

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL**

**BACHARELADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**TRABALHO DE CONCLUSÃO DE CURSO - MONOGRAFIA**

**FERNANDA MIRANDA DE OLIVEIRA**

**NICTINASTIA FOLIAR:**

**ASPECTOS HISTÓRICOS, O FENÔMENO E SEUS PROVÁVEIS VALORES  
ADAPTATIVOS PARA AS PLANTAS, À LUZ DA FAMÍLIA MARANTACEAE**

Porto Alegre - Rio Grande do Sul

2023

FERNANDA MIRANDA DE OLIVEIRA

**NICTINASTIA FOLIAR:  
ASPECTOS HISTÓRICOS, O FENÔMENO E SEUS PROVÁVEIS VALORES  
ADAPTATIVOS PARA AS PLANTAS, À LUZ DA FAMÍLIA MARANTACEAE**

Orientadora: Profa. Dra. Lúcia Rebello Dilenburg

Trabalho de Conclusão de Curso do  
Bacharelado em Ciências Biológicas

Porto Alegre, 6 de abril de 2023

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço à minha orientadora, Lúcia, pelo apoio, carinho e suporte em todo o processo de conclusão de curso. Além da ótima professora que tive na graduação, hoje tenho uma amiga. Sem ela não teria chegado até aqui.

À minha mãe e a minha vó Antonina por terem me proporcionado condições de ingressar em uma Universidade Federal e concluir o curso que desde pequena escolhi fazer.

Aos meus amigos que sempre estiveram presente durante esse processo com palavras de incentivo e apoio.

Aos professores Luis Mauro Gonçalves Rosa da Faculdade de Agronomia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul e Leandro da Silva Duarte do Instituto de Biociências dessa mesma Universidade, por se disporem a ler e avaliar esse trabalho e pelas valiosas contribuições ao mesmo.

*“O correr da vida embrulha tudo,  
a vida é assim: esquenta e esfria,  
aperta e daí afrouxa,  
sossega e depois desinquieta.  
O que ela quer da gente é coragem.”*

Guimarães Rosa

## RESUMO

Na presente monografia abordamos o fenômeno da nictinastia foliar, tendo a família Marantaceae como a nossa principal referência e inspiração. Iniciamos pelo aspecto histórico das observações e investigações desse movimento, contemplando os principais pesquisadores e suas contribuições. Fizemos uma detalhada descrição sobre o fenômeno da nictinastia foliar, contemplando os dois mecanismos que podem permitir esses movimentos: o pulvinar e o de crescimento. Um compilado das hipóteses já levantadas quanto à importância desse movimento para as plantas que o fazem também foi apresentado. O corpo principal dessa monografia encerra com a apresentação dos estudos que abordaram a nictinastia foliar em Marantaceae, família em que todos os representantes são capazes de exercer esse movimento. Ao final, apresentamos nossas considerações pessoais sobre a revisão feita, inspiradas por nossas observações pessoais de plantas cultivadas em casa.

## **ABSTRACT**

In this study, we approached the phenomenon of leaf nyctinastism, using the Marantaceae family as our main reference and inspiration. We first present the history behind the observations and investigations of this movement, contemplating the major scientists and their contributions. We then present a detailed description of the phenomenon of leaf nyctinastism, contemplating the two mechanisms that allow them to occur: the pulvinar and the growth ones. A thorough review of the hypotheses that have already been raised regarding the importance of such movements for the plants who perform them is also presented. The main body of this monography ends with the presentation of the studies that approached leaf nyctinastism in Marantaceae, a family whose members are all capable of such movements. At the end, we present our personal considerations about the review we made, inspired by our own observation of the phenomenon in home-grown plants.

