



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO SEMI-ÁRIDO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO
MESTRADO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO

RÍLARI CARLA MAIA OLIVEIRA

CONVERGÊNCIA ADAPTATIVA EM PLANTAS DA CAATINGA:
ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Pachystachys paraibana*
(ACANTHACEAE)

MOSSORÓ

2026

RÍLARI CARLA MAIA OLIVEIRA

**CONVERGÊNCIA ADAPTATIVA EM PLANTAS DA CAATINGA:
ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Pachystachys paraibana*
(ACANTHACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres.

Orientador: Prof. Dr. James Lucas da Costa Lima

Coorientador: Prof. Dr. Airton Torres Carvalho

MOSSORÓ

2026

© Todos os direitos estão reservados a Universidade Federal Rural do Semi-Árido. O conteúdo desta obra é de inteira responsabilidade do (a) autor (a), sendo o mesmo, passível de sanções administrativas ou penais, caso sejam infringidas as leis que regulamentam a Propriedade Intelectual, respectivamente, Patentes: Lei nº 9.279/1996 e Direitos Autorais: Lei nº 9.610/1998. O conteúdo desta obra tomar-se-á de domínio público após a data de defesa e homologação da sua respectiva ata. A mesma poderá servir de base literária para novas pesquisas, desde que a obra e seu (a) respectivo (a) autor (a) sejam devidamente citados e mencionados os seus créditos bibliográficos.

O48c Oliveira, Rílari Carla Maia.
 CONVERGÊNCIA ADAPTATIVA EM PLANTAS DA
 CAATINGA: ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Pachystachys*
 paraibana (ACANTHACEAE) / Rílari Carla Maia
 Oliveira. - 2026.
 48 f. : il.

 Orientador: James Lucas da Costa Lima.
 Coorientador: Airtton Torres Carvalho.
 Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal
 Rural do Semi-árido, Programa de Pós-graduação em
 Ecologia e Conservação, 2026.

 1. Convergência adaptativa. 2. FATSS. 3.
 Interações planta animal. 4. Lacunas de
 conhecimento ecológico. 5. Sazonalidade. I. Costa
 Lima, James Lucas da, orient. II. Torres
 Carvalho, Airtton, co-orient. III. Título.

Ficha catalográfica elaborada por sistema gerador automático em conformidade
com AACR2 e os dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Biblioteca Campus Mossoró / Setor de Informação e Referência
Bibliotecária: Keina Cristina Santos Sousa e Silva
CRB: 15/120

O serviço de Geração Automática de Ficha Catalográfica para Trabalhos de Conclusão de Curso (TCC's) foi desenvolvido pelo Instituto de Ciências Matemáticas e de Computação da Universidade de São Paulo (USP) e gentilmente cedido para o Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal Rural do Semi-Árido (SISBI-UFERSA), sendo customizado pela Superintendência de Tecnologia da Informação e Comunicação (SUTIC) sob orientação dos bibliotecários da instituição para ser adaptado às necessidades dos alunos dos Cursos de Graduação e Programas de Pós-Graduação da Universidade.

RÍLARI CARLA MAIA OLIVEIRA

**CONVERGÊNCIA ADAPTATIVA EM PLANTAS DA CAATINGA:
ESTRATÉGIAS REPRODUTIVAS DE *Pachystachys paraibana*
(ACANTHACEAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal Rural do Semi-Árido como requisito para obtenção do título de Mestra em Ecologia e Conservação.

Linha de Pesquisa: Ecologia e Conservação de Ecossistemas Terrestres.

Defendida em: ____ / ____ / 2026

BANCA EXAMINADORA

James Lucas da Costa Lima. Dr. (UFERSA)
Presidente

Milena Wachlevski. Dra. (UFERSA)
Membro Examinador

Earl Celestino de Oliveira Chagas. Dr. (IFAL)
Membro Examinador

AGRADECIMENTOS

As forças sagradas que me acompanharam e acompanham, em suas diferentes faces, ao longo da minha vida. Aos guias, aos ancestrais, a natureza, aos silêncios, aos encontros e desencontros. A tudo que é e que passa pelo meu caminho. Quando levo um pouco aqui dentro, também deixo um pouco de mim.

A minha mãe, Vera, por todo esforço e dedicação para que eu pudesse seguir em frente. Ao meu irmão, Pedro, por me inspirar a ser alguém mais forte a cada dia. Quero te ver crescer e se tornar o que quiser, desde que seja feliz no caminho.

A James, meu orientador. Mesmo diante das limitações (principalmente de tempo) nossos momentos foram sempre de trocas muito boas. Admiro você e sua trajetória. Agradeço a confiança e todas as oportunidades.

A Eduarda, que esteve ao meu lado em todos os momentos e fez do meu caminho mais leve. Sua presença transforma dias difíceis em dias possíveis. A sua família, que se tornou também minha.

As pessoas que o mestrado trouxe e aqueles que já estavam aqui, mas com quem pude aprofundar laços. Em especial, Jéssica, pela amizade. Alice, Filipe e nosso vôlei. Espero que todas as pessoas que cruzaram minha vida e fizeram diferença saibam que ocupam um lugar aqui dentro.

A equipe da Floresta Nacional de Açu, pela receptividade e acolhimento, e ao NGI/ICMBio por criar áreas que protegem a nossa biodiversidade endêmica. A Pedro Nazareno, pela ajuda em campo.

A Airton, meu coorientador e a sua paixão por polinização que me inspirou. A Milena, uma amiga e pesquisadora admirável, e Earl, por aceitarem participar desse momento tão importante na minha jornada acadêmica.

A Universidade Federal Rural do Semi-Árido, pela estrutura, pelo ensino e por ter sido minha casa durante esta caminhada desde a graduação. Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, pelos momentos de troca e aprendizados.

A todos que, direta ou indiretamente, de qualquer forma que fosse, contribuíram para que esta dissertação se tornasse algo possível. A vida é, todos os dias. Obrigada.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

RESUMO

A polinização é um mecanismo essencial para a reprodução das angiospermas e a alogamia, frequentemente mediada por síndromes especializadas, promove diversidade genética. A família Acanthaceae Juss., diversa em síndromes de polinização, inclui o gênero *Pachystachys*, cuja biologia reprodutiva de *P. paraibana*, endêmica da Caatinga, permanece desconhecida. Neste estudo, objetivamos caracterizar a biologia reprodutiva dessa espécie para testar as hipóteses de que (1) sua fenologia reprodutiva é sazonal e (2) seus atributos florais indicam uma síndrome de quiropterofilia. O estudo foi conduzido na Floresta Nacional de Açu, Rio Grande do Norte, no domínio Caatinga. Investigamos a fenologia reprodutiva integrando dados históricos de herbário com observações de campo mensais. Caracterizamos os atributos florais, incluindo horário de antese, disponibilidade de pólen e produção de néctar (volume e concentração de açúcares). Para avaliar o sistema reprodutivo, realizamos um experimento de ensacamento em 50 inflorescências de 50 indivíduos, calculando taxas de frutificação para testar o potencial de autopolinização espontânea. Por fim, caracterizamos os visitantes florais por meio de observações diretas e armadilhas fotográficas, correlacionando sua atividade com variáveis abióticas (temperatura e umidade relativa do ar). *Pachystachys paraibana* apresentou fenologia reprodutiva sazonal e sincronizada, com picos de floração e frutificação concentrados no primeiro semestre (abril a junho). A espécie demonstrou capacidade de autopolinização espontânea, com 44,4% dos indivíduos ensacados produzindo frutos na ausência de polinizadores. A guilda de visitantes foi composta por quatro grupos: morcegos (Phyllostomidae), mariposas (Sphingidae), beija-flores (Trochilidae) e abelhas (Apidae). Os morcegos foram os visitantes mais frequentes, representando 83,3% dos eventos de visita. Nossos achados revelam que *P. paraibana* possui uma estratégia reprodutiva mista. A autopolinização pode atuar como um mecanismo de garantia frente à imprevisibilidade climática da Caatinga. Apesar de não haver confirmação direta, a alta frequência de morcegos filostomídeos sugere que estes são os polinizadores cruzados putativos, potencialmente responsáveis pela manutenção do fluxo gênico. O padrão fenológico sazonal evidencia uma forte adaptação ao ambiente semiárido. Adicionalmente, *P. paraibana* apresenta convergência adaptativa com espécies conhecidas do gênero *Harpochilus*, a qual está associada à similaridade nas interações planta-polinizador, à morfologia floral compatível com visitantes de hábitos semelhantes e alopatría com nichos equivalentes, sugerindo pressões seletivas compartilhadas atuando sobre estas linhagens distintas de Acanthaceae na Caatinga. Por fim, a aparente especialização de *P. paraibana* também a torna potencialmente vulnerável a perturbações que afetem suas populações de polinizadores, destacando a necessidade de estratégias de conservação do habitat para a preservação deste endemismo da Caatinga.

Palavras-chave: Convergência adaptativa, FATSS, interações planta–animal, lacunas de conhecimento ecológico, sazonalidade.

ABSTRACT

Pollination is an essential mechanism for angiosperm reproduction, and outcrossing, often mediated by specialized syndromes, promotes genetic diversity. The family Acanthaceae Juss., which encompasses a wide diversity of pollination syndromes, includes the genus *Pachystachys*, whose reproductive biology in its Caatinga endemic, *P. paraibana*, remains unknown. In this study, we aimed to characterize the reproductive biology of this species to test the hypotheses that (1) its reproductive phenology is seasonal and (2) its floral traits indicate a chiropterophilous syndrome. The study was conducted in the protected area Floresta Nacional de Açu, in the Brazilian state of Rio Grande do Norte, within the Caatinga phytogeographic domain. We investigated reproductive phenology by integrating historical herbarium data, analyzed using circular statistics (Rayleigh test), with monthly field observations. We characterized floral traits, including the timing of anthesis, pollen availability, and nectar production (volume and sugar concentration). To evaluate the reproductive system, we conducted a bagging experiment on 50 synflorescences from 50 individuals, calculating fruit set rates to test the potential for spontaneous self-pollination. Finally, we characterized the guild of floral visitors through direct observations and camera traps, correlating their activity with abiotic variables (temperature and relative humidity). *Pachystachys paraibana* exhibited seasonal and synchronized reproductive phenology, with flowering and fruiting peaks concentrated in the first half of the year (April to June). The species showed the capacity for spontaneous self-pollination, with 44.4% of bagged individuals producing fruits in the absence of pollinators. The visitor guild comprised four groups: Chiroptera (Phyllostomidae), Lepidoptera (Sphingidae), Apodiformes (Trochilidae), and Hymenoptera (Apidae). Phyllostomid bats were the most frequent visitors, accounting for 83.3% of visitation events. No correlation was found between visitation frequency and abiotic variables. Notably, based on the observations, it was not possible to confirm which taxon acts as the effective pollinator. Our findings reveal that *P. paraibana* exhibits a mixed reproductive strategy and the self-pollination may function as an assurance mechanism in response to the environmental unpredictability characteristic of the Caatinga. Despite the lack of direct confirmation, the high frequency of phyllostomid bats suggests that they are the putative cross-pollinators, potentially responsible for maintaining gene flow. The seasonal phenological pattern indicates strong adaptation to the semiarid environment. Additionally, *P. paraibana* shows adaptive convergence with the *Harpochilus* species, associated with similarities in plant–pollinator interactions, floral morphology compatible with visitors of similar habits, and allopatry with equivalent niches, suggesting shared selective pressures acting on these distinct Acanthaceae lineages in the Caatinga. Finally, this apparent specialization may also render *P. paraibana* potentially vulnerable to disturbances affecting its pollinator populations, highlighting the need for habitat conservation strategies to preserve this caatinga endemic.

Key-words: Adaptive convergence, ecological knowledge gaps, plant–animal interactions, SDTFW, seasonality.

