicófila, foram registradas 11 espécies de borboletas visitantes. *Phoebis argante* e *Heliconius ethilla narcaea* são os polinizadores principais, juntamente com o beija-flor *Amazilia lactea* no estudo de Sigrist & Sazima (2002). Das 11 espécies de borboletas, apenas duas não contactaram os órgãos sexuais das flores, atuando como pilhadoras de néctar. Os resultados dos estudos com *Ruellia brevifolia* podem demonstrar que a presença de características

florais relacionadas a dois grupos de polinizadores é vantajosa, pois ambos foram potencialmente eficazes no processo de polinização.

Morcegos, mariposas, vespas, moscas e besouros - Estes cinco últimos grupos de visitantes são bastante raros visitando flores de acantáceas no Brasil. *Glossophaga soricina* foi à única espécie de morcego registrada visitando as flores quiropterófilas de *Harpochilus neesianus*, de forma legítima. Contudo, estudos desenvolvidos fora do Brasil têm discutido e evidenciado a polinização por morcegos e/ou a síndrome de quiropterofilia em várias espécies de Acanthaceae (STEINER, 1981; RAMAMOORTHY, 1988; RAMAMOORTHY, 1991; MUCHHALA et al., 2008; TRIPP; MANOS, 2008; TRIPP, 2010).

As mariposas foram registradas visitando *Avicennia schaueriana* de forma ilegítima (NADIA et al., 2013) e *Harpochilus neesianus* de forma legítima (VOGEL et al., 2004). Contudo, nesta última espécie uma única mariposa visitou apenas uma flor, assim a transferência de pólen parece não ser relevante. Em estudos realizados na Somália (HEDRÉN, 1993), Florida (LONG, 1971) e Bolívia (WASSHAUSEN; WOOD, 2004) também foram observadas mariposas visitando espécies de Acanthaceae. Entretanto, a polinização por morcegos e mariposas em famílias filogeneticamente próximas de Acanthaceae (e.g., Bignoniaceae e Gesneriaceae) são mais comuns, sendo a relativa raridade destes polinizadores atribuída à baixa capacidade da família Acanthaceae em produzir aromas florais (VOGEL et al., 2004). Por outro lado, a ausência de aromas pode ter contribuído para a evolução da polinização por aves (ornitofilia) em Acanthaceae (VOGEL et al., 2004).

Vespas e moscas visitaram *Avicennia schaueriana* e *Stenostephanus lobeliiformis* (NADIA et al., 2013; STEIN; HENSEN, 2013). Em *Avicennia schaueriana*, das oito espécies de vespas visitantes, sete atuaram como polinizadores. Entretanto, nesta acantácea, as moscas são os principais polinizadores, com registros de 12 espécies visitantes, sendo nove considerados polinizadoras. Já para *Stenostephanus lobeliiformis*, apesar das visitas de vespas e moscas serem consideradas legítimas, elas foram pouco frequentes. Visitas por besouros também foram registradas em *S. lobeliiformis* (única espécie de Acanthaceae brasileira visitada por este grupo de polinizador). Entretanto, a transferência de pólen pelos besouros parece não ser relevante para esta planta, uma vez que a frequência de visitas foi muito baixa (0,1%). Aparentemente, a raridade de moscas, vespas e besouros como visitantes florais de

Acanthaceae se confirma em todo o mundo, pois apenas um trabalho desenvolvido fora do Brasil evidenciou as moscas como visitantes florais (PADYSAKOVA et al., 2013) e nenhum outro estudo encontrou vespas e besouros visitando flores de acantáceas.

Considerando cada espécie de Acanthaceae estudada e suas interações com os visitantes florais legítimos, a generalização ecológica, que se refere a muitas espécies de polinizadores interagindo com uma determinada espécie de planta (OLLERTON et al., 2007), é uma característica frequente em espécies de Acanthaceae, presente em 75,9% (22) das espécies analisadas. Entretanto, a especialização funcional, onde as espécies vegetais são visitadas por polinizadores de um mesmo nível taxonômico (OLLERTON et al., 2007), foi uma característica comum na família, registrada em 75,9% (22) das espécies consideradas nesta revisão. A predominância da especialização funcional, juntamente com a generalização ecológica em Acanthaceae, pode estar relacionada ao fato de muitas acantáceas serem polinizadas por várias espécies de beija-flores (Tabela 1).

Interações entre beija-flores e espécies de Acanthaceae

Baseado na amostragem feita, estima-se que os beija-flores (família Trochilidae) formam o principal grupo de visitantes florais em espécies da família Acanthaceae no Brasil. Ao todo, 20 espécies de troquilídeos apresentaram interações com 25 (86,2%) das 29 espécies de Acanthaceae estudadas. O principal gênero de beija-flor visitante foi *Phaethornis* com quatro espécies, sendo que *P. pretrei* (Lesson & Delattre, 1839) apresentou um maior número de interações com as acantáceas (15 espécies). Outros beija-flores que tiveram um número relevante de interações foram *P. ruber* (Linnaeus, 1758), *P. squalidus* (Temminck, 1822) e *Thalurania glaucopis* (Gmelin, 1788), com sete interações cada uma delas. As espécies de eremitas, como por exemplo, *P. pretrei*, que apresenta comprimento longo do bico (cerca de 34,4 mm) (RODRIGUES, 2011), exibem uma tendência de visitar flores com o respectivo comprimento de corola (STILES, 1981). Contudo, estes beija-flores de bico longo não apresentam limitações físicas quanto ao comprimento da corola, como pode ocorrer em beija-flores de bico curto. Com isso, estas aves podem visitar flores de tubo longo e curto, como foi observado *P. pretrei* visitando flores de *Justicia ramulosa* (comprimento do tubo curto: média de 8,5 mm) (FARIA; ARAÚJO, 2010b) e *Ruellia angustiflora* (comprimento do tubo longo:

média de 51,1 mm) (FARIA; ARAÚJO, 2010a). Além disso, *P. pretrei* tem uma ampla distribuição geográfica, sendo presente em regiões do Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste do Brasil (GRANTSAU, 1989), locais que tiveram maior número de estudos.

Das 24 espécies visitadas por beija-flores, *Mendoncia velloziana* e *Ruellia brevifolia* tiveram o maior número de registro de visitantes, com nove e oito espécies, respectivamente. Esses resultados podem estar relacionados com a quantidade de estudos realizados, pois *R. brevifolia* e *M. velloziana* foram as espécies mais pesquisadas quanto aos visitantes florais, com nove e sete estudos, respectivamente. *Ruellia brevifolia* apresenta uma grande distribuição em todo o Brasil (EZCURRA, 1993), sendo estudada em diferentes biomas, como Pantanal, Cerrado e Mata Atlântica. Por isso, é possível que espécies de troquilídeos restritos a tais áreas possam interagir com esta acantácea, propiciando o contato com um maior número de espécies visitantes. Outra característica que pode estar favorecendo o alto número de interações de *R. brevifolia* com espécies de beija-flores é a elevada variação morfológica da corola quanto ao comprimento (média de 14,3 a 30 mm; BRAZ et al., 2000; BUZATO et al., 2000), o que pode favorecer a visita de espécies de beija-flores com diferentes tamanhos de bico. Contudo, além das características morfológicas das flores, a composição de plantas e de beija-flores de cada área também pode influenciar na interação planta-polinizador, ainda que dentro de um mesmo bioma, como em *M. velloziana* na Mata Atlântica.

Estudos com acantáceas no Velho Mundo (Europa, Ásia e África) são relativamente escassos, porém eles têm registrado uma diversidade de visitantes florais, como abelhas, mariposas, borboletas, moscas e outros tipos de aves nectarívoras, uma vez que os beija-flores são restritos ao continente americano (HEDRÉN, 1993; FIALA et al., 1996; SCHONENBERGER, 1999; TRIPP; MANOS, 2008; PADYSAKOVA et al., 2013). Considerando os trabalhos desenvolvidos no Velho mundo, a síndrome de ornitofilia e a polinização efetiva por aves, de forma geral, não se destaca em relação aos outros sistemas de polinização como acontece no Brasil. Supostamente, isso pode estar relacionado com a falta do subtipo mais especializado e comum da ornitofilia (troquilofilia) que ocorre somente nas Américas, assim como a ausência dos beija-flores (principais aves nectaríferas) no Velho Mundo.

Sistema reprodutivo

Nos trabalhos publicados considerados no presente estudo, foram investigados os sistemas reprodutivos de 17 espécies de Acanthaceae (correspondente a 3,8% das espécies do Brasil), sendo ausente estudo com a subfamília Thunbergioideae. Todas as espécies são andróginas e 16 (94,1%) apresentaram autocompatibilidade. Foi verificado que sete espécies geraram frutos sem a necessidade de agentes polinizadores, exibindo autopolinização espontânea (cerca de 41,2% das espécies). Outras estratégias reprodutivas estão presentes nas espécies de Acanthaceae analisadas, como a cleistogamia em *Ruellia brevifolia* e *Ruellia menthoides*, e agamospermia em *Lepidagathis sessilifolia* (Tabela 2).

Analisando o sistema de autoincompatibilidade em um contexto filogenético, Franklin-Tong (2008) evidenciou que tal sistema é característica comumente encontrada na ordem Lamiales. Outros trabalhos também consideraram a autoincompatibilidade frequente na família Acanthaceae (e.g., EAST, 1940; FRYXELL, 1957; PANDLEY, 1960). Em contrapartida, as pesquisas realizadas no Brasil mostraram o contrário, sendo que a maioria das espécies estudadas apresentou autocompatibilidade (apenas *Stenostephanus lobeliiformis* foi autoincompatível). A predominância da autocompatibilidade, possivelmente, apresenta alguma relação com o principal grupo polinizador (beija-flores) de Acanthaceae no Brasil, já que existe uma tendência de espécies visitadas, exclusivamente, por estas aves serem autocompatíveis (WOŁOWSKI et al., 2013). Contudo, a proximidade filogenética das plantas (constituintes da mesma família) parece ser o determinante mais forte do sistema reprodutivo encontrado, uma vez que plantas polinizadas por outros grupos também são autocompatíveis (e.g., *Avicennia schaueriana* e *Mendoncia puberula*). A presença da autocompatibilidade pode permitir uma ampla distribuição geográfica das espécies e a ocupação de habitats onde os polinizadores são escassos (principalmente populações com autopolinização espontânea), ou onde o estabelecimento é, por algum outro motivo, comprometido (GANDERS, 1979; BARRETT, 1992).