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>11</b>
<b>2 METODOLOGIA.....</b>	<b>13</b>
<b>2.1 O processo de revisão bibliográfica</b>	
<b>2.2 A ilustração do trabalho.....</b>	<b>13</b>
<b>3 DESENVOLVIMENTO.....</b>	<b>14</b>
<b>3.1 Aspectos históricos da caracterização da nictinastia foliar</b>	
<b>3.2 O fenômeno da nictinastia foliar:</b>	
<b>3.3 Considerações sobre o uso do termo nictinastia foliar</b>	
<b>3.4 Hipóteses levantadas sobre o valor da nictinastia foliar para as plantas</b>	
<b>3.5 A nictinastia foliar em Marantaceae</b>	
3.5.1 <i>Estudos que abordaram a nictinastia foliar na família Marantaceae</i>	
3.5.2 <i>Ilustração do fenômeno da nictinastia foliar em Marantaceae</i>	
<b>4 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>30</b>
<b>5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>30</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Os movimentos dos animais são frequentes, vistosos e, muitas vezes, extraordinários. São os movimentos que os possibilitam transitar de um lugar a outro. Estes são facilmente percebidos por nós e embasam, basicamente, toda a nossa compreensão de movimento no mundo vivo (HILL, 2009). Já as plantas são consideradas, como indivíduos, fixas em relação ao espaço e incapazes de movimento (SATTER, 1990). No entanto, a concepção de que as plantas não se movimentam é errônea, pois embora a planta inteira esteja firme em um local, seus órgãos são capazes de realizar movimentos espetaculares e curiosos em resposta a diversos estímulos.

Alguns destes movimentos, os tropismos, são responsáveis pela regulação da direção do crescimento dos órgãos das plantas, seja em direção a recursos que lhes são importantes, ou até mesmo na direção contrária, quando é interessante evitá-los (GILROY 2008; ROSQUETE & KLEINE-VEHN, 2013). Os tropismos são frequentemente movimentos de crescimento e, portanto, lentos e irreversíveis, que podem ocorrer em todos os órgãos das plantas. Quando orientados em direção ao estímulo externo que recebem, são chamados de positivos, e quando reagem no sentido contrário a esse estímulo, são denominados de negativos. São bem descritos, até o presente, seis tipos de tropismos: gravitropismo, fototropismo, tigmotropismo, hidrotropismo, halotropismo e heliotropismo. Exceto por esse último, os demais parecem ser todos intermediados pela ação de auxinas, cuja distribuição assimétrica nos tecidos é responsável pelo crescimento direcional de diferentes órgãos (GILROY 2008; MONDAL & PARUI, 2013; ROSQUETE & KLEINE-VEHN, 2013; DIETRICH, 2018; MUTHERT *et al.*, 2020). Essa distinção do heliotropismo decorre do fato de que ele pode ser gerado tanto por um crescimento diferenciado do ápice da planta, como no caso dos girassóis (ATAMIAN *et al.*, 2016), quanto por alterações reversíveis de turgor de células especializadas dos chamados pulvinos foliares, os quais serão descritos mais adiante. Nesse último caso, temos os heliotropismos foliares, amplamente estudados na família Fabaceae (EHLERINGER & FORSETH, 1980).

Alguns órgãos vegetais também executam outro tipo de movimento, os nastismos ou nastias, que são movimentos normalmente rápidos em resposta a estímulos externos, mas que não exibem direcionalidade em relação a esses estímulos (SATTER, 1990; MINORSKY, 2019). Os movimentos násticos incluem tanto movimentos gerados por

alterações rápidas de turgor em estruturas específicas dos órgãos que se movimentam, quanto por crescimento assimétrico. Na primeira categoria, estão normalmente categorizados os movimentos tigonásticos e nictinásticos e, na segunda, os epinásticos e hiponásticos (SATTEr, 1990; PEDMALE *et al.*, 2010; TAIz & ZEIGER, 2013; SANDALIO *et al.*, 2016). Um dos movimentos násticos mais estudados é o tigonastimo (ou sismonastia), movimento em resposta ao toque, tremor ou estímulos elétricos ou térmicos (MONDAL & PARUI, 2013). O fechamento entre si dos folíolos de *Dionaea muscipula* (apanha-mosca) e os rápidos movimentos dos folíolos de *Mimosa pudica* (planta sensitiva) são famosos exemplos de movimentos tigonásticos (SATTEr, 1990; VOLKOV *et al.*, 2010). Um pouco menos explorados e menos compreendidos, mas de distribuição muito mais ampla no reino vegetal, são os movimentos nictinásticos ou o nictinastismo (de origem grega *nux*, *nukt* - ‘noite’ + *nastos* ‘pressionado’). Trata-se de movimentos rítmicos de “abrir e fechar” de diferentes órgãos das plantas, em resposta a presença ou ausência de luz do dia. Esses movimentos, que exibem um ciclo alternado por fases, com uma periodicidade de 24 horas, são regulados pelos ritmos circadianos e se expressam nas folhas, flores, ramos e cotilédones das plantas (PALMER & ASPERY, 1958; DILL, 1960; SATTEr, 1990; MORAN, 2007; MINORSKY, 2019).