Sumário

1. INTRODUÇÃO	7
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	12
2.1. Espécie modelo e área de estudo	12
2.2. Fenologia reprodutiva	14
2.3. Antese floral, abertura das anteras e disponibilidade do pólen	14
2.4. Potencial de autopolinização.....	15
.....	16
2.5. Visitantes florais.....	16
3. RESULTADOS.....	17
3.1. Fenologia reprodutiva	17
3.2. Antese floral, abertura das anteras e disponibilidade do pólen	19
3.3. Potencial de autopolinização.....	21
3.4. Visitantes florais.....	22
4. DISCUSSÃO	23
4.1. Fenologia reprodutiva	23
4.2. Antese floral, abertura das anteras e disponibilidade do pólen	24
4.3. Potencial de autopolinização.....	25
4.4. Visitantes florais.....	27
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	30
6. REFERÊNCIAS	31
7. APÊNDICE	39
7.1. Lista de Espécimes de Coleções Biológicas Analisados	39
7.2. Tabela com Visitantes e Horários em <i>Pachystachys paraibana</i>	7

1. INTRODUÇÃO

A falta de conhecimento e compreensão da biodiversidade é um problema crítico que impacta a conservação dos ecossistemas, na qualidade da ciência e na sociedade. Essa incompletude se manifesta em consequências práticas comprometendo a precisão de modelos de distribuição de espécies (SDMs) (Ladle; Hortal, 2013), enfraquecendo a eficácia das estratégias de conservação, subestimando e facilitando a perda de recursos e de serviços ecossistêmicos (Castro-Souza et al., 2024; Hortal et al., 2015; Meyer et al., 2015). Para lidar com essa complexidade, pesquisadores têm buscado sistematizar o problema propondo uma classificação que organiza as diferentes dimensões das lacunas de conhecimento (faltas estruturais de conhecimento), limitações (obstáculos práticos à coleta), vieses (distorções nos métodos amostrais), déficits (falta de refinamento nas informações) e ruídos (erros propriamente ditos) (Castro-Souza et al., 2024). Reconhecer e mapear estas lacunas é uma etapa fundamental para guiar pesquisas e ações de conservação, com clareza sobre as limitações do conhecimento atual. Dentro dessa sistematização, as lacunas de conhecimento (*shortfalls*) são um dos problemas fundamentais, as quais são conceituadas e nomeadas em homenagem a grandes biólogos que representam uma área específica: a Lacuna Linneana (espécies não descritas), a Wallaceana (distribuição geográfica desconhecida), a Prestoniana (dinâmica e abundância populacional), a Darwiniana (relações evolutivas), a Raunkiaerana (traços funcionais e papéis ecológicos), a Hutchinsoniana (tolerâncias ambientais e nichos ecológicos) e a Eltoniana (interações ecológicas entre espécies) (Hortal et al., 2015). A lacuna de informações é maior ainda em estudos de interações entre espécies, como a polinização.

A polinização é fundamental para a reprodução das angiospermas, sendo composta por processos minuciosos, desde a produção dos grãos de pólen, sua disponibilidade no ambiente, transferência para um óvulo, crescimento do tubo polínico, até o desenvolvimento do fruto e dispersão das sementes para um próximo ciclo de vida (Fægri; Van der pijl, 1979; Krichevsky et al., 2007; Pacini, 2000). A reprodução eficiente em angiospermas resulta da evolução de estratégias diversificadas em resposta a pressões seletivas abióticas, bióticas e genéticas (Lovett Doust, 1989; Machado; Lopes, 2004; Zakhary et al., 2021). Plantas anuais, por exemplo, completam ciclos de vida curtos em ambientes instáveis, direcionando recursos para uma floração intensa antes da senescência, enquanto plantas perenes investem em estruturas duráveis que garantam reprodução contínua e competitividade em habitats estáveis (Grime, 1977).

As estratégias sexuais nas plantas angiospermas refletem *trade-offs* evolutivos entre a garantia reprodutiva e a variabilidade genética (Barrett, 2002; Dorken; Kleunen; Stift, 2025; Tomaszewski; Kulbaba; Harder, 2018). A autogamia oferece vantagens ecológicas em ambientes com polinizadores escassos ou imprevisíveis, assegura a reprodução a partir de um único indivíduo, permite colonização rápida e preserva genótipos bem adaptados a ambientes estáveis (Baker, 1955; Bazzaz, 1986; Pannell, 2015). No entanto, este sistema acarreta o risco da depressão endogâmica, reduzindo a variabilidade genética e potencialmente limitando a capacidade adaptativa da população frente a mudanças ambientais (Goodwillie; Kalisz; Eckert, 2005; Rodrigues et al., 2019). Em contraste, a alogamia promove a recombinação gênica e gera uma prole geneticamente diversa, conferindo às populações maior resiliência evolutiva e capacidade de enfrentar pressões seletivas variáveis (Barrett, 2002; Bawa, 1990). Este sistema, contudo, envolve altos custos energéticos: as plantas devem investir em estruturas de atração (pétalas vistosas, néctar, odor) e em mecanismos que previnam a autofecundação, além de dependerem criticamente de vetores bióticos e abióticos para o sucesso reprodutivo (Dorken; Kleunen; Stift, 2025; Fægri; Van der pijl, 1979; Tomaszewski; Kulbaba; Harder, 2018).

A alogamia frequentemente desencadeia processos de coevolução recíproca entre a morfologia floral e o comportamento dos polinizadores (Fenster et al., 2004). Nessa interação dinâmica, a estrutura floral exerce pressões seletivas sobre os visitantes, enquanto o comportamento destes polinizadores seleciona atributos florais que maximizam a transferência eficiente de pólen (Fægri; Van der pijl, 1979). Este ciclo coevolutivo gera síndromes de polinização especializadas nas quais as plantas desenvolvem conjuntos integrados de características adaptadas a polinizadores específicos, como abelhas (melitofilia), aves (ornitofilia), morcegos (quiropterofilia), dentre outros (Assis, 2023; Fægri; Van der pijl, 1979).

As interações planta-polinizador são sistemas majoritários em angiospermas, com 87% das angiospermas em escala global, sendo mais expressiva em zonas tropicais (94%), seguido de subtropicais (83%) e 78% nas áreas temperadas (Ollerton; Winfree; Tarrant, 2011). A variação latitudinal reflete a maior biodiversidade e a elevada dependência de polinização animal observada nos trópicos (Ollerton; Winfree; Tarrant, 2011). As interações distribuem-se ao longo de um contínuo ecológico que vai da especialização à generalização, enquanto a especialização tende a aumentar a eficiência

da polinização por meio de adaptações recíprocas entre planta e polinizador, a generalização pode ampliar o número de visitas e a robustez do sistema, frequentemente à custa de um maior desperdício de pólen e de uma maior probabilidade de deposição em espécies incompatíveis (Armbruster, 2014).

Dentre as principais linhagens de plantas angiospermas, Acanthaceae Juss. destaca-se como umas das 12 famílias mais diversas pela sua notável diversidade taxonômica, morfológica e pelo potencial ornamental. A família compreende cerca 5.000 espécies em todo o mundo e 543 espécies no Brasil, das quais 307 são endêmicas do país (Flora do Brasil, 2020). Distribuída por todos os domínios fitogeográficos brasileiros (Flora do Brasil, 2020), Acanthaceae exibe notável diversidade de hábitos, compreendendo ervas, arbustos, arbóreas, trepadeiras e espécies adaptadas a manguezais (Manzitto-Tripp et al., 2022; Silva; Consolaro, 2015). Essa plasticidade morfológica reflete a capacidade adaptativa do grupo aos distintos gradientes ambientais e está associada aos seus principais centros de diversidade em florestas secas e savanas no Brasil e México, nas regiões semiáridas da África Oriental, Madagascar e florestas úmidas do Sudeste Asiático (Manzitto-Tripp et al., 2022). A expressão de diferentes formas de vida em resposta a condições ecológicas variadas demonstra a versatilidade evolutiva desta família e sua importância na composição e estrutura de ecossistemas tropicais e subtropicais (Manzitto-Tripp et al., 2022).

As acantáceas possuem uma ampla variedade de formas e cores das flores, tipos polínicos e síndromes de polinização (Silva; Consolaro, 2015). Além de dados moleculares, as principais sinapormorfias macromorfológicas das acantáceas dizem respeito aos frutos, do tipo cápsula e com deiscência explosiva (Manzitto-Tripp et al., 2022; McDade et al., 2000). Em nível genérico e específico, essa diversidade morfológica se manifesta em caracteres como o arranjo do cálice, a configuração da corola bilabiada, o número de óvulos e sementes, a presença de estames ou estaminódios e características especializadas das tecas das anteras (Manzitto-Tripp et al., 2022). A riqueza de formas observada nas acantáceas pode evidenciar o papel central das interações planta-polinizador como motor de diversificação (Kiel et al., 2023).

Apesar da expressiva diversidade morfológica e ampla distribuição das acantáceas, apenas cerca de 20% dos estudos sobre o grupo são realizados no semiárido brasileiro (Silva; Consolaro, 2015). Esta lacuna científica contrasta com a relevância ecológica neste domínio fitogeográfico, considerado o maior contínuo de florestas

tropicais sazonalmente secas do planeta (De Queiroz et al., 2017). A Caatinga sustenta uma notável riqueza de angiospermas, totalizando aproximadamente 3.150 espécies, com cerca de 32% de endemismo (De Queiroz et al., 2017). Desse conjunto, estima-se que 98% das espécies dependam de polinização animal, distribuídas em 13 sistemas de polinização distintos (Leal et al., 2017). A melitofilia (polinização por abelhas) representa o sistema mais frequente (43%), seguida por síndromes mediadas por vertebrados, incluindo ornitofilia (beija-flores, 15%) e quiropterofilia (morcegos, 13%) (Machado; Lopes, 2004). Em contraste, apenas cerca de 2% das espécies utilizam a anemofilia (polinização pelo vento), evidenciando a predominância de mutualismos animais na reprodução da flora local (Leal et al., 2017). Esta dependência generalizada da polinização biótica, associada à escassez de estudos focados nas acantáceas da região, destaca tanto a importância quanto a vulnerabilidade potencial dessas interações frente às mudanças ambientais.

Globalmente, as interações planta-polinizador enfrentam ameaças constantes, situação que se agrava na Caatinga devido à redução e fragmentação de hábitat (Baronio et al., 2025). Esses efeitos impactam indiretamente as plantas ao prejudicar a produção floral e reduzir a efetividade da polinização, comprometendo a manutenção das populações vegetais e a continuidade dos serviços ecossistêmicos a elas associados (Baronio et al., 2025; Barreto et al., 2018). Na Caatinga, os sistemas de polinização especializados demonstram particular vulnerabilidade a perturbações antrópicas, dada sua sensibilidade a alterações no uso da terra e às mudanças climáticas emergentes (Barreto et al., 2018). Adicionalmente, a Caatinga abriga interações animal-plantas singulares, como a mirmecocoria (dispersão de sementes por formigas) e a saurocoria (dispersão por lagartos), que, embora representem adaptações notáveis às condições semiáridas, encontram-se igualmente sob pressão devido à degradação ambiental e à perda de habitat (Leal et al., 2017).

Dentre os gêneros de Acanthaceae, *Pachystachys* Nees se destaca no contexto da flora da Caatinga, onde nenhum registro do gênero havia sido documentado anteriormente. Descrito originalmente na “*Flora Brasiliensis*” (Nees Von Esenbeck, 1847), o gênero foi recircunscrito em 2016 e compreende atualmente 18 espécies (Côrtes; Daniel; Rapini, 2016), das quais seis ocorrem no território brasileiro (Flora do Brasil, 2026). A linhagem de *Pachystachys* (clado sul-americano dentro da “linhagem Tetramerium”) apresenta centro de diversidade em florestas úmidas, com representantes

concentrados principalmente no Peru, além de ocorrências no Chaco, Cerrado e Mata Atlântica (Côrtes; Daniel; Rapini, 2016). Contudo, espécies como *P. dubiosa* e *P. gracilis* apresentam adaptações que permitem sua ocorrência em áreas de transição com formações vegetacionais secas (Côrtes; Daniel; Rapini, 2016), sugerindo plasticidade ecológica. Quanto ao sistema reprodutivo, as espécies do gênero são predominantemente ornitófilas, apresentando síndrome floral especializada para polinização por beija-flores (Côrtes; Daniel; Rapini, 2016).