A cleistogamia presente em *Ruellia brevifolia* e *R. menthoides* parece ser uma característica comumente encontrada neste gênero. Outras 13 espécies do gênero são cleistógamas (LIMA et al., 2005), porém estes estudos foram realizadas fora do território brasileiro, por isso não fizeram parte desta revisão. A cleistogamia é amplamente distribuída entre as Angiospermas,

Tabela 2. Sistema reprodutivo de 17 espécies da família Acanthaceae no Brasil e aspectos que podem influenciar tal sistema. AC (Autocompatível), AI (Autoincompatível), AE (Autopolinização espontânea), AG (Agamospermia) e CL (Cleistogamia).

Subfamília ¹ /Espécie	Sistema reprodutivo	Aspectos que podem influenciar o sistema reprodutivo		Referência
		Hercogamia	Dicogamia	
Acanthoideae				
<i>Geissomeria perbracteosa</i>	AC-AE	Presente	Protandria*	PEREIRA, 1998
<i>Jacobinia carnea</i>	AC-AE	Presente	Protandria*	PEREIRA, 1998
<i>Justicia scheidweileri</i>	AC-AE	Ausente	-	BRAZ et al., 2000
<i>Justicia sebastianopolitanae</i>	AC	-	-	WOLOWSKI et al., 2013
<i>Lepidagathis sessilifolia</i>	AC-AG	Presente	Ausente	SILVA; NOGUEIRA, 2012
<i>Odontonema barlerioides</i>	AC	Presente	-	WOLOWSKI et al., 2013
<i>Ruellia angustiflora</i>	AC	Presente	Protandria*	FARIA; ARAUJO, 2010a
<i>Ruellia asperula</i>	AC-AE	Presente	Protoginia*	MACHADO, 1990
<i>Ruellia brevifolia</i>	AC-AE-CL	Presente	Protandria* e Protoginia	BRAZ et al., 2000; SIGRIST; SAZIMA, 2002; LIMA et al., 2005; LIMA; VIEIRA, 2006
<i>Ruellia humilis</i>	AC-AE	-	-	BARBOSA, 1997
<i>Ruellia menthoides</i>	AC-CL	Presente	Protandria*	LIMA et al., 2005; LIMA; VIEIRA, 2006
<i>Ruellia subsessilis</i>	AC-AE	Presente	-	BRAZ et al., 2000; LIMA; VIEIRA, 2006
<i>Stenostephanus lobeliiformis</i>	AI	Ausente	Protandria	STEIN; HENSEN, 2013
Avicennia				
<i>Avicennia schaueriana</i>	AC	Presente	Protandria	NADIA et al., 2013
Mendoncioideae				
<i>Mendoncia puberula</i>	AC	Presente	Ausente	BUZATO, 1990
<i>Mendoncia velloziana</i>	AC	Presente	-	BUZATO, 1990; WOLOWSKI et al., 2013
Nelsonioideae				
<i>Staurogyne itatiaiae</i>	AC	Presente	-	WOLOWSKI et al., 2013

(¹) De acordo com Lindau (1895) e Hedrén et al. (1995); (*) Dicogamia parcial; (-) característica não avaliada.

ocorrendo em pelo menos 287 espécies pertencentes a 56 famílias (LORD, 1981). As espécies que exibem flores cleistógamas, principalmente de *Ruellia*, apresentam também flores casmógamas (SIGRIST; SAZIMA, 2002; LIMA et al., 2005). As flores cleistógamas exibem várias características

que facilitam sua distinção das flores casmogâmicas, como tamanho pequeno, com pouca coloração, ausência de odor e néctar, anteras situadas na proximidade do estigma e permanência das flores fechadas durante a polinização. Esse polimorfismo floral pode indicar grande plasticidade

das espécies (EZCURRA, 1993), sendo as flores cleistógamas importantes para assegurar a produção de sementes em situações de baixa polinização cruzada, baixa densidade de plantas, competição por polinizadores ou escassez deles (JAIN, 1976; MACNAIR, 1989). A produção de flores cleistógamas em *Ruellia* tem sido relacionada a fatores ambientais (e.g., umidade, temperatura, danos provocados por insetos a flores e frutos), genéticos e fisiológicos (LONG, 1977; RACHUVANSKI et al., 1981; SIGRIST; SAZIMA, 2002).

Agamospermia, um modo de reprodução assexuada via formação de semente, está presente em aproximadamente 15% das famílias de Angiospermas (DALL'AGNOL; SCHIFINO-WITTMANN, 2005). Nas espécies de Acanthaceae estudadas no Brasil, foi averiguado agamospermia apenas em *Lepidagathis sessilifolia* (Tabela 2). Espécies agamospérmicas possuem algumas vantagens reprodutivas, podendo apresentar alta taxa de frutificação mesmo na ausência de polinizadores (RICHARDS, 1997). Entretanto, processos agamospérmicos não são exclusivos e, comumente, podem ocorrer conjuntamente com a fecundação da oosfera gerando uma mistura de sementes de origem sexuada e assexuada (ASKER; JERLING, 1992), como aparentemente ocorreu com *L. sessilifolia*.