No que se refere aos movimentos nictinásticos foliares, tema desse Trabalho de Conclusão de Curso (TCC), estes se manifestam pelo posicionamento próximo da horizontal, quando as folhas (ou folíolos) são iluminadas durante o dia, posicionando-se mais verticalmente à noite (SATTEr, 1990). Importante ressaltar que essa horizontalidade e verticalidade referem-se à lâmina das folhas. Assim, a verticalização destas pode ser conquistada através de movimentos ascendentes, descendentes e de rotação das folhas. O pulvino é com frequência a estrutura foliar responsável pelos movimentos nictinásticos das folhas, embora sua presença não seja obrigatória para que esses movimentos ocorram. O pulvino está fortemente associado às famílias Fabaceae e Marantaceae e, de acordo com Minorsky (2019), a família Fabaceae é a que compreende o maior número de espécies nictinásticas. Esse fato é facilmente explicável, não apenas pela presença do pulvino, mas também pelo grande número de espécies pertencentes a essa família (cerca de 29.500; GBIF, 2022). Entretanto, é em parte surpreendente o fato de que esta também centraliza a maior parte dos estudos de nictinastia foliar, enquanto a família Marantaceae, onde todos os representantes são

capazes de realizar esse movimento, têm recebido pouca atenção nesse sentido. Importantes exceções são os trabalhos de Dill (1960) e de Herbert & Larsen (1985).

A família Marantaceae abrange 31 gêneros e cerca de 550 espécies de origem africana e ocorrência pantropical (ANDERSSON, 1998; BRAGA, 2008). Seus representantes são fáceis de identificar, pois todos possuem a conjunção de folhas de nervuras paralelas, lembrando “folhas de bananeiras”, e o já referido pulvino (COSTA *et al.*, 2008). Uma peculiaridade de todos os indivíduos dessa família é o movimento nictinástico de suas folhas. Esse movimento obedece a uma rotina diária padronizada: à noite as folhas ficam na posição vertical e, ao alvorecer do dia, as folhas vão se se horizontalizando lentamente (COSTA *et al.*, 2008). O fato desses movimentos comumente envolverem o erguimento noturno das folhas no processo de verticalização rendeu às espécies dessa família a denominação de “plantas rezadeiras” (PRINCE & KRESS, 2006).

Embora grandes progressos tenham sido feitos na caracterização dos mecanismos fisiológicos envolvidos nos movimentos nictinásticos foliares (UEDA *et al.* 2019; MANO & UASEBE, 2021), ainda pouco se sabe sobre sua importância para as plantas, até mesmo na família Fabaceae. Muitas hipóteses, no entanto, já foram levantadas e discutidas, incluindo repercussões no balanço energético noturno das folhas, na fotomorfogênese e, mais recentemente, nas relações dessas plantas com predadores (DARWIN, 1880; FORSETH, 1990; MINORSKY 2019).

O objetivo geral deste trabalho é elaborar uma revisão bibliográfica focando na caracterização do fenômeno da nictinastia foliar e nas suas possíveis repercussões para as plantas que os realizam. Especial atenção será dada à expressão desses movimentos na família Marantaceae, que tem esses movimentos como uma de suas características, mas que recebeu menos atenção do meio científico do que a família Fabaceae. De forma mais específica, almejamos alcançar os seguintes objetivos:

- Fazer uma breve reconstrução histórica do conhecimento sobre a nictinastia foliar.
- Apresentar o fenômeno da nictinastia foliar e suas diferentes manifestações.
- Organizar os diferentes termos e definições usados por vários pesquisadores para conceituar esse tipo de movimento.