Pachystachys paraibana (F.K.S.Monteiro, J.I.M.Melo & E.M.P.Fernando) Costa-Lima & Chagas foi descrita originalmente como *Harpochilus paraibanus* em 2018 (Monteiro et al., 2018) com base em semelhanças morfológicas florais com as demais espécies do gênero. Um estudo posterior, no entanto, refinou sua posição taxonômica a partir de novas evidências morfológicas e palinológicas (Chagas, no prelo). O gênero *Harpochilus*, como atualmente circunscrito, é endêmico da Caatinga e tem sua biologia reprodutiva e síndrome de polinização por quirópteros, com registros confirmados para *H. neesianus* (Vogel et al., 2004) e *H. corrugatus* (Silva et al., 2022). *Pachystachys paraibana*, por sua vez, é endêmica da porção setentrional da Caatinga, ocorrendo em florestas secas e afloramentos calcários nos estados do Ceará, Paraíba e Rio Grande do Norte (Lima & Chagas, 2019; Monteiro et al., 2018). Até o momento, não há informações sobre sua fenologia reprodutiva, nem registros de visitantes florais ou polinizadores, o que representa uma lacuna significativa para a compreensão da história natural e conservação da espécie.

A fenologia reprodutiva funciona como uma ferramenta integradora para compreender padrões complexos entre a planta e seu ambiente, respondendo tanto a fatores abióticos (e.g., sazonalidade de chuvas e fotoperíodo) quanto bióticos (e.g., disponibilidade de polinizadores e dispersores). Caracterizar este padrão temporal é, portanto, a base fundamental para desvendar o sistema reprodutivo de uma espécie (Morellato et al., 2016; Rathcke; Lacey, 1985). Na atualidade, essa compreensão se torna crucial não apenas para elucidar estratégias de vida, mas também para fundamentar ações eficazes de conservação das espécies e dos biomas aos quais estão intrinsicamente ligadas, especialmente em cenários de mudanças climáticas (Morellato et al., 2016; Wang et al., 2023).

Com isso, buscamos compreender a antese floral, fenologia reprodutiva e potencial de autopolinização de *Pachystachys paraibana* no semiárido potiguar e

responder como os atributos florais podem refletir seu tipo de polinização. Nossas hipóteses são: (1) a fenologia reprodutiva de *P. paraibana* é sazonal, com floração e frutificação ocorrendo durante o período chuvoso no semiárido e (2) de que seus atributos florais configuram síndrome de polinização por morcegos (quiropterofilia), conforme observado nas espécies morfológicamente semelhantes e antes consideradas congêneras, *H. neesianus* e *H. corrugatus*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Espécie modelo e área de estudo

Nosso objeto de estudo foi a espécie *Pachystachys paraibana*, que pertence a da família Acanthaceae. Esta espécie foi caracterizada por Monteiro et al. (2018) e Costa-Lima & Chagas (2019) e, sob o basônimo *H. paraibanus*, por possuir hábito arbustivo e podem chegar até seis metros de altura. As suas estruturas terminais são sinflorescências, formadas por inflorescências do tipo cimeiras dicásicas, compostas por 1-3 flores, os frutos são cápsulas deiscentes, possuem quatro sementes, achatadas e lisas. As sinflorescências de *P. paraibana* localizam-se na porção terminal superior dos ramos, as flores se projetam para fora da arquitetura vegetal, distanciando-se do corpo principal da planta e favorecendo a exposição e acessibilidade aos vetores de polinização.



Figura 1. Estruturas de *Pachystachys paraibana*. A - Inflorescência (visão lateral); B - Sementes; C - Estigma e anteras; D - Estigma, ovário e disco nectarífero; E - Anteras; F - Sinflorescência (visão geral); G - Tricomas nas brácteas; H - Fruto com deiscência; I - Inflorescência (material fixado em FAA). J – Hábito arbustivo.

As atividades de observação de indivíduos de *P. paraibana* ocorreram entre os meses de dezembro 2024 e julho de 2025, a partir de uma população situada na Floresta Nacional de Açu (FLONA de Açu). A FLONA de Açu, localizada no município de Assu, Rio Grande do Norte, Nordeste do Brasil ($5^{\circ}34'39''\text{S}$, $36^{\circ}56'43''\text{W}$), é uma área legalmente protegida na categoria sustentável criada em 1950 (Plano de Manejo Flona Açu, 2019). A área de estudo está inserida no domínio fitogeográfico da Caatinga e faz parte da ecorregião Depressão Sertaneja Setentrional (Ab'Sáber, 2003), com características de clima semiárido, apresentando um baixo regime de chuvas que podem ir de janeiro a julho, variando de 500 a 800 mm por ano (Velloso et al., 2002). O solo é predominantemente cristalino/sedimentar (De Queiroz et al., 2017; Velloso et al., 2002).

2.2.Fenologia reprodutiva

Para compreender a fenologia reprodutiva de *Pachystachys paraibana* examinamos espécimes depositados em coleções de herbários e realizamos observações de campo. Inicialmente, coletamos dados fenológicos históricos da espécie a partir de coleções disponíveis em repositórios *online*, consultados através das plataformas SpeciesLink (<https://specieslink.net/>) e Herbário Virtual REFLORA do Brasil (<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>). Para cada espécime, registramos metadados de coleta, sendo eles: data de coleta e presença de estruturas reprodutivas (presença de botões, flores e/ou frutos e seus resquícios). Em seguida, convertemos as datas de coleta em dias do ano (1 a 365). Para a análise da sazonalidade, transformamos esses valores em radianos, permitindo a visualização da distribuição circular (de 360°) dos eventos de floração e frutificação ao longo do ano. Complementamos esses dados históricos por observações de campo regulares, conduzidas mensalmente até o fim do período reprodutivo da espécie. Para analisar a sazonalidade da floração e frutificação, utilizamos estatística circular (análise de dados direcionais). Analisamos as datas convertidas em radianos utilizando o teste de Rayleigh (teste de uniformidade circular) para verificar se a floração e frutificação são sazonais ou se estão distribuídas aleatoriamente ao longo do ano. A média circular (vetor médio) e o comprimento do vetor médio (r), que varia de 0 (dados uniformemente distribuídos) a 1 (dados concentrados). Para as análises utilizamos o pacote “circular” (Agostinelli; Lund, 2023).

2.3.Antese floral, abertura das anteras e disponibilidade do pólen

Para descrever a antese floral, realizamos observações visuais diárias em campo por oito dias, na qual a antese foi considerada iniciada a partir da separação visível das pétalas e exposição dos estames e estigma e finalizada o com o murchamento ou queda da corola. Averiguamos a liberação dos grãos de pólen visualmente e/ou através de toque suave nas anteras a fim de confirmar a sua deiscência. Paralelamente, coletamos amostras de néctar apenas de flores ensacadas no estágio de botão para evitar a possível visita de polinizadores. Por meio de capilares de 10 μ L, aspiramos volume total de aproximadamente 1 mL de néctar proveniente de múltiplas flores e sua concentração de açúcares (em °Brix) foi aferida através de refratômetro de bancada.

O período de abertura das anteras e a disponibilidade do pólen foram monitorados através da observação de uma flor desde o início da antese (que teve início por volta das 16:30h). O processo foi documentado fotograficamente em intervalos de 30 minutos, permitindo uma análise precisa da sequência de eventos.

2.4. Potencial de autopolinização

Para investigar o sistema reprodutivo e o potencial de autopolinização espontânea, conduzimos um experimento de ensacamento das sinflorescências em campo (Koelreuter, 1761-1766). Seleccionamos e marcamos 50 indivíduos de *P. paraibana* utilizando placas de metal numeradas individualizadas. A localização precisa de cada indivíduo marcado foi registrada por meio de fotografias georreferenciadas. Ensacamos 50 sinflorescências (uma por indivíduo) selecionadas pela presença de botão floral em emissão. Utilizamos sacos do tipo organza na intenção de impedir a entrada de visitantes florais, mas ainda permitindo a troca gasosa e de vapor d'água com o meio e seu desenvolvimento. As sinflorescências permaneceram ensacadas até a maturação de frutos ou até o dessecação completo. Após a retirada dos sacos, realizamos a triagem das inflorescências em laboratório e calculamos dois parâmetros para testar a capacidade de autopolinização de *P. paraibana*: (1) a taxa de frutificação por indivíduo (proporção de plantas que produziram pelo menos um fruto), testada contra a hipótese nula de ausência de autopolinização (proporção = 0) usando o teste binomial exato; e (2) a eficiência de frutificação, expressa como a razão entre o número total de frutos e o número total de flores. A partir de então, classificamos os indivíduos em três categorias: Sem Flores, Com Flores/Sem Frutos e Com Frutos.



Figura 3. Método de estudo em autopolinização. A – Seleção de indivíduos de *Pachystachys paraibana* em estágio inicial. B – Ensacamento. C – Flor aberta durante ensacamento, D – Sinflorescência retirada após murchamento, E e F – Triagem de flores e frutos.

2.5. Visitantes florais

Para caracterizar a guilda de visitantes florais, adotamos um protocolo de amostragem em duas etapas, tanto por meio de observações diretas e quanto por meio de gravações por armadilhas fotográficas. Inicialmente, realizamos um ciclo contínuo de observações de 24 horas para identificar os horários de visitação. Neste ciclo, realizamos observações de 30 minutos a cada hora, totalizando 12 horas de esforço amostral. Após essas observações iniciais, que confirmaram a atividade de visitantes no período noturno e crepuscular, conduzimos uma amostragem intensiva com observações diretas focadas durante oito dias, abrangendo todo o período da antese. Com três observadores simultâneos e em diferentes indivíduos-focais, o esforço amostral total nesta fase foi de 84 horas-observador. Utilizamos lanternas envoltas com papel celofane vermelho afim de evitar a interferência no comportamento do animal. Para cada evento de visita, registramos os seguintes itens: identidade taxonômica do visitante, o comportamento de visita na flor e o número de visitas sequenciais. As observações foram realizadas durante

as luas crescente e cheia. Também coletamos informações abióticas de temperatura do ar (°C) e umidade relativa do ar (%) ao final dos horários de observação.

Complementarmente, instalamos duas armadilhas fotográficas em pontos que possuíam agrupamentos de sinflorescências desenvolvidas. As câmeras foram programadas para registrar vídeos de 30 segundos de duração a cada intervalo de 10 minutos, durante a partir das 16 horas. Na análise dos vídeos, identificamos e contabilizamos os visitantes florais. Dessa maneira, o esforço amostral somando-se a duração de todos os vídeos analisados, totalizou um total de 53 minutos e 30 segundos. A fim de detectar a influência do ambiente nas visitas, nós correlacionamos o número de visitas florais por noite e as variáveis abióticas (temperatura °C e umidade relativa do ar %) utilizando uma correlação de Spearman, devido à distribuição dos dados.

3. RESULTADOS

3.1. Fenologia reprodutiva

Com base nos espécimes de herbário analisados, *Pachystachys paraibana* apresenta floração entre abril e outubro, com frutificação ocorrendo em todos os meses de floração. Contudo, detectamos um registro isolado com floração e frutificação simultâneas no mês de fevereiro. Os espécimes de herbário apresentaram concentração temporal tanto para floração ($R = 0,636$; $p < 0,001$) quanto para frutificação ($R = 0,580$; $p = 0,014$), com pico de floração em abril e pico de frutificação entre maio e junho (figura 4). Além disso, a proximidade das médias circulares de floração (4,64 meses) e frutificação (4,62 meses) indica sincronia reprodutiva, com transição rápida entre os estádios. Adicionalmente, encontramos padrão semelhante nas observações de campo,

com os processos de floração e frutificação acontecendo concentrados entre o mesmo período (maio-julho) ($R = 0,837$; $p = 0,050$) (figuras 4 e 5).