A hercogamia (presente em 86,7% das espécies aqui consideradas) e a dicogamia (em 80%) foram comuns nas espécies de Acanthaceae estudadas (Tabela 2), podendo influenciar, consideravelmente, o sistema reprodutivo das plantas (DAFNI et al., 2005). A hercogamia se refere à separação espacial das anteras e estigma dentro de uma mesma flor e a dicogamia é a separação temporal da maturação dos órgãos sexuais masculinos e femininos em flores andróginas. Existem dois tipos de dicogamia, que é a protândria (liberação de pólen ocorre antes da receptividade do estigma) e a protoginia (estigmas receptivos antes da liberação de pólen), sendo a protândria encontrada mais frequentemente (DAFNI et al., 2005). Um grupo taxonômico tende a ser totalmente protândrico, protogínico ou não apresentar dicogamia (BERTIN; NEWMAN, 1993). Contudo, as espécies de Acanthaceae aqui consideradas apresentaram uma grande flexibilidade em tal característica, uma vez que existem espécies não dicogâmicas (*Lepidagathis sessilifolia*, *Mendoncia puberula*), espécies protândricas (*Avicennia schaueriana*, *Geissomeria perbracteosa*, *Jacobinia carnea*, *Ruellia angustiflora*, *Ruellia menthoides*, *Stenostephanus lobeliiformis*), protogínicas (*Ruellia*

asperula) e até mesmo espécies com populações protândricas e protogínicas, como *Ruellia brevifolia*.

Na maioria das espécies de Acanthaceae que apresentaram dicogamia, a maturação dos órgãos sexuais masculino e feminino não estava completamente separado, resultando em uma dicogamia parcial, tornando-se possível a autopolinização mesmo com a presença de hercogamia. Por outro lado, em *Ruellia angustiflora* e *R. menthoides* a dicogamia, mesmo que apenas parcial, juntamente com a hercogamia parece estar funcionando como uma barreira, evitando a autofecundação. Portanto, tais resultados sugerem que a hercogamia e a dicogamia, principalmente parcial, não evita drasticamente a autopolinização espontânea em muitas espécies, mas que podem ser elementos que diminuem a taxa de autofecundação em espécies autocompatíveis.

CONCLUSÕES

Os estudos que envolvem polinização e sistema reprodutivo são fundamentais para a compreensão de diversos processos ecológicos e evolutivos, porém muitos aspectos ainda precisam ser pesquisados com espécies de Acanthaceae. No Brasil, os trabalhos desenvolvidos com as acantáceas estão concentrados na região sudeste (e bioma Mata Atlântica), sendo relativamente escassos os estudos em outras regiões, mesmo apresentando uma alta riqueza de espécies como no Centro-Oeste. Os resultados indicam a troquilofilia como a síndrome de polinização predominante em espécies de Acanthaceae no Brasil e, consequentemente, beija-flores são os principais polinizadores deste grupo de plantas no país. As abelhas parecem ser os polinizadores secundários, considerando o número de espécies com características melitófilas, e também pelo número de espécies polinizadas ou visitadas por estes polinizadores.

Entretanto, mais estudos com este tema precisam ser desenvolvidos com a família para ampliar a amostragem e, então subsidiar mais as estimativas desta revisão, uma vez que apenas 6,5% (29) das espécies de Acanthaceae registradas no Brasil foram estudadas quanto aos polinizadores. Para futuros estudos, seria interessante investigar a eficiência da polinização realizada por diferentes grupos de visitantes, em termo de quantidade (e.g., frequência de visitas) e qualidade (e.g., número de grãos de pólen depositados no estigma por visita) das visitas. Embora alguns estudos desenvolvidos fora do Brasil indiquem que a família Acanthaceae seja autoincompatível, apenas *Stenostephanus*

lobeliiformis apresentou tal característica, sendo todas as outras espécies estudadas no Brasil autocompatíveis. Algumas espécies apresentaram também estratégias reprodutivas que garantem a formação de frutos na ausência da polinização, como cleistogamia (principalmente em *Ruellia*) e agamospermia.

AGRADECIMENTOS

A todos os membros do Laboratório de Biologia Reprodutiva (BioRep) e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal da Universidade Federal de Goiás por incentivar e apoiar o desenvolvimento deste trabalho. Ao Prof. Dr. Leandro Freitas e a Prof. Dr^a. Edivani Villaron Franceschinelli pelas sugestões referentes ao manuscrito. A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela concessão da bolsa ao primeiro autor.

ABSTRACT: Studies involving aspects of pollination and breeding system in Angiosperms are fundamental in understanding many ecological and evolutionary processes. Thus, a literature review was conducted to aim of compiling information on the pollination and reproductive system in species of Acanthaceae Juss. in Brazil. A total of 30 studies, count 31 species, were part of this review. Regarding geographical distribution of studies, the Southeast Brazil (50%) and Atlantic Forest biome (56.7%) had the higher proportion of studies. Four pollination syndromes were recorded: trochilophily, melittophily, psycophily, and chiropterophily, in which trochilophily was predominant (79.31% of species). Consequently, hummingbirds were the most common flower visitors, interacting with 86.2% of the species, and *Phaethornis pretrei* was the main hummingbird visitor. Other groups of visitors were also recorded, such as bees (second main group, 34.5%), butterflies, bats, moths, wasps, flies and beetles. From the 17 species studied in Brazil about the reproductive system, all have androgynous flowers and 16 species (94.1%) selfcompatibility. Intrinsic factors such as herkogamy and dichogamy were common in species of Acanthaceae, constituting mechanisms that minimize interference between male and female functions in androgynous flowers and maximize cross-pollination. Approximately 41.2% of species presented spontaneous self-pollination, i.e. production of fruits without the need of pollinators. Reproductive strategies such as cleistogamy and agamospermy were also recorded in species of Acanthaceae in Brazil. However, more studies on the pollination and reproductive system with species of Acanthaceae in Brazil need to be developed to expand the sampling and then support better the estimates of this review.