- Fazer um levantamento e uma apreciação das hipóteses já propostas acerca da função desses movimentos nictinásticos.
- Realizar uma ampla revisão sobre o conhecimento já existente sobre esse fenômeno na família Marantaceae.
- Ilustrar o movimento da nictinastia foliar em alguns indivíduos desta família.

## **2 METODOLOGIA**

### **2.1. O processo de revisão bibliográfica**

Este TCC adotou o modelo de uma monografia e foi embasado em buscas por artigos e textos científicos publicados até o momento da finalização da monografia. Foram utilizadas primariamente duas plataformas de pesquisa online: o Google Acadêmico® e o Banco Digital de Dissertações e Teses. A leitura de livros com enfoque em fisiologia vegetal e em assuntos relacionados também foi contemplada para a realização desse trabalho. As seguintes palavras foram escolhidas como palavras-chave para orientar as buscas por artigos e textos relacionados ao assunto desse projeto: movimentos foliares, nastismos, nastias, tropismos, movimentos násticos, nictinastia, movimentos nictinásticos, marantas, Marantaceae, *Calathea*, *Maranta*, pulvino; leaf movements, nastisms, tropisms, nastic movements, nyctinasty, nyctinastic movements, Marantaceae, *Calathea*, *Maranta*, pulvinus. Todas as leituras encontradas a partir das palavras-chave foram separadas para uma leitura mais atenta. A leitura do abstract dos foi o primeiro critério de avaliação para considerarmos a pertinência do texto para nossa pesquisa. A leitura da introdução dos artigos com resumo valoroso foi o segundo critério de avaliação para conceituar, de fato, a importância do texto para os objetivos desta revisão. Os artigos e livros classificados como compatíveis com este projeto foram separados por ordem de assunto com relação aos objetivos específicos deste trabalho.

### **2.2 A ilustração do trabalho**

O movimento nictinástico de algumas espécies foi registrado ao longo da elaboração desta monografia. Todas as fotos são autorais e feitas durante a observação de espécies da família Marantaceae de coleção pessoal cultivadas na residência da autora do TCC ou de cre. O único critério usado para os registros foi a obrigatoriedade de tirar duas

fotos no mesmo dia, sendo uma no período com luz e outra no período escuro. O intuito destes registros foi a observação da mudança significativa de ângulo que as folhas fazem ao longo de 24h. Embora nosso foco principal fosse registrar os movimentos na família Marantaceae, tivemos a oportunidade de registrar esses movimentos em espécies de outras famílias, cujos indivíduos cresciam em solo ou em vasos na residência da orientadora desse trabalho.

Além das fotos autorais, outro recurso para ilustrar esse movimento, foram os vídeos curtos em formato *time lapse* retirados da rede social Pinterest (pinterest.com). O formato *time lapse* consiste em uma filmagem cinematográfica que permite a exibição de longos eventos em um curto espaço de tempo. Para procurar esses vídeos, buscamos na rede social pelas palavras-chave “plantas rezadeiras”, “prayer plants” e “marantas”.

### **3 DESENVOLVIMENTO**

#### **3.1 Aspectos históricos da caracterização da nictinastia foliar**

Em uma recente revisão sobre as funções da nictinastia foliar (mais adiante exploradas nessa monografia), Minorsky (2019) menciona que esse tipo de movimento é uma das interrogações botânicas mais antigas, com registro histórico na antiguidade. Esse autor se valeu do trabalho realizado por Wilhelm Pfeffer em 1875, intitulado “*Die Periodischen Bewegungen der Blattorgane*“ (“Os movimentos periódicos dos órgãos foliares”), para fazer essa afirmação, mas, infelizmente, não conseguimos acesso a esse manuscrito. No entanto, através de um artigo de Satter (1990) e de uma publicação de Dijigow (2022), reproduzimos aqui o que seriam esses primeiros registros históricos, supostamente mencionados por W. Pfeffer. Referências são feitas por ambas as fontes ao general grego Androstenes (almirante de Alexandre, o Grande), que, há mais de 2330 anos atrás, teria descrito pares de folíolos de uma tamarindo (*Tamarindus indica*), que se expunham ao sol durante o dia e que se dobravam um sobre o outro durante a noite. Observações semelhantes teriam sido realizadas por Plínio, o Velho, e pelo bispo alemão do século XIII, Albertus Magnus.