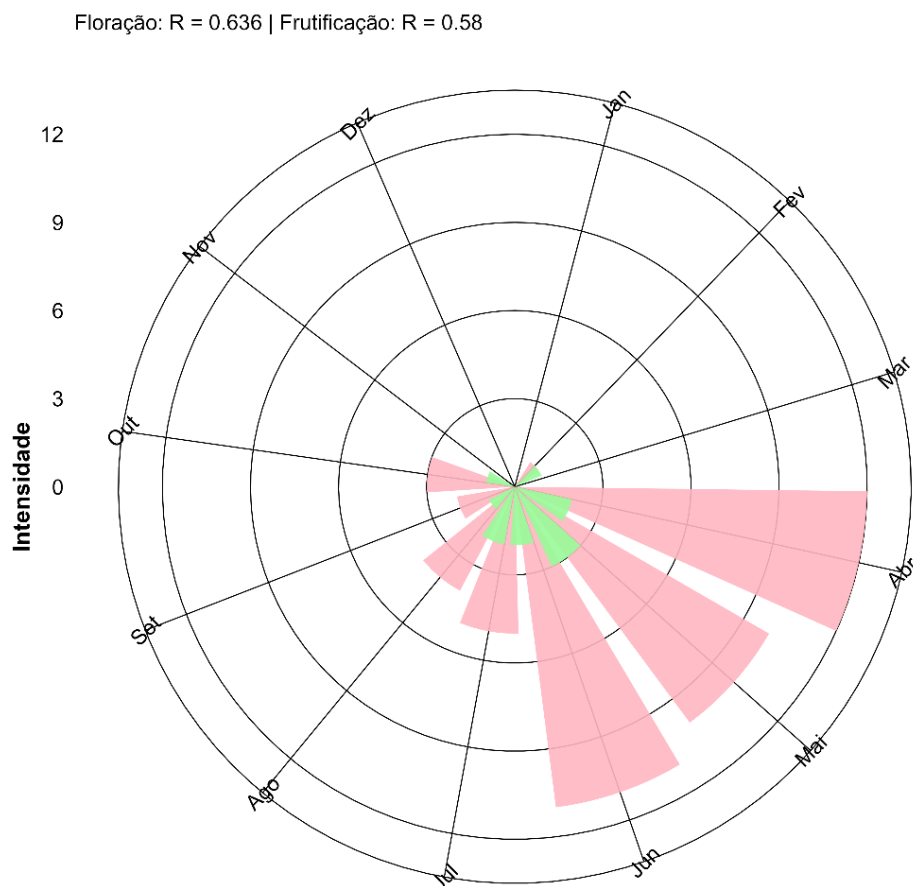


Figura 4. Histograma circular dos eventos de floração e frutificação Fenologia reprodutiva de *Pachystachys paraibana* com base em dados de espécimes de herbário. Cor rosa: distribuição temporal da floração ($R = 0,636$; $p < 0,001$). Cor verde: Distribuição temporal da frutificação ($R = 0,580$; $p = 0,014$)

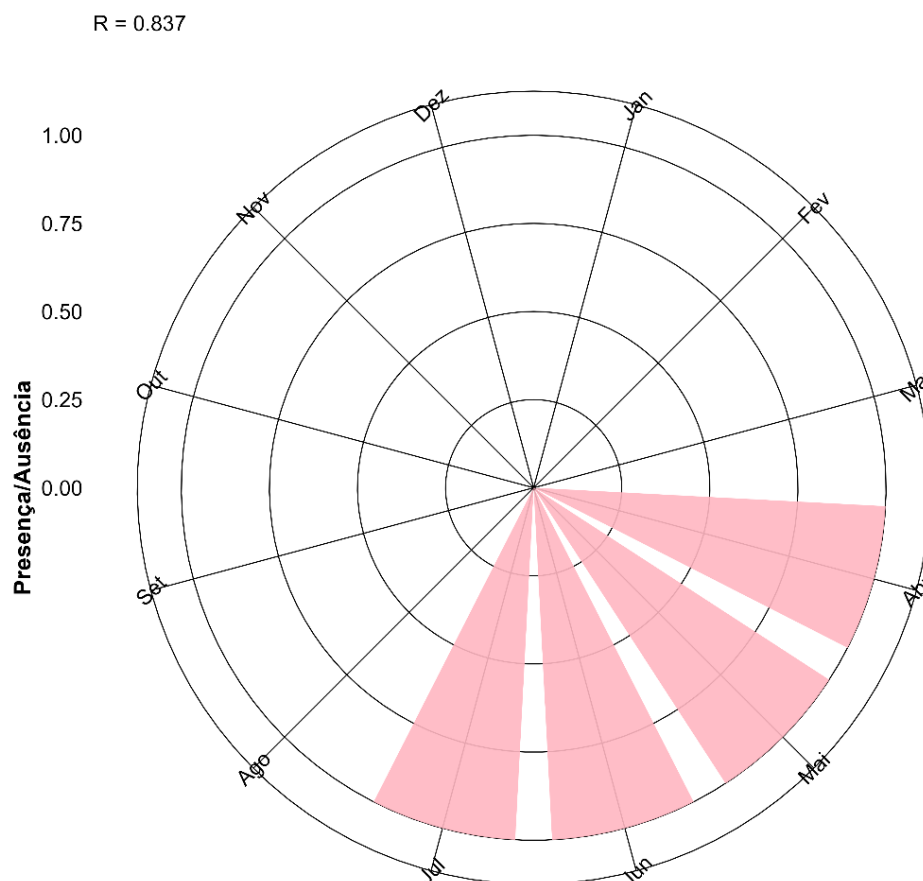


Figura 5. Padrão fenológico de *Pachystachys paraibana* com base em observações de campo na Floresta Nacional de Açu, dados de presença e ausência. A floração apresentou concentração temporal ($R = 0,837$; $p = 0,050$) com pico em maio.

3.2. Antese floral, abertura das anteras e disponibilidade do pólen

Pachystachys paraibana exibe floração noturna efêmera, com antese iniciando antes do crepúsculo vespertino (15h - 16h) e abscisão da corola ao amanhecer. A morfologia floral zigomorfa apresenta corola com lábio inferior trilobado e superior bilobado. As sinflorescências ($n = 45$) variaram de 27,8 - 116,0 mm de comprimento, com média de $62,6 \pm 17,0$ mm. O néctar possui 24 °Brix de sólidos solúveis (DO = 1371).

A sequência de abertura das anteras foi monitorada desde seu início, aproximadamente às 17h, com documentação fotográfica sistemática a cada intervalo de

30 minutos. O processo teve seu ápice às 19h30, quando as anteras se apresentaram totalmente deiscentes e com o pólen visivelmente disponível.

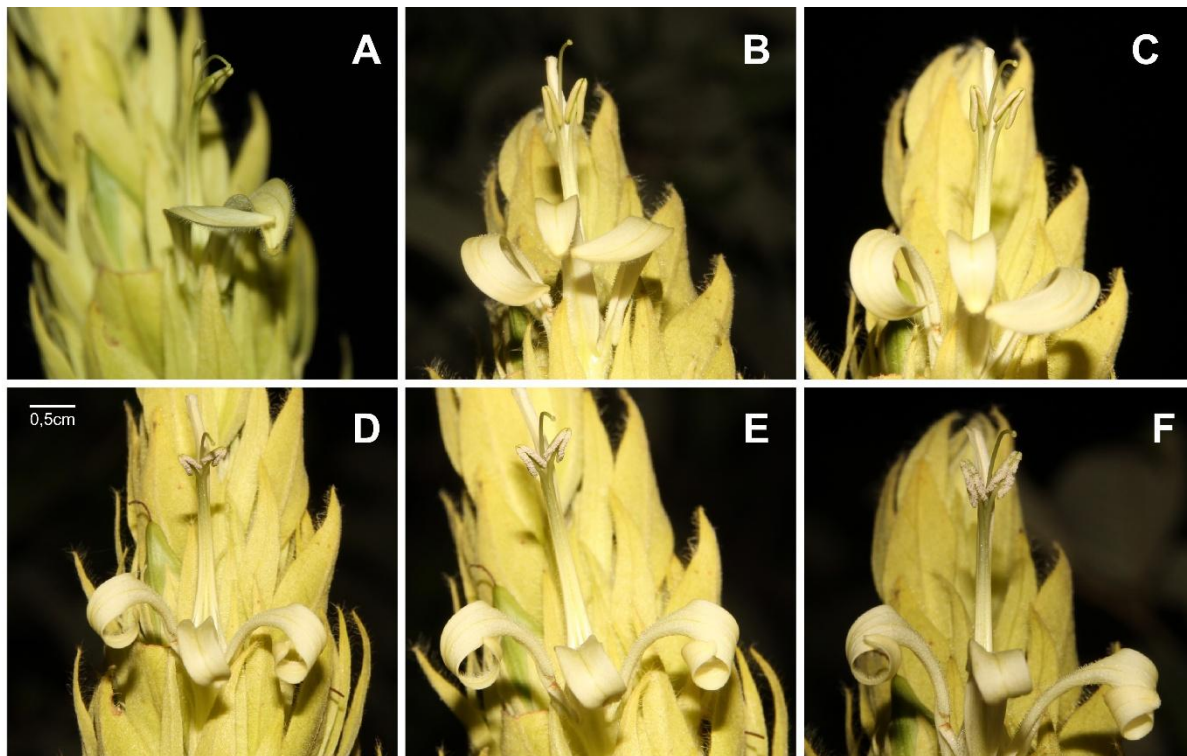


Figura 6. Sequência progressiva da abertura das anteras em *Pachystachys paraibana*, desde a abertura até a completa disponibilização do pólen no estágio final, monitorada, de forma sistemática, em intervalos de 30 minutos. A – 17h. B – 17h30. C – 18h. D – 18h30. E – 19h. F – 19h30. Imagens autorais.

3.3. Potencial de autopolinização

Consideramos 45 indivíduos de *P. paraibana* para as análises. Dos 50 indivíduos submetidos ao ensacamento, 20 (44,4%) produziram frutos na ausência de polinizadores (teste binomial exato: $p < 0,001$; IC 95%: 29,6-60,0%). No entanto, das 486 flores registradas nestes indivíduos ensacados, apenas 37 (7,6%) produziram frutos, com numa razão entre flor e fruto média de $7,5\% \pm 10,2\%$. Registramos 44,4% de indivíduos reprodutivos, dos quais 37,8% possuíam flores, mas sem frutificação, e 17,8% não produziram flores durante o período de análise.

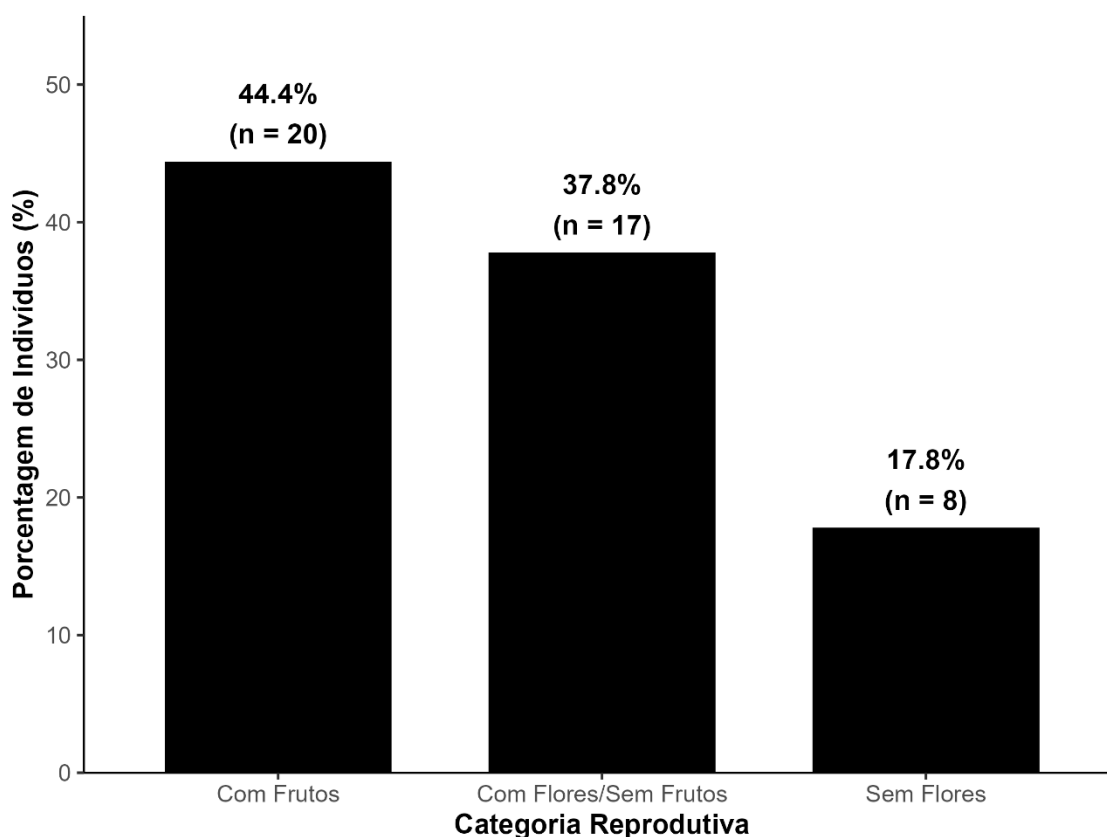


Figura 7. Distribuição dos estádios reprodutivos para os indivíduos de *Pachystachys paraibana* submetidos ao ensacamento (n = 45 indivíduos). Porcentuais representam: indivíduos com frutos (44,4%), indivíduos com flores e sem frutos (37,8%) e indivíduos sem flores (17,8%).