KEYWORDS: Selfcompatibility. Hummingbirds. Trochilophily. Floral visitors.

REFERÊNCIAS

- ABREU, C. R. M.; VIEIRA, M. F. Os beija-flores e seus recursos florais em um fragmento florestal de Viçosa, Sudeste brasileiro. **Lundiana**, Belo Horizonte, v. 5, n. 2, p. 129-134, 2004.
- ARAÚJO, Francielle Paulina de. **A comunidade de plantas utilizadas e suas interações com beija-flores em uma área de Cerrado, Uberlândia - Minas Gerais**. 2010. 154 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- ASKER, Sven; JERLING, Lenn. **Apomixis in plants**. Boca Raton: CRC Press, 1992. 298 p.
- BARBOSA, Ana Angélica Almeida. **Biologia reprodutiva de uma comunidade de campo sujo, Uberlândia/MG**. 1997. 202 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- BARRETT, S. C. H. **Evolution and function of heterostyly**. Berlin: Springer-Verlag, 1992.
<http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2>
- BARROSO, Graziela Maciel. **Sistemática de angiosperma do Brasil: III**. Viçosa: Imprensa Universitária da Universidade Federal de Viçosa, 1986. 326 p.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. The structure of plant-animal mutualistic networks. In: PASCUAL, M.; DUNNE, J. (Ed.). **Ecological networks**. Oxford: Oxford University Press, 2006. p. 143-159.

BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 21, p. 399-422, 1990. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.21.110190.002151>

BAWA, K. S.; BEACH, J. H. Evolution of sexual systems in flowering plants. **Annals Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 68, p. 254-274, 1981. <http://dx.doi.org/10.2307/2398798>

BERTIN, R. I.; NEWMAN, C. M. Dichogamy in angiosperms. **The Botanical Review**, New York, v. 59, p. 112-152, 1993. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02856676>

BORG, A. J.; MCDADE, L. A.; SCHÖNENBERGER, J. Molecular phylogenetics and morphological evolution of Thunbergioideae (Acanthaceae). **Taxon**, Utrecht, v. 57, p. 811-822, 2008.

BRAZ, D. M.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-OKANO, R. M. Aspectos reprodutivos de espécies de Acanthaceae Juss. de um fragmento florestal do município de Viçosa, Minas Gerais. **Revista Ceres**, Viçosa, v. 47, n. 270, p. 229-239, 2000.

BUENO, Raquel de Oliveira. **Fatores que influenciam interações entre beija-flores e plantas em Mata Atlântica: disponibilidade de recursos e ajustes morfológicos**. 2012. 113 f. Tese (Doutorado em Ecologia) - Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

BUZATO, Silvana. **Ecologia da polinização de duas espécies simpátricas de *Mendoncia* (Acanthaceae), na região de Campinas, São Paulo**. 1990. 70 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Curso de Pós-Graduação em Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

BUZATO, S.; SAZIMA, M.; SAZIMA, I. 2000. Hummingbird-pollinated floras at three Atlantic forest sites. **Biotropica**, Zurich, v. 32, p. 824-841, 2000. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00621.x>

CANELA, Maria Bernadete Ferreira. **Interações entre plantas e beija-flores numa comunidade de Floresta Atlântica Montana em Itatiaia, RJ**. 2006. 75 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

DAFNI, Amots; KEVAN, Peter G.; HUSBAND, Brian. C. **Practical Pollination Biology**. Ontario: Enviroquest Ltd, 2005. 590 p.

DALL'AGNOL, M.; SCHIFINO-WITTMANN, M. T. Apomixia, Genética e Melhoramento de Plantas. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 11, n. 2, p. 127-133, 2005.

EAST, E. M. The distribution of self-sterility in the flowering plants. **Proceedings of the American Philosophical Society**, Philadelphia, v. 82, p. 449-518, 1940.

ENDRESS, Peter K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 511 p.

EZCURRA, C. Systematics of *Ruellia* (Acanthaceae) in Southern South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 80, p. 784-845, 1993.

FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination biology**. Oxford: Pergamon Press, 1979. 244 p.

FARIA, R. R.; ARAÚJO, A. C. Flowering phenology and pollination of ornithophilous species in two habitats of Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 82, n. 4, p. 1-13, 2010a.

FARIA, R. R.; ARAÚJO, A. C. Pollination ecology of *Ruellia angustiflora* (Ness) Lindau ex Rambo (Acanthaceae) in the Serra da Bodoquena, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Flora**, Freiberg, v. 205, p. 106-111, 2010b.

FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R.; THOMSON, J. T. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 35, p. 375-403, 2004. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>

FIALA, B.; KREBS, A.; BARLOW, H. S.; MASCHWITZ, U. Interactions between the climber *Thunbergia grandiflora*, its pollinator *Xylocopa latipes* and the ant *Dolichoderus thoracicus*: the “nectar-thief hypothesis” refuted? **Malayan Nature Journal**, Kuala Lumpur, v. 50, p. 1-14, 1996.

FRANKLIN-TONG, V. E. **Self-Incompatibility in Flowering Plants**. Berlin: Springer-Verlag, 2008. 313 p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-68486-2>

FRYXELL, P. A. Mode of reproduction of Higher Plants. **The Botanical Review**, New York, v. 23, n. 3, p. 135-233, 1957. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02869758>

GANDERS, F. R. The biology of heterostyly. **New Zealand Journal of Botany**, New Zealand, v. 17, p. 607-635, 1979. <http://dx.doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>

GRANTSAU, Rolf. **Os beija-flores do Brasil**. Rio de Janeiro: Expressão e Cultura, 1989. 233 p.

HEDRÉN, M. *Ruellia nocturna* sp. nov. (Acanthaceae) from Central Somalia. **Nordic Journal of Botany**, Lund, v. 13, p. 511-513, 1993. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1756-1051.1993.tb00093.x>

HEDRÉN, M.; CHASE, M. W.; OLMSTEAD, R. G. Relationships in the Acanthaceae and related families as suggested by cladistic analysis of *rbcL* nucleotide sequences. **Plant Systematics and Evolution**, Jena, v. 194, p. 93-109, 1995. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00983219>

HERRERA, J. Pollination relationships in southeastern Spanish Mediterranean shrublands. **Journal of Ecology**, London, v. 76, p. 274-287, 1998. <http://dx.doi.org/10.2307/2260469>

IBGE. **Mapa de Vegetação do Brasil**. Brasília: Ministério do Planejamento e Orçamento, 1993.

JAIN, S. K. The evolution of inbreeding in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 7, p. 469-495, 1976. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.002345>

JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. M. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. (Ed.). **Specialization and generalization in plant-pollinator interactions**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 173-199.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed, 2009. 632 p.

KAMEYAMA, C. Flora da reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Acanthaceae. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 57, n. 2, p. 149-154, 2006.

LAS-CASAS, F. M. G.; AZEVEDO JÚNIOR, S. M.; DIAS FILHO, M. M. The community of hummingbirds (Aves: Trochilidae) and the assemblage of flowers in a Caatinga vegetation. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 1, p. 51-58, 2012.

- LEAL, F. C.; LOPES, A. V.; MACHADO, I. C. Polinização por beija-flores em uma área de caatinga no Município de Floresta, Pernambuco, Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 3, p. 379-389, 2006.
- LIMA, N. A. S.; VIEIRA, M. F.; CARVALHO-OKANO, R. M.; AZEVEDO, A. A. Cleistogamia em *Ruellia menthoides* (Nees) Hiern e *R. brevifolia* (Pohl) C. Ezcurra (Acanthaceae) em fragmento florestal do Sudeste brasileiro. **Acta Botanica Brasilica**, Feira de Santana, v. 19, n. 3, p. 443-449, 2005.
- LIMA, N. S.; VIEIRA, M. F. Fenologia de floração e sistema reprodutivo de três espécies de *Ruellia* (Acanthaceae) em fragmento florestal de Viçosa, Sudeste brasileiro. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 29, n. 4, p. 681-687, 2006.
- LINDAU, G. Acanthaceae. In: ENGLER, A.; PRANTL, K. (Ed.). **Die natürlichen Pflanzenfamilien**. Leipzig: Engelmann, 1895. p. 274-353.
- LLOYD, D. G. Demographic factors and mating patterns in angiosperms. In: SOLBRIG, O. T. (Ed.). **Demography and evolution in plants populations**. Oxford: Blackwell, 1980. p. 67-88.
- LONG, R. W. Genetic and morphological relationships of the southeastern coastal plain endemic *Ruellia noctiflora* (Acanthaceae). **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v. 98, p. 16-21, 1971. <http://dx.doi.org/10.2307/2483492>
- LONG, R. W. Artificial induction of obligate cleistogamy in species-híbridos in *Ruellia* (Acanthaceae). **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v. 104, p. 53-56, 1977. <http://dx.doi.org/10.2307/2484665>
- LOPES, Ariadna Valentina de Freitas e. **Polinização por beija-flores em remanescentes da Mata Atlântica Pernambucana, Nordeste do Brasil**. 2002. 139 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- LORD, E. M. Cleistogamy: a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. **Botanical Review**, v. 47, p. 421-449, 1981. <http://dx.doi.org/10.1007/BF02860538>
- MACHADO, C. G. Beija-flores (Aves: Trochilidae) e seus recursos florais em uma área de caatinga da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Zoologia**, Curitiba, v. 26, n. 2, p. 255-265, 2009.
- MACHADO, C. G.; ROCCA, M. A. Protocolos para o estudo de polinização por aves. In: ACCORDI, I.; STRAUBE, F.C.; VON MATTER, S. (Ed.). **Ornitologia e conservação: ciência aplicada, técnicas de pesquisa e levantamento**. Rio de Janeiro: Technical Books, 2010. p. 471-490. <http://dx.doi.org/10.1590/S1984-46702009000200008>
- MACHADO, Isabel Cristina Sobreiro. **Biologia floral de espécies de caatinga no município de Alagoinha (PE)**. 1990. 250 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- MACNAIR, M. R. The potential for rapid speciation in plants. **Genome**, London, v. 31, p. 203-210, 1989. <http://dx.doi.org/10.1139/g89-035>
- MATIAS, R.; CONSOLARO, H. Pollination biology of *Geissomeria pubescens* Nees (Acanthaceae) in a forest remnant in central Brasil. **Botany**, Ottawa, v. 92, n. 3, p. 215-222, 2014. <http://dx.doi.org/10.1139/cjb-2013-0211>
- MAYFIELD, M. M.; WASER, N.; PRICE, M. Exploring the most effective pollinator principle with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 88, p. 591-596, 2001. <http://dx.doi.org/10.1006/anbo.2001.1500>