Na sequência, encontramos relatos da importante contribuição do filósofo e astrônomo francês Jean Jacques d'Ortous de Mairan (SILVEIRA, 2008). Aqui transcrevemos um pequeno trecho do texto consultado:

*“Em 1729, o astrônomo francês Jean Jacques d'Ortous de Mairan fez uma descoberta importante em biologia. Ao lado da luneta que usava para observar os astros, ele mantinha um vaso com a planta *Mimosa pudica*, a popular sensitiva ou dormideira, que fecha suas folhas miúdas quando alguém as toca. De Marian notou que nem sempre era preciso roçar suas folhas para que se recolhessem – à noite se fechavam naturalmente e voltavam a abrir-se quando o dia clareava. Por curiosidade, ele colocou a planta em baú fechado, que guardou em um porão escuro. Para sua surpresa, mesmo sem luz ela continuava a abrir e fechar suas folhas como se preservasse uma memória da duração do dia e da noite.”*

Percebe-se, a partir desses estudos pioneiros, o fascínio causado pelos movimentos tigmomásticos de *Mimosa pudica*, que, por observações atentas de naturalistas pioneiros, também levou à observação dos movimentos rítmicos diários de suas folhas, que hoje denominamos de nictinastia foliar. Fundamental destacar a importância desses trabalhos pioneiros na descoberta do controle desses ritmos pelo relógio biológico, presente em todos os seres vivos. Segundo Satter (1990), o experimento do astrônomo Mairan foi o primeiro a lançar evidências da existência de um relógio biológico em um organismo vivo. De acordo com a Dijigow (2022), o trabalho de Mairan teria permanecido por décadas sem ser comentado pela comunidade científica, mas, em 1757, Sir John Hill demonstrou esses ritmos em *Glycine abrus*, em, em 1759, o médico e botânico alemão Johann Gottfried Zinn estudou o movimento das folhas da planta *Mimosa virgata* em condições de escuridão diante de flutuações de temperatura e umidade.

Antes de encerrarmos esse apanhado histórico, precisamos destacar a importância de três outros grandes cientistas e naturalistas para a compreensão da nictinastia foliar: o sueco Carolus Linnaeus, famoso pela nomenclatura binomial das espécies, o britânico, Charles Darwin, imortalizado por sua obra científica “A Origem das Espécies”, publicada em 1859, e o alemão Wilhelm Pfeffer, contemporâneo de Darwin e muito lembrado pelo desenvolvimento da “Célula de Pfeffer”, um artefato construído para avaliar a pressão osmótica de soluções.

Carlos Lineu (como é chamado no Brasil) teria sido o primeiro a classificar as plantas, levando em consideração observações relacionadas a esses ritmos foliares. Ele

teve a oportunidade de estudar os fenômenos relacionados aos ciclos das plantas quando nomeado professor de Medicina da Universidade de Uppsala (Suécia) e responsável pelo Jardim Botânico dessa Universidade em 1741. Por cerca de 15 anos, Lineu estudou as plantas de uma coleção viva desse Jardim Botânico, através de longas observações, que iam das quatro da manhã até as dez da noite. Na sua obra de 1755, “*Somnus plantarum*” (“O Sono das Plantas”) descreveu diferentes espécies vegetais cujas folhas e flores se fechavam durante a noite (DIJIGOW, 2022).