3.4. Visitantes florais

Registramos um total de 42 eventos de visita durante o período de observação. A guilda de visitantes foi composta por quatro táxons, incluindo vertebrados e invertebrados, a saber: morcegos (Phyllostomidae), mariposas (Sphingidae), beija-flores (Trochilidae) e abelhas (Apidae). Filostomídeos constituíram o grupo mais frequente como visitantes, representando 83,3% dos registros. A média de visitas por noite foi de 8 ± 5 , variando de 2 a 15 visitas, e o horário de pico de atividade ocorreu às 02h07, com 8 visitas documentadas. Com base nas observações de campo conduzidas neste estudo, não foi possível determinar com precisão o táxon responsável pela polinização efetiva de *P. paraibana*.

As condições ambientais médias registradas foram de $24,3 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ e umidade relativa de $86,6 \pm 13\%$. Entretanto, não encontramos correlação entre o número de visitas florais e as variáveis abióticas (temperatura: ρ (rho) = 0,031, p = 0,882; umidade: ρ (rho) = 0,019, p = 0,926).

Tabela 1. Visitantes florais de *Pachystachys paraibana*: número de visitas (eventos individuais), número de sessões (períodos de monitoramento), período de atividade e comportamento durante as interações florais.

Táxon	Nº de Visitas	Nº de Sessões	Período (Horário)	Comportamento
Phyllostomidae	35	11	Crepuscular noturno (18h-06h)	Bater e voltar

Sphingidae	2	2	Crepuscular noturno (18h-01h)	Visita com pouso breve
Trochilidae	10	2	Diurno (16h-18h)	Insero bico na flor
Apidae	2	1	Crepuscular diurno (05h)	Pouso breve

4. DISCUSSÃO

4.1. Fenologia reprodutiva

Pachystachys paraibana exibe uma janela reprodutiva bem definida, concentrada entre abril e julho. Em abril, geralmente estamos no pico das chuvas, o que indica o preparo para o florescimento e a frutificação a partir do auge da estação chuvosa. No entanto, devido aos fatores climáticos imprevisíveis típicos do semiárido, como distribuição irregular das chuvas e variações interanuais, esse ciclo pode atrasar ou antecipar entre os anos. Em alguns casos, o período reprodutivo se estende até outubro, dependendo da regularidade das precipitações e da capacidade de resiliência da vegetação local (Machado; Barros; Sampaio, 1997). A proximidade das médias circulares para floração e frutificação, observada em ambas as fontes de dados, apontam para uma transição rápida entre esses dois estádios de fenofases, uma característica típica de espécies adaptadas a ambientes com estações favoráveis curtas (Bawa, 1990; Rathcke; Lacey, 1985; Segrestin et al., 2018; Wang et al., 2023), como observado na Caatinga (Machado; Barros; Sampaio, 1997).

O padrão reprodutivo concentrado no primeiro semestre, coincidindo com o pico da estação chuvosa, evidencia uma estratégia fenológica sincronizada com a maior disponibilidade hídrica (Borchert, 1994; Segrestin et al., 2018; Virgínia de Lima Leite; Machado, 2010; Wang et al., 2023). A sincronia observada, entre os dados de herbários e os dados de campo para o ano de 2025, pode refletir tanto a eficácia do monitoramento sistemático quanto condições ambientais particulares da região semiárida que favoreceram esse evento. Contudo, a amplitude temporal restrita dos dados de campo, potencialmente influenciada pela precipitação reduzida no ano de coleta, ressalta a variabilidade interanual. Os dados de herbário, ao abrangerem uma janela temporal mais ampla, atenuando o efeito das irregularidades climáticas pontuais. Dessa forma, a conjugação das duas abordagens valida a sazonalidade reprodutiva e sublinha a

necessidade de monitoramentos de longo prazo para compreender a plasticidade fenológica da espécie em resposta à variabilidade climática.

4.2. Antese floral, abertura das anteras e disponibilidade do pólen

A combinação de caracteres observada em *P. paraibana* configura uma síndrome de polinização noturna bem definida. A antese crepuscular (iniciada ao entardecer), a deiscência das anteras por volta das 19h, a floração efêmera e um conjunto de adaptações morfológicas especializadas apontam para uma estratégia reprodutiva voltada à exploração eficiente de polinizadores noturnos, como morcegos e mariposas (Fægri; Van der pijl, 1979; Muchhala, 2006). Essa sincronização temporal noturna confere vantagens ecológicas duplas: reduz a competição por polinizadores com espécies diurnas (Aizen; Vázquez, 2006) e aproveita condições ambientais mais favoráveis (Fægri; Van der pijl, 1979). O período noturno apresenta maior umidade relativa, o que minimiza a perda de água por transpiração, evita a dessecação do pólen (Cruden, 1977; Pacini, 2000), e, simultaneamente, favorece a atividade dos visitantes especializados e a oferta de recursos florais (Nicolson, 2007).

Morfologicamente, a espécie exibe traços compatíveis com a quiropterofilia. As sinflorescências terminais, projetadas para fora da copa, proporcionam acesso livre e espaço para manobra exigidos pelos morcegos em voo (Fægri; Van der pijl, 1979). Já as pétalas superiores lobadas podem funcionar como estruturas protetoras, resguardando o estigma de danos mecânicos durante as visitas desses vertebrados de maior porte (Fleming; Geiselman; Kress, 2009; Muchhala, 2006). Em conjunto, esses atributos fenológicos e morfológicos reforçam a hipótese de que *P. paraibana* evoluiu como uma espécie especializada na polinização por vertebrados noturnos, otimizando sua reprodução em um nicho temporal e funcional específico.

O fato de as anteras abrirem e liberarem o pólen completamente apenas a partir das 19h confirma o indício da atuação de um polinizador noturno. Esse padrão temporal, em termos gerais, faz-nos não considerar a possibilidade de polinização efetiva por beija-flores ou abelhas, uma vez que suas visitas não coincidiram com a disponibilidade do recurso. Os beija-flores, por visitarem as flores ainda com as tecas das anteras fechadas, não promoverão a transferência de pólen entre indivíduos. Por outro lado, as abelhas que

visitam as flores durante a madrugada não são expostas ao pólen viável, este recurso já havia sido esgotado.

A plasticidade fenotípica, evidenciada pela ampla variação no tamanho das sinflorescências e na razão flores:frutos (Nicotra et al., 2010), mostra que sinflorescências maiores não necessariamente produzem mais frutos, possivelmente devido às limitações polínicas ou de recursos pós-polinização (Knight et al., 2005). As propriedades físico-químicas do néctar (24 °Brix, DO = 1371) representam uma média entre *H. corrugatus* (21,5 °Brix) e *H. neesianus* (27 °Brix) (Silva et al., 2022; Vogel; Machado; Lopes, 2004). Esta concentração se enquadra na faixa típica para polinização por morcegos (15-30 °Brix) (Fleming; Geiselman; Kress, 2009), enquanto a elevada densidade óptica pode indicar a presença de compostos secundários que podem aumentar a detectabilidade e proteger contra microrganismos ou herbivoria (Adler, 2000; Nicolson; Thornburg, 2007). Em contraste, o néctar em espécies ornitófilas é consistentemente mais diluído (10-20 °Brix) (Stiles; Freeman, 1993), reforçando a especialização de *P. paraibana* para polinizadores noturnos.

4.3. Potencial de autopolinização

Os resultados revelam um sistema reprodutivo dual em *P. paraibana*, caracterizado pela polinização por vetores animais e capacidade de autopolinização espontânea. A produção de frutos e sementes por quase metade dos indivíduos ensacados demonstra que a espécie tem potencial de realizar autopolinização. Esta estratégia constitui importante garantia reprodutiva em ambientes extremos e imprevisíveis, como a Caatinga (Lloyd, 1992; Machado; Lopes, 2004), assegurando produção de sementes mesmo em condições de isolamento ou baixa densidade de visitantes florais (Baker, 1955; Lloyd, 1992).

O padrão reprodutivo de autocompatibilidade observado em *P. paraibana* difere do de *H. corrugatus* (Silva et al., 2022) e *H. neesianus* (Vogel; Machado; Lopes, 2004). Essa divergência sugere uma trajetória evolutiva singular para *P. paraibana* e pode ser uma outra evidência que a diferencie de *Harpochilus*. *Pachystachys paraibana* provavelmente enfrentou pressões seletivas análogas às que moldaram as adaptações de *H. neesianus* e *H. corrugatus*, como a alta sazonalidade climática e o estresse hídrico pronunciado dos ambientes da Depressão Sertaneja Setentrional, áreas de extremo

nordeste. Essa convergência ecológica favoreceu o surgimento de traços florais convergentes que a caracterizaram como *Harpochilus*. Assim, a similaridade morfofuncional entre os gêneros reflete uma resposta evolutiva paralela a ambientes sazonais e à disponibilidade de polinizadores especializados (Bazzaz, 1986; Petanidou et al., 2012; Shivanna, 2015).

Pachystachys paraibana exibe hercogamia, na qual a separação espacial entre anteras e estigma reduz a probabilidade da ocorrência de autopolinização (Goodwillie; Kalisz; Eckert, 2005). De forma análoga, a autogamia pós-antese em *Incarvillea sinensis* (Lamiales, Bignoniaceae) é viabilizada pelo um mecanismo singular de abscisão da corola, cuja queda, auxiliada pelo vento, força o contato físico entre as estruturas reprodutivas (Qu et al., 2007). Nesse mesmo contexto, em *P. paraibana*, a senescência ou abscisão floral poderiam funcionar como um gatilho mecânico que aproxima anteras e estigma, assegurando a produção de sementes por autofecundação na ausência de polinizadores.

As populações de *P. paraibana* observadas em campo são tipicamente adensadas, um padrão condizente com seus principais modos de propagação por estaquia natural e chuva de sementes (Nathan; Muller-Landau, 2000), neste caso, através da deiscência explosiva do fruto, onde os retináculos lançam as sementes tal como uma “catapulta”. A combinação da ausência de dispersão por zoocoria com os mecanismos de propagação vegetativa e a dispersão limitada de sementes sugere um sistema reprodutivo que restringe o fluxo gênico (Hamrick; Godt; Sherman-Broyles, 1992; LoveLess; Hamrick, 2025). Este cenário pode ser compatível com a ocorrência de agamospermia, um mecanismo de reprodução assexuada por sementes que resulta na produção de clones maternos e, consequentemente, em baixa diversidade genética populacional (Asker; Jerling, 1992; Koltunow; Grossniklaus, 2003) que merece ser futuramente investigada.

Embora *P. paraibana* apresente uma estratégia dual de polinização, assegurando reprodução tanto por polinizadores quanto por mecanismos de autocompatibilidade, as mudanças climáticas e o aumento da frequência de eventos extremos podem ameaçar sua resiliência. A redução das populações de polinizadores e a dessincronia fenológica entre eles e a planta podem intensificar a pressão seletiva pela autocompatibilidade como garantia reprodutiva imediata (Evans et al., 2011; Naghiloo; Bellstedt; Claßen-Bockhoff, 2019; Pedersen; Ehlers, 2000). Entretanto, essa mudança tende a ser deletéria a longo prazo, promovendo problemáticas nas interações planta-polinizador, como a diminuição

da diversidade genética e do potencial evolutivo da espécie (Evans et al., 2011). Portanto, estratégias de conservação devem priorizar não apenas a proteção de habitats, mas também a manutenção das redes de polinização e a variabilidade genética populacional, garantindo assim a persistência adaptativa desta espécie endêmica frente a cenários climáticos futuros.