- MCDADDE, L. A.; DANIEL, T. F.; KIEL, C. A. Toward a comprehensive understanding of phylogenetic relationships among lineages of Acanthaceae *s.l.* (Lamiales). **American Journal of Botany**, Davis, v. 95, n. 9, p. 1136-1152, 2008.
- MENDONÇA, L. B.; ANJOS, L. Beija-flores (Aves, Trochilidae) e seus recursos florais em uma área urbana do Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 22, n. 1, p. 51-59, 2005. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752005000100007>
- MUCHHALA, A.; CAIZA, A.; VIZUETE, J. C.; THOMSON, J. D. A generalized pollination system in the tropics: bats, birds and *Aphelandra acanthus*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 103, p. 1481-1487, 2008. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcn260>
- NADIA, T. L.; MENEZES, N. L.; MACHADO, I. C. Floral traits and reproduction of *Avicennia schaueriana* Moldenke (Acanthaceae): a generalist pollination system in the Lamiales. **Plant Species Biology**, Malden, v. 28, p. 70-80, 2013. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00361.x>
- OLLERTON, J.; KILLICK, A.; LAMBORN, E.; WATTS, S.; WHISTON, M. Multiple meanings and modes: on the many ways to a generalist flower. **Taxon**, Utrecht, v. 56, p. 717-728, 2007. <http://dx.doi.org/10.2307/25065856>
- OLLERTON, J.; ALARCO, N. R.; WASER, N. M.; PRICE, M. V.; WATTS, S.; CRANMER, L.; HINGSTON, A.; PETER, C. I.; ROTENBERRY, J. A global test of the pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, Oxford, v. 103, p. 1471-1480, 2009. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp031>
- OLLERTON, J.; WINFREE, R.; TARRANT, S. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, Lund, v. 120, p. 321-326, 2011. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- PADYSAKOVA, E.; BARTOS, M.; TROPEK, R.; JANECEK, S. Generalization versus Specialization in Pollination Systems: Visitors, Thieves, and Pollinators of *Hypoestes aristata* (Acanthaceae). **Plos One**, San Francisco, v. 8, n. 4, 2013. Disponível em: e59299. doi:10.1371/journal.pone.0059299.
- PANDLEY, K. K. Evolution of gametophytic and sporophytic systems of self-incompatibility in angiosperms. **Evolution**, Malden, v. 14, p. 98-115, 1960. <http://dx.doi.org/10.2307/2405926>
- PERREIRA, Maria Fernanda P. de Aquino. **Biologia da polinização de duas espécies simpátricas de Acanthaceae, na região de Campinas, São Paulo**. 1998. 68 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- PROCTOR, M.; YEO, P.; LACK, A. **The natural history of pollination**. London: Harper Collins Publishers, 1996. 479 p.
- PROFICE, S. R.; KAMEYAMA, C.; CÔRTEZ, A. L. A.; BRAZ, D. M.; INDRIUNAS, A.; VILAR, T.; PESSOA, C.; EZCURRA, C.; WASSHAUSEN, D. Acanthaceae. In: **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2013. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB33>.
- RACHUVANSHI, S. S.; PATHAK, C. S.; SINGH, R. R. Gibberellic acid response and induced chasmogamous variant in cleistogamous *Ruellia* hybrid (*R. tweediana* X *R. tuberosa*). **Botanical Gazette**, Chicago, v. 142, p. 40-42, 1981. <http://dx.doi.org/10.1086/337194>
- RAMALHO, M.; BATISTA, M. A. Polinização na Mata Atlântica: perspectiva ecológica da fragmentação. In: FRANKE, C. R.; ROCHA, P. L. B.; KLEIN, W.; GOMES, S. L. (Ed.). **Mata Atlântica e Biodiversidade**. Salvador: Editora da UFBA, 2005. p. 93-141.

RAMAMOORTHY, T. P. A new species of *Ruellia* (Acanthaceae) from western Mexico. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 75, p. 1664-1665, 1988. <http://dx.doi.org/10.2307/2399308>

RAMAMOORTHY, T. P. *Ruellia* section *Chiropterophila* (Acanthaceae): a novelty from Mexico. **Botanical Journal of the Linnean Society**, Malden, v. 107, p. 79-88, 1991.

RICHARDS, A. J. **Plant breeding systems**. 2 ed. London: Chapman & Hall, 1997. 529 p.

RICKLEFS, Robert E. **A economia da natureza**. 6 ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2010. 570 p.

ROCCA, M. A.; SAZIMA, M. Beyond hummingbird-flowers: The other side of ornithophily in the Neotropics. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 1, p. 67-99, 2010. <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2010.1401.03>

ROCCA-DE-ANDRADE, Márcia Alexandra. **Recurso floral para aves em uma comunidade de Mata Atlântica de encosta: sazonalidade e distribuição vertical**. 2006. 112 f. Tese (Doutorado em Biologia Vegetal) - Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

RODRIGUES, Licléia da Cruz. **Beija-flores e seus recursos florais em uma área de campo rupestre: composição de espécies, sazonalidade e rede de interações**. 2011. 125 f. Tese (Doutorado em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre) - Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.

RODRIGUES, L. C.; ARAUJO, A. C. The hummingbird community and their floral resources in an urban forest remnant in Brasil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 71, n. 3, p. 611-622, 2011.

SCARIOT, A. O.; LIERAS, E.; HAY, J. D. 1991. Reproductive Biology of the palma *Acrocomia aculeata* in Central Brazil. **Biotropica**, Zurich, v. 23, p. 12-22, 1991. <http://dx.doi.org/10.2307/2388683>

SCHONENBERGER, J. Floral structure, development and diversity in *Thunbergia* (Acanthaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, Malden, v. 130, p. 1-36, 1999.

SCHWARZBACH, A. E.; MCDADE, L. A. Phylogenetic relationships of the mangrove family Avicenniaceae based on chloroplast and nuclear ribosomal DNA sequences. **Systematic Botany**, Washington, v. 27, p. 84-98, 2002.

SIGRIST, M. R.; SAZIMA, M. *Ruellia brevifolia* (Pohl) Ezcurra (Acanthaceae): fenologia de floração, biologia da polinização e reprodução. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 1, p. 35-42, 2002.

SILVA, C. A.; NOGUEIRA, G. A. Sistema reprodutivo e polinização de *Lepidagathis sessilifolia* (Pohl) Kameyama ex Wassh. & J.R.I. Wood (Acanthaceae), em remanescente florestal da região sudoeste de Mato Grosso, Brasil. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 42, n. 3, p. 315-320, 2012. <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672012000300002>

SNOW, D. W.; SNOW, B. K. Feeding ecology of hummingbirds in the Serra do Mar, southeastern Brasil. **Hornero**, Buenos Aires, v. 12, n. 4, p. 286-296, 1986.

SOUZA, Vinicius Castro; LORENZI, Harri. **Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III**. 3 ed. São Paulo: Nova Odessa, 2012. 768 p.

STEIN, K.; HENSEN, I. The reproductive biology of two understory plants in the Atlantic rain forest, Brazil. **Ecological Research**, Tóquio, DOI: 10.1007/s11284-013-1050-0, 2013. <http://dx.doi.org/10.1007/s11284-013-1050-0>

STEINER, J.; ZILLIKENS, A.; KAMKE, R.; FEJA, E. P.; FALKENBERG, D. B. Bees and melittophilous plants of secondary atlantic forest habitats at Santa Catarina island, southern brazil. **Oecologia Australis**, Rio de Janeiro, v. 14, n. 1, p. 16-39, 2010.

STEINER, K. E. Nectarivory and potential pollination by a neotropical marsupial. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 68, p. 505-513, 1981. <http://dx.doi.org/10.2307/2398884>

STILES, F. G. Geographical aspects of bird-flower coevolution, with particular reference to Central America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 68, n. 2, p. 323-351, 1981. <http://dx.doi.org/10.2307/2398801>

TRIPP, E. A.; MANOS, P. S. Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system evolution in *Ruellia* (Acanthaceae). **Evolution**, Malden, v. 62, p. 1712-1737, 2008. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00398.x>

TRIPP, E. A. Taxonomic Revision of *Ruellia* Section Chiropterophila (Acanthaceae): a Lineage of Rare and Endemic Species from Mexico. **Systematic Botany**, Washington, v. 35, n. 3, p. 629-661, 2010. <http://dx.doi.org/10.1600/036364410792495845>

VILAR, Thaísa Sales. **Acanthaceae Juss. no Distrito Federal, Brasil**. 2009. 125 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Curso de Pós-Graduação em Botânica, Universidade de Brasília, Brasília.

VOGEL, S.; MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. *Harpochilus neesianus* and other novel cases of chiropterophily in neotropical Acanthaceae. **Taxon**, Utrecht, v. 53, n. 1, p. 55-60, 2004. <http://dx.doi.org/10.2307/4135488>

WASSHAUSEN, D. C.; WOOD, J. R. I. Acanthaceae of Bolivia. **Contributions from the US National Herbarium**, Washington, v. 49, p. 1-152, 2004.

WOLOWSKI, M.; SAAD, C. F.; ASHMAN, T.; FREITAS, L. Predominance of self-compatibility in hummingbird-pollinated plants in the Neotropics. **Naturwissenschaften**, Southampton, v. 100, p. 69-79, 2013. <http://dx.doi.org/10.1007/s00114-012-0995-0>