4.4. Visitantes florais

A composição da guilda de visitantes florais de *P. paraibana*, que abrange quatro táxons (abelhas, beija-flores, mariposas, morcegos) revela um sistema de polinização em gradiente que tensiona a classificação entre especialização, tendo um maior número de visitas de morcegos, e generalização, por receber visitas de outros grupos. Alinhando-se à síndrome de quiropterofilia, filostomídeos (morcegos frugívoros e nectarívoros neotropicais) atuam como os polinizadores primários, enquanto mariposas podem desempenhar um papel secundário. Embora a ornitofilia por beija-flores seja a síndrome típica do gênero *Pachystachys* (Côrtes; Daniel; Rapini, 2016), que pode ser evidenciada, por exemplo, pelo grande número de visitas diurnas antes e durante a antese, *P. paraibana* constitui uma exceção ecológica, com especialização funcional voltada para a polinização noturna por morcegos.

Visitas oportunistas por beija-flores (e.g.: forrageio em flores imaturas, antes da liberação de pólen) e por abelhas, comuns em acantáceas, reforçam um modelo de especialização flexível: *P. paraibana* mantém adaptações otimizadas para quiropterofilia, mas aproveita serviços complementares de forma facultativa. No entanto, a dominância de visitas por morcegos, embora consistente com a síndrome, não atesta automaticamente sua efetividade como polinizadores. Confirmar esse papel requererá estudos futuros que quantifiquem a deposição de pólen e a formação de frutos atribuíveis a cada visitante.

Além disso, como todas as observações ocorreram durante as luas crescente e cheia e este é um fator que suprime a atividade de forrageio de morcegos pelo aumento do risco de predação (Lang et al., 2006; Morrison, 1978; Saldaña-Vázquez; Munguía-Rosas, 2013), o padrão registrado possivelmente subestima a real intensidade de visitação, representando um cenário conservador que reforça a necessidade de amostragem em todo o ciclo lunar para uma relação causal robusta. Ainda que haja notável congruência entre síndrome floral (arquitetura e antese noturna), guilda de

visitantes e padrões temporais de atividade, essa correlação multivariada não prova polinização efetiva por vetores animais, a confirmação exige demonstração experimental de transferência de pólen viável e aumento significativo da frutificação em relação a plantas ensacadas (Herrera, 1987; King; Ballantyne; Willmer, 2013).

A autocompatibilidade documentada na espécie levanta a hipótese de que a autopolinização pode ser o mecanismo reprodutivo primário nas condições ecológicas atuais (Eckert et al., 2010; Fenster et al., 2004). A ausência de correlação com parâmetros abióticos sugere controle mais por fatores intrínsecos (fisiologia termorregulatória dos morcegos, hierarquização de recursos na paisagem ou limiares ecofisiológicos amplos) do que por condições atmosféricas momentâneas, enquanto a alta variabilidade na frequência de visitas revela a natureza dinâmica dessa interação mutualística, na qual elementos extrínsecos (fenologia de florações, pressão de predação, ciclo lunar e densidade floral local) impõem complexidade adicional (Fleming; Geiselman; Kress, 2009; Sazima, 1999).

A quiropterofilia é um exemplo de especialização decorrente da coevolução e embora rara, desempenha um papel funcional crucial em ambientes tropicais sazonais, onde as plantas apresentam um conjunto característico de adaptações: flores noturnas, de cor pálida, com néctar abundante e diluído, disposição pendente ou exposta (Fægri; Van der pijl, 1979; Fleming; Geiselman; Kress, 2009). No caso de *P. paraibana*, ser visitada por animais que podem polinizar por suspensão traz vantagens como economia energética para a planta, não precisando investir em estruturas de pouso, proteção contra danos mecânicos durante a visita e contato com polinizadores capazes de visitar várias flores rapidamente em voo contínuo (Muchhala, 2006). Esse sistema tende a ser favorecido em ambientes de vegetação aberta e sazonalidade marcada, nos quais a floração concentrada após as chuvas atrai polinizadores migratórios e preenche nichos disponíveis, como em regiões semiáridas como a Caatinga (Machado; Lopes, 2004). Contudo, sistemas especializados enfrentam ameaças crescentes, como a perda de habitat, a fragmentação, que isola tanto populações de plantas quanto de polinizadores, e mudanças climáticas, que alteram os padrões fenológicos e a disponibilidade de recursos (Bawa; Dayanandan, 1998).

As investigações sobre a biologia floral de *Harpochilus* revelam um padrão notável de especialização para a quiropterofilia, mediada por morcegos da subfamília Glossophaginae. Vogel et al. (2004) confirmaram visitas regulares de *Glossophaga*

soricina a *H. neesianus* no Parque Nacional do Catimbau (PE), com aproximação rápida, coleta de néctar e contato nototríptico das estruturas reprodutivas na região dorsal dos visitantes. Trabalhos de Diniz et al. (2019) e Domingos-Melo et al. (2023) também mencionam a quiropterofilia nesta espécie. De forma análoga, Silva et al. (2022) observaram morcegos Glossophaginae não identificados visitando *H. corrugatus* na Chapada Diamantina (BA), espécie que compartilha com *H. neesianus* atributos como antese noturna, corola clara e néctar abundante.

A ocorrência da mesma síndrome floral quiropterófila e morfologia, com flores campanuladas a fortemente bilabiadas, cores claras, antese noturna, néctar abundante e inflorescências expostas, nas três espécies distribuídas em áreas disjuntas do semiárido brasileiro constitui forte indício de convergência adaptativa. *Harpochilus neesianus* ocorre em arbustais (caatinga *s.s.*) e campos rupestres na porção meridional da Caatinga, do Rio grande do Norte a Bahia; *P. paraibana* nos arbustais da porção setentrional, do Ceará a divisa entre Rio Grande do Norte e Paraíba; e *H. corrugatus* é restrita às formações rupestres na divisa entre Bahia e Minas Gerais (Costa-Lima & Chagas, 2019; Silva et al., 2022). Apesar de não serem simpátricas, todas compartilham traços florais convergentes orientados à atração de morcegos, sugerindo que pressões seletivas exercidas por polinizadores da mesma guilda atuaram de forma consistente ao longo da evolução dessas espécies (Fleming et al., 2009; Silva et al., 2022).

Parâmetros funcionais determinantes como a carga e viabilidade polínica efetivamente depositada, o tipo de cruzamento (e.g. geitonogamia e xenogamia) e a eficiência na mobilização de pólen compatível, permanecem como variáveis não aferidas. Esta lacuna metodológica salienta que apenas a visita é uma amostra incompleta do serviço de polinização, expondo a natureza multidimensional dessa interação, onde sucesso real depende da integração entre o comportamento do vetor, a ecologia do pólen e o sistema reprodutivo da planta (Ballantyne; Baldock; Willmer, 2015; Herrera, 1987; King; Ballantyne; Willmer, 2013). A estratégia reprodutiva de *P. paraibana* é interpretada como um sistema misto, no qual a autocompatibilidade atua como um mecanismo de garantia, assegurando a produção de sementes diante da imprevisibilidade inerente aos serviços de polinização.

Os dados coletados permitiram identificar a guilda de visitantes florais, composta predominantemente por beija-flores e morcegos. No entanto, a presença de um visitante na flor não o qualifica como um polinizador. Para confirmar essa função, seria necessário

um protocolo metodológico mais abrangente, que incluísse, além do registro de visita, a captura dos indivíduos para verificação da presença e da carga de grãos de pólen de *P. paraibana* aderidos a suas partes corporais (como tórax, pernas ou probóscide).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em síntese, os achados deste estudo consolidam *P. paraibana* como uma espécie portadora de uma síndrome mista com tendência a quiropterofilia, caracterizada por uma janela reprodutiva restrita, antese noturna, morfologia floral exposta e néctar com propriedades físico-químicas compatíveis com a atração de morcegos. A documentação de visitas frequentes por morcegos, em sincronia com a liberação de pólen, reforça a hipótese de que a polinização por vertebrados noturnos tem se tornado o principal sistema reprodutivo da espécie em condições naturais.

A persistência da autocompatibilidade e a variabilidade intrínseca nas taxas de visita revelam a natureza dinâmica e contingente desta interação mutualística, onde a especialização floral não garante a efetividade do serviço de polinização. Portanto, este trabalho avança ao caracterizar a síndrome e a guilda de visitantes, mas também expõe a necessidade crítica de estudos experimentais que quantifiquem a deposição de pólen viável e o sucesso reprodutivo mediado por diferentes vetores. Futuras investigações devem focar em desvendar os fatores ecofisiológicos que modulam a efetividade dos morcegos como polinizadores e em avaliar a vulnerabilidade deste sistema especializado frente a cenários de alteração antropogênica, como a fragmentação de habitat e as mudanças climáticas. A compreensão integral de tais mecanismos é fundamental não apenas para elucidar a ecologia reprodutiva de *P. paraibana*, mas também para embasar estratégias eficazes para a conservação de interações planta-polinizador cruciais em ecossistemas sazonais como a Caatinga.

6. REFERÊNCIAS

- AB’SÁBER, A. N. **Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas**. São Paulo: Ateliê Editorial, 2003.
- ADLER, L. S. The ecological significance of toxic nectar. **Oikos**, v. 91, n. 3, p. 409–420, dez. 2000.
- AIZEN, M. A.; VÁZQUEZ, D. P. Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: is there evidence of competitive displacement? **Ecography**, v. 29, n. 3, p. 357–366, jun. 2006.
- ARMBRUSTER, W. S. Floral specialization and angiosperm diversity: phenotypic divergence, fitness trade-offs and realized pollination accuracy. **AoB PLANTS**, v. 6, jan. 2014.
- ASKER, S.; JERLING, L. **Apomixis in Plants**. Boca Raton: CRC Press, 1992.
- ASSIS, L. C. S. Pollination syndromes and the origins of floral traits. **Annals of Botany**, v. 132, n. 6, p. 1055–1072, nov. 2023.
- BAKER, H. G. Self-compatibility and establishment after “long-distance” dispersal. **Evolution**, v. 9, n. 3, p. 347–349, set. 1955.
- BALLANTYNE, G.; BALDOCK, K. C. R.; WILLMER, P. G. Constructing more informative plant–pollinator networks: visitation and pollen deposition networks in a heathland plant community. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1814, p. 20151130, set. 2015.
- BARONIO, G. J. et al. Exploring edge effects on pollination syndromes in dry forests: implications for conservation strategies. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 144, n. 4, p. blae055, abr. 2025.
- BARRETO, L. L. et al. Is there an influence of the edge on plant pollination in dry forests? The case of *Justicia aequilabris* (Acanthaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 187, n. 2, p. 319–326, maio 2018.
- BARRETT, S. C. H. The evolution of plant sexual diversity. **Nature Reviews Genetics**, v. 3, n. 4, p. 274–284, abr. 2002.

BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 21, p. 399–422, 1990.

BAWA, K. S.; DAYANANDAN, S. Global climate change and tropical forest genetic resources. In: MARKHAM, Adam (Org.). **Potential impacts of climate change on tropical forest ecosystems**. Dordrecht: Springer Netherlands. p. 333–345. 1998.

BAZZAZ, F. A. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In: MOONEY, Harold A.; DRAKE, James A. (Org.). **Ecology of biological invasions of North America and Hawaii**. New York: Springer. p. 96–110. 1986.

BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, n. 5, p. 1437–1449, 1994.

BRASIL. Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). **Plano de Manejo da Floresta Nacional de Açu**. Coordenação de Elaboração e Revisão de Planos de Manejo – COMAN. Brasília, DF: ICMBio, 2019. Disponível em: https://www.gov.br/icmbio/pt-br/assuntos/biodiversidade/unidade-de-conservacao/unidades-de-biomas/caatinga/lista-de-ucs/flona-de-acu/arquivos/plano_de_manejo_flona_de_acu.pdf. Acesso em: 23 jan. 2026.

CASTRO-SOUZA, R. A. et al. O (des)conhecimento da biodiversidade: uma sistematização sobre lacunas, limitações, vieses, déficits e ruídos. **Oecologia Australis**, 2024.

CHAGAS, E.C.O. et al. Five new species, a new combination, and a replacement name in Acanthaceae from the drylands of northeastern Brazil. **Annales Botanici Fennici**. No prelo.

COSTA-LIMA, J. L. D.; CHAGAS, E. C. O. A revision of *Harpochilus* sheds light on new combinations under *Justicia* (Acanthaceae). **Phytotaxa**, Auckland, v. 393, n. 2, p. 119–130, 2019.

CÔRTEZ, A. L. A.; DANIEL, T. F.; RAPINI, A. Recircumscription and two new species of *Pachystachys* (Tetramerium lineage: Justicieae: Acanthaceae). **Nordic Journal of Botany**, v. 34, n. 5, p. 522–528, 2016.

CRUDEN, R. W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. **Evolution**, v. 31, n. 1, p. 32-46, mar. 1977.

DE QUEIROZ, L. P. et al. Diversity and evolution of flowering plants of the Caatinga Domain. In: SILVA, José Maria Cardoso da; LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo (Org.). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer International Publishing. p. 23–63. 2017.

DOMINGOS-MELO, A. et al. Nectar as a manipulator: how nectar secretion patterns influence pollinator behaviour and pollen transfer in *Harpochilus neesianus* (Acanthaceae). **Annals of Botany**, Oxford, v. 131, n. 2, p. 361–372, 2023.

DORKEN, M. E.; VAN KLEUNEN, M.; STIFT, M. Costs of reproduction in flowering plants. **New Phytologist**, Cambridge, v. 247, n. 1, p. 55–70, 2025

ECKERT, C. G. et al. Plant mating systems in a changing world. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 25, n. 1, p. 35–43, jan. 2010.

EVANS, M. E. K. et al. Extreme environments select for reproductive assurance: evidence from evening primroses (*Oenothera*). **New Phytologist**, v. 191, n. 2, p. 555–563, jul. 2011.

FÆGRI, K.; VAN DER PIJL, L. Chapter 5 - Pollination in angiosperms. In: FÆGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **Principles of pollination ecology**. 3. ed. Amsterdam: Pergamon, 1979. p. 13–33.

FENSTER, C. B. et al. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 35, p. 375–403, 2004.

FLEMING, T. H.; GEISELMAN, Cullen; KRESS, W. John. The evolution of bat pollination: a phylogenetic perspective. **Annals of Botany**, v. 104, n. 6, p. 1017–1043, nov. 2009.

FLORA DO BRASIL, 2020. In: **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 23 jan. 2026

GOODWILLIE, C.; KALISZ, S.; ECKERT, C. G. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, p. 47–79, 2005.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, n. 982, p. 1169–1194, nov. 1977.

HAMRICK, J. L.; GODT, M. J. W.; SHERMAN-BROYLES, S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. **New Forests**, v. 6, n. 1, p. 95–124, mar. 1992.

HERRERA, C. M. Components of pollinator “quality”: comparative analysis of a diverse insect assemblage. **Oikos**, v. 50, n. 1, p. 79–90, set. 1987.

HORTAL, J. et al. Seven shortfalls that beset large-scale knowledge of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 46, p. 523–549, 2015.

KIEL, C. A. et al. Remarkable variation in androecial morphology is closely associated with corolla traits in Western Hemisphere Justiciinae (Acanthaceae: Justicieae). **Annals of Botany**, v. 132, n. 1, p. 43–60, out. 2023.

KING, C.; BALLANTYNE, G.; WILLMER, Pat G. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, n. 9, p. 811–818, set. 2013.

KNIGHT, T. M. et al. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 36, p. 467–497, 2005.

KÖLREUTER, D. J. G. Kölreuters vorläufige Nachricht von einigen das Geschlecht der Pflanzen betreffenden Versuchen und Beobachtungen. **Leipzig: In der Gleditschischen Handlung**. 406 p. 1761.

KOLTUNOW, A. M.; GROSSNIKLAUS, U. Apomixis: a developmental perspective. **Annual Review of Plant Biology**, v. 54, p. 547–574, 2003.

KRICHEVSKY, A. et al. How pollen tubes grow. **Developmental Biology**, v. 303, n. 2, p. 405–420, mar. 2007.

LADLE, R.; HORTAL, J. Mapping species distributions: living with uncertainty. **Frontiers of Biogeography**, v. 5, n. 1, p. 8-9, abr. 2013.

- LANG, A. B. et al. Activity levels of bats and katydids in relation to the lunar cycle. **Oecologia**, v. 146, n. 4, p. 659–666, jan. 2006.
- LEAL, I. R. et al. Plant–animal interactions in the Caatinga: overview and perspectives. In: SILVA, José Maria Cardoso da; LEAL, Inara R.; TABARELLI, Marcelo (Org.). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 255–278.
- LLOYD, D. G. Self- and cross-fertilization in plants. II. The selection of self-fertilization. **International Journal of Plant Sciences**, v. 153, n. 3, p. 370–380, 1992.
- LOVELESS, M. D.; HAMRICK, J. L. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 15, p. 65–95, 1984.
- LOVETT DOUST, J. Plant reproductive strategies and resource allocation. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 4, n. 8, p. 230–234, ago. 1989.
- MACHADO, I. C. S.; BARROS, L. M.; SAMPAIO, E. V. S. B. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, northeastern Brazil. **Biotropica**, v. 29, n. 1, p. 57–68, 1997.
- MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. **Annals of Botany**, v. 94, n. 3, p. 365–376, set. 2004.
- MANZITTO-TRIPP, E. A. et al. Revised classification of Acanthaceae and worldwide dichotomous keys. **Taxon**, v. 71, n. 1, p. 103–153, 2022.
- MCDADE, L. A. et al. Phylogenetic relationships among Acanthaceae: evidence from two genomes. **Systematic Botany**, v. 25, n. 1, p. 106–121, 2000.
- MEYER, C. et al. Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. **Nature Communications**, v. 6, n. 1, p. 8221, set. 2015.
- MONTEIRO, F. K. S. et al. A new species of northeastern Brazilian endemic genus *Harpochilus* (Acanthaceae). **Phytotaxa**, v. 358, n. 3, p. 289–294, jul. 2018.
- MORELLATO, L. P. C. et al. Linking plant phenology to conservation biology. **Biological Conservation**, v. 195, p. 60–72, mar. 2016.
- MORRISON, D. W. Lunar phobia in a neotropical fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Chiroptera: Phyllostomidae). **Animal Behaviour**, v. 26, p. 852–855, 1978.

- MUCHHALA, N. The pollination biology of *Burmeistera* (Campanulaceae): specialization and syndromes. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 8, p. 1081–1089, ago. 2006.
- NAGHILOO, S.; BELLSTEDT, D. U.; CLASSEN-BOCKHOFF, R. The plasticity of breeding system in arid-adapted Zygophylloideae. **Journal of Arid Environments**, v. 162, p. 1–9, mar. 2019.
- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. C. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 7, p. 278–285, jul. 2000.
- NEES VON ESENBECK, C. G. D. *Pachystachys* Nees. In: MARTIUS, C. F. P. von (ed.). *Flora Brasiliensis: enumeratio plantarum in Brasilia hactenus detectarum...* **Monachii [Munique]: Lipsiae [Leipzig]: Fleischer**, v. 9, p. 99, 1847.
- NE'EMAN, G. et al. A framework for comparing pollinator performance: effectiveness and efficiency. **Biological Reviews**, v. 85, n. 3, p. 435–451, ago. 2010.
- NICOLSON, S. W.; THORNBURG, R. W. Nectar chemistry. Ettore (Org.). **Nectaries and nectar**. Dordrecht: Springer Netherlands, p. 215–264. 2007.
- NICOTRA, A. B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science**, v. 15, n. 12, p. 684–692, dez. 2010.
- OLLERTON, J.; WINFREE, R.; TARRANT, Sam. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, v. 120, n. 3, p. 321–326, mar. 2011.
- PACINI, E. From anther and pollen ripening to pollen presentation. **Plant Systematics and Evolution**, v. 222, n. 1, p. 19–43, mar. 2000.
- PANNELL, J. R. Evolution of the mating system in colonizing plants. **Molecular Ecology**, v. 24, n. 9, p. 2018–2037, maio 2015.
- PEDERSEN, H. Æ.; EHLERS, B. K. Local evolution of obligate autogamy in *Epipactis helleborine* subsp. *neerlandica* (Orchidaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 223, n. 3-4, p. 173–183, 2000.

PETANIDOU, T. et al. Self-compatibility and plant invasiveness: comparing species in native and invasive ranges. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 14, n. 1, p. 3–12, fev. 2012.

QU, R. et al. Wind-dragged corolla enhances self-pollination: a new mechanism of delayed self-pollination. **Annals of Botany**, v. 100, n. 6, p. 1155–1164, dez. 2007.

RATHCKE, B.; LACEY, E. P. Phenological patterns of terrestrial plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 16, p. 179–214, 1985.

RODRIGUES, D. M. et al. Diverse yet endangered: pollen dispersal and mating system reveal inbreeding in a narrow endemic plant. **Plant Ecology & Diversity**, v. 12, n. 2, p. 169–180, mar. 2019.

SALDAÑA-VÁZQUEZ, R. A.; MUNGUÍA-ROSAS, M. A. Lunar phobia in bats and its ecological correlates: A meta-analysis. **Mammalian Biology**, v. 78, n. 3, p. 216–219, abr. 2013.

SAZIMA, M. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic Forest sites in Brazil. **Annals of Botany**, v. 83, n. 6, p. 705–712, jun. 1999.

SEGRESTIN, J. et al. When is the best time to flower and disperse? A comparative analysis of plant reproductive phenology in the Mediterranean. **Functional Ecology**, v. 32, n. 7, p. 1770–1783, 2018.

SHIVANNA, K. R. Reproductive assurance through autogamous self-pollination across diverse sexual and breeding systems. **Current Science**, v. 109, n. 7, p. 1255–1263, 2015.

SILVA, F. A. et al. *Harpochilus corrugatus* (Acanthaceae), a new and endangered chiropterophyllous species from the highlands of central-southern Bahia, Brazil. **Phytotaxa**, v. 545, n. 2, p. 151–162, maio 2022.

SILVA, R. M.; CONSOLARO, H. N. Polinização e sistema reprodutivo de Acanthaceae Juss. no Brasil: uma revisão. **Bioscience Journal**, v. 31, n. 3, p. 890–907, maio 2015.

STILES, F. G; FREEMAN, C. E. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. **Biotropica**, v. 25, n. 2, p. 191–205, jun. 1993.

TSCHAPKA, M. Energy density patterns of nectar resources permit coexistence within a guild of Neotropical flower-visiting bats. **Journal of Zoology**, v. 263, n. 1, p. 7–21, maio 2004.

TOMASZEWSKI, C. E.; KULBABA, M. W.; HARDER, L. D. Contrasting hermaphroditic sexual systems: andromonoecy, monoecy, and monoclony in *Anticlea occidentalis* (Melanthiaceae). **Evolution**, Lancaster, v. 72, n. 11, p. 1–17, 2018.

VELLOSO, A. L. et al. **Ecorregiões propostas para o bioma da caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental The Nature Conservancy do Brasil, 2002.

VIRGÍNIA DE LIMA LEITE, A.; MACHADO, I. C. Reproductive biology of woody species in Caatinga, a dry forest of northeastern Brazil. **Journal of Arid Environments**, v. 74, n. 11, p. 1374–1380, nov. 2010.

VOGEL, S.; MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. *Harpochilus neesianus* and other novel cases of chiropterophily in neotropical Acanthaceae. **Taxon**, v. 53, n. 1, p. 55–60, 2004.

VOIGT, C. C.; LEWANZIK, D. Trapped in the darkness of the night: thermal and energetic constraints of daylight flight in bats. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1716, p. 2311–2317, ago. 2011.

WANG, X. et al. Geographical patterns and determinants in plant reproductive phenology duration. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 1217348, jun. 2023.

ZAKHARY, A. et al. The evolution of life history strategies in plants and its relationship to the evolution of protective cellular mechanisms against reactive oxygen species. **Research Square**, 2021.

7. APÊNDICE

7.1. Lista de Espécimes de Coleções Biológicas Analisados

Ceará – -37.822498, -4.67444, EAC 11166, 10/04/1982, Nunes, E., Itaiçaba, Morro do Ererê (fl); -38.653099, -3.73611, EAC 34409, 27/06/2004, Castro, A.S.F., Caucaia, Conceição (fl, fr); -40.677502, -5.17833, EAC 54514, 01/06/2013, Castro, A.S.F., Crateús, Estreito (fl, fr); -40.677502, -5.17833, EAC 34142, 04/06/2002, Araújo, F.S.; Vasconcelos, S.F., Crateús, RPPN Serra das Almas (fl); EAC 3520, 17/06/1997, Barros, E.O.; et al., Quixeré, Chapada do Apodi, mato alto. Grupo Apodi, calcário Jandaíra, Cambisol. Fazenda Manga do Cedro (fl); -38.981944, -4.258889, EAC 42316, 21/09/2004, Gomes, V.; Lima-Verde, L.W., Guaramiranga, Sítio Salva-Vidas, Levantamento Fitossociológico, Ponto 120, Quadrante 4 (fl); -40.064444, -5.403611, EAC 54199, 17/08/2013, Gomes, R.C., Tauá, Bacia hidrográfica do riacho Carrapateiras - Tecel, solo vertissolo; xisto/quartzito (fl, fr); -39.292801, -5.19917, EAC 23138, 25/07/1995, Castro, A.S.F., Quixeramobim (fl). -37.988602, -5.07417, EAC 35206, 13/06/1996, Paula-Zárate, E.L., et al., Quixeré, Fazenda Mato Alto, Afloramento de rochas calcárias (fl). -38.1306, -5.24667, EAC 32437, 22/05/2003, Silveira, E.R., Tabuleiro do Norte, Chapada do Apodi, Sítio Antônio da Ladeira (fl, fr); -40.292801, -6.00306, EAC 10089, 27/04/1981, Nunes, E.; Figueiredo, M.A., Tauá, Cachoeirinha (fl, fr); -39.192501, -4.23222, EAC 43032, 30/05/2008, Menezes, M.O.T., Caridade, Maciço de Baturité, Vertente seca do maciço de Baturité (fl); -37.8, -5.2 EAC 39404, 13/06/1996, Paula-Zárate, E.L., Lima-Verde, L.W.; Figueiredo, M.A.; Oliveira, O.F.; Gomes, O.M., Quixeré, Faz. Mato Alto - Cedro, Afloramento de rochas calcárias (fl); -38.96875, -4.256611, EAC 49309, 06/06/2008, Lima-Verde, L.W., Guaramiranga, Sítio salva vidas, Lixão, sotavento, encontrado no interior da mata (fl); -40.1567, -4.33194, EAC 5960, 26/04/1979, Fernandes, A.; Castro, A.J.; Matos, F.J.A., Santa Quitéria, Perto do Morro de Itatiaia (fl); -40.349701, -3.68611, EAC 17671, 16/05/1991, Fernandes, A., Sobral Fazenda Macapá, Taperoaba (fl); -38.1306, -5.24667, EAC 47158, 03/05/2010, Silveira, E.R.; Lima, M.A.S., Chaguinha, Tabuleiro do Norte (fl); -38.653099, -3.73611, EAC 1888, 26/05/1959, Fernandes, A., Caucaia, Pedreira do Coité (fl, fr); -40.677502, -5.17833, EAC 25829, 21/05/1997, Figueiredo, M.A., Crateús, Ibiapaba Norte – Picote (fl, fr); -40.677502, -5.17833, EAC 34141, 04/05/2003, Vasconcelos, S.F.; Araújo, F.S., Crateús, RPPN Serra das Almas (fl); -40.677502, -5.17833, EAC 6465, 11/06/1979, Nunes, E.; Castro, A.J., Crateús, Serra da Ibiapaba, descida dos Tucuns (fl); -37.8224983215332, 4.67443990707397, USP, SPF 71149, 10/04/1982, Nunes, E,

Itaiçaba, Morro do Ereré (fl); 3°44'16"S, 38°46'34"W, FPMZB, BHZB 10525, 19/04/2012, Rezende, S.G., Caucaia, Boqueirão das Araras, Propriedade da Pyla Pedreira Yiolita (fl); 5°7'2"S, 40°52'23"W, UEFS, HUEFS 235543, 08/04/2017, Mizushima, M., Cratéus, Serra das Almas (fl); 5°6'0"S, 40°52'18"W, UEFS, HUEFS 67141, 09/05/2002, Araújo, F.S., Cratéus Grajal, Serra das Almas, (fl); 5°6'0"S, 40°52'22"W, UEFS, HUEFS 67140, 04/06/2002, Araújo, F.S., Cratéus, Grajal, Serra das Almas (fl); UEFS, HUEF 80751, 30/04/1981, Martins, P., BR 020, entre Cruzeta e Tauá, Pedra Branca, (fl, fr); -40.677502, -5.17833, UFPE, UFP 90872, 11/06/1979, Nunes, E; Castro, A J, Cratéus, Serra da Ibiapaba, descida dos tucuns, Carrasco (fl).]

Paraíba – -15.609908, -56.589444, UFMT, UFMT 44124, 17/04/2016, Fernando, E.M.P., Fazenda ABA. Próximo a mata ciliar., Passagem, PB (fl) (isótipo).

Rio Grande do Norte – UFC, EAC 41642, 26/04/2007, Silveira, E.R., Chapada do Apodi, RN (fl); -37.556702, -5.7925UFC, EAC, 44688, 15/10/2008, Ferreira, R.G., Caraúbas, Faz. Itaoca, Substrato argiloso (fl, fr); -36.684399, -6.21722, UFC, EAC, 18091, 22/07/1991, Figueiredo, M.A., et al., São Vicente, entre São Vicente e Currais Novos (BR 276) (fl); 6°6'39"S, 35°52'5"W, PEDN, RN 1939, 05/05/2019, Roque, A.A., Sítio Novo (fl); 5°42'22"S, 36°19'24"W, PEDN, RN 5375, 15/04/2022, Roque, A.A.; Souza, A.C.D.; Santos, A.B., Angicos, Parque Ecológico Pico do Cabugy (fl); -36.601101, -5.66556, UFRB, HURB 34420, 15/04/2022, Souza, A.C.D.; Roque, A.A.; Santos, A.B., Angicos, Parque Ecológico Pico do Cabugy (fl); 5°47'58"S, 36°5'15"W, UEFS, HUEFS 266027, 30/10/2014, Roque, A.A., Caiçara do Rio do Vento, Serra da Ubaia (fl); MN, R 109903, 11/07/1960, Castellanos, A. (fl, fr); UEFS, HUEFS 138369, 26/04/2007, Silveira, E. Santana do Riacho, Chapada do Apodi (fl); 6°54'43"S, 36°42'58"W, UEFS, HUEFS 266026, 13/08/2015, Moura, E.O. Equador, Serra das Queimadas. Área de extração de caulim e para instalação do Complexo Eólico Santapape (fl); MOSS, 25/09/1997, F.M.B. Paiva, Mun. Assu [Açu] (fl); 28/02/2017, área de caatinga ao S do aeroporto, 5°36'05"S, 36°57'15"W, 105m (fl, fr); UEFS, HUEFS, MAC, UFRN, 15/08/2009, J.L. Costa-Lima, Mun. Caicó, RN 288 sentido Currais Novos, entrada a cerca de 1 km da cidade, vicinal para a Serra da Formiga, 20-22 km da estrada, Serra da Formiga, 6°21'18"S, 36°57'17"W, 300–370 m (fl); UFRN, 30/10/2014, J.G. Jardim et al., Mun. Caiçara do Rio do Vento, Serra da Ubaia, 5°47'58"S, 36°05'15"W, 424 m (fl); MOSS, 08/05/1997, E.O. Moura et al., Mun. Felipe Guerra, Sítio Lagoa de Jurema (fl); MOSS, 14/06/1997, F.V.S. Mendonça (fl); MOSS, 26/04/2008, R.C. Oliveira,

localidade Junco, Cachoeira do Rancador [sic], entrada da Fazenda, próximo a margem do Rio Mossoró (fl); MOSS, 27/07/1972, O.F. Oliveira, Mun. Mossoró, Serra Mossoró (fl); MOSS, 02/08/1972, O.F. Oliveira (fl); MOSS, 21/06/1995, F. Ernesto Sobrinho, Projeto de Colonização Mulunguinho (fl); MOSS, 22/07/1991, M.A. Figueiredo et al., Mun. São Vicente, entre São Vicente e Currais Novos, BR 276 (fl, fr).

7.2. Tabela com Visitantes e Horários em *Pachystachys paraibana*

Dia	Hora	Taxon	Comportamento	Nº de visitas	Parte visitada	Temperatura °C	Umidade %	Obs
10/mai	17:35 - 17:50	NA	NA	NA	flor	27,5	76	lua cheia
10/mai	18:27 - 18:42	morcego	bate e volta	7	flor	25,70	86	lua cheia
10/mai	NA	mariposa	visita com pouso breve	1	flor	NA	NA	lua cheia
10/mai	20:42 - 20:57	morcego	bate e volta	2	flor	23,5	99	lua cheia
10/mai	NA	mariposa	visita com pouso breve	1	flor	NA	NA	lua cheia
10/mai	21:21 - 21:36	NA	NA	NA	flor	23,8	99	lua cheia
10/mai	22:15 - 22:30	NA	NA	NA	flor	24,1	88	lua cheia
10/mai	23:06 - 23:21	NA	NA	NA	flor	23,1	91	lua cheia

Dia	Hora	Taxon	Comportamento	Nº de visitas	Parte visitada	Temperatura °C	Umidade %	Obs
10/mai	00:05 - 00:20	NA	NA	NA	flor	21,8	99	lua cheia
11/mai	17:05 - 17:20	NA	NA	NA	flor	29,3	67	NA
11/mai	18:06 - 18:21	morcego	bate e volta	3	flor	27,8	78	NA
11/mai	19:07 - 19:22	morcego	bate e volta	2	flor	27,1	80	NA
12/mai	00:32 - 00:47	morcego	bate e volta	1	flor	23,7	85	NA
12/mai	NA	mariposa	visita sem pouso	1	flor	NA	NA	NA
12/mai	01:04 - 01:19	morcego	bate e volta	3	flor	22,7	90	algumas corolas soltando
12/mai	02:07 - 02:22	morcego	bate e volta	8	flor	21,5	99	NA
12/mai	03:04 - 03:19	morcego	bate e volta	3	flor	21,1	99	NA

Dia	Hora	Taxon	Comportamento	Nº de visitas	Parte visitada	Temperatura °C	Umidade %	Obs
12/mai	04:01 - 04:16	NA	NA	NA	flor	21	99	NA
06/jun	00:24 - 00:39	NA	NA	NA	flor	24	79	NA
06/jun	01:17 - 01:32	NA	NA	NA	flor	21,5	99	NA
06/jun	02:21 - 02:36	NA	NA	NA	flor	21	99	NA
06/jun	03:11 - 03:26	NA	NA	NA	flor	20,5	99	NA
06/jun	04:08 - 04:24	NA	NA	NA	flor	20	99	NA
06/jun	05:13 - 05:28	abelha solitária	pouso breve	2	flor	19,6	99	NA
06/jun	16:24 - 16:39	beija-flor	inserir bico na flor	várias	flor	33	50	estames não estavam abertos, visitante

Dia	Hora	Taxon	Comportamento	N° de visitas	Parte visitada	Temperatura °C	Umidade %	Obs
06/jun	17:07 - 17:22	beija-flor	inserir bico na flor	várias	flor	30,7	61	estames não estavam abertos, visitante
06/jun	18:15 - 18:30	NA	NA	NA	flor	27,8	76	NA
06/jun	19:21 - 19:36	morcego	bate e volta	2	flor	25,3	87	NA
06/jun	20:21 - 20:36	NA	NA	NA	flor	25,1	84	NA
06/jun	21:07 - 21:22	NA	NA	NA	flor	25,7	76	NA
06/jun	22:11 - 22:26	morcego	bate e volta	2	flor	24,9	78	NA
06/jun	23:10 - 23:25	morcego	bate e volta	2	flor	23,1	89	NA