Anteriormente mencionamos a importância da obra de Pfeffer como fonte de estudos sobre movimentos foliares que datam de tempos muito remotos. Como já dito anteriormente, não conseguimos acessar a obra mais importante de Pfeffer nesse sentido, mas se por um lado ele foi fonte importante para muitos autores sobre estudos anteriores a ele, por outro, nós também muito aprendemos sobre ele e suas contribuições ao tema deste TCC através de Darwin e menções mais recentes ao seu legado. Sobre Darwin falaremos no parágrafo seguinte. Agora daremos destaque a Wetherell (1990), que ao revisar os movimentos nictinásticos não pulvinares, nos proporcionou uma concisa e rica revisão sobre as contribuições de Pfeffer para o entendimento dos movimentos das plantas, em particular sobre os movimentos rítmicos das folhas. De acordo com esse autor, Wilhelm Pfeffer foi, talvez, o mais renomado pupilo de Julius von Sachs, considerado o “pai da fisiologia vegetal” e que também contribuiu grandemente para o entendimento da nictinastia, especialmente no que tange ao funcionamento do pulvino. Pfeffer estudou os movimentos das plantas por muitos anos, tendo, em 1875, publicado uma monografia de 176 páginas sobre os movimentos rítmicos das folhas, já mencionado no início dessa seção. Em 1881, Pfeffer publicou um livro intitulado “*Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze*” (Fisiologia Vegetal. Um Tratado sobre o Metabolismo e Fontes de Energia nas Plantas), com uma seção inteiramente dedicada aos movimentos das plantas. Com relação aos movimentos nictinásticos, ele se concentrou nos movimentos pulvinares, aos quais denominou de “movimentos de variação”, utilizando os termos “movimentos de crescimento” ou “nutações” para os movimentos rítmicos que não envolviam o pulvino. Durante quase toda a sua carreira científica, Pfeffer considerou os movimentos rítmicos foliares como efeitos tardios de ciclos noite-dia prévios, e apenas em 1915, depois de muita experimentação, ele aceitou o modelo circadiano endógeno. Como veremos na apresentação do fenômeno, Pfeffer contribuiu

grandemente para o entendimento dos movimentos nictinásticos foliares não pulvinares, mesmo ele tendo focado seus estudos em espécies dotadas de pulvino.

Charles Darwin, contemporâneo de Pfeffer, mas 36 anos mais velho do que esse, foi aparentemente o primeiro a conduzir experimentos sobre os diferentes movimentos das plantas. Juntamente com seu filho Francis, fisiologista vegetal, publicou, em 1880, o livro “O Poder do Movimento das Plantas” (DARWIN, 1880), que, após mais de um século de sua publicação, ainda é um ponto de partida coerente para uma discussão sobre esses e diversos outros movimentos. Nesse livro, ele e seu filho dedicaram dois capítulos ao que eles denominaram de movimentos de “dormir” ou movimentos “nictitrópicos”, tanto de cotilédones quanto de folhas (denominação por eles escolhida para os movimentos, hoje classificados como nictinásticos). Considerando a classificação sistemática vegetal da época, eles relataram a ocorrência de movimentos nictinásticos foliares em 80 gêneros e 22 famílias de angiospermas dicotiledôneas, com a família Leguminosae (hoje denominada de Fabaceae) acomodando 50 desses gêneros. O movimento foi também listado em quatro gêneros de angiospermas monocotiledôneas, distribuídos em três famílias, em um gênero de gimnosperma e em um gênero de pteridófita. Cabe ressaltar que, em recente artigo de revisão, Minorsky (2019) já menciona 200 gêneros com ocorrência desses movimentos, estando esses gêneros distribuídos em 38 famílias. Em seu livro, Darwin e seu filho fazem inúmeras menções ao trabalho de Pfeffer e Linneu. Notáveis nessa obra são tanto a riqueza das observações quanto as descrições das mesmas. Em outras seções dessa monografia, transcreveremos alguns trechos desse livro.

Em revisão dedicada à diversidade dos movimentos causados por crescimento diferenciado de órgãos vegetais, Firm & Myers (1989) chamam a atenção para a grande mudança no foco dos estudos de movimentos vegetais em geral que ocorreu na virada do século XIX para o século XX. O século IX foi marcado pelo fascínio da descoberta dos inúmeros movimentos observados em diferentes órgãos das plantas e por inúmeros trabalhos descrevendo esses movimentos. Segundo esses autores, o problema do grande acúmulo de conhecimento, contendo informações relacionadas, mas não estruturadas, era um tipo de desafio que os taxonomistas vegetais já tinham lidado com sucesso. Assim, não foi surpreendente que logo apareceram tentativas de trazer alguma ordem para a área de movimentos vegetais. Por algumas décadas após as importantes contribuições de Darwin e Pfeffer nesse sentido (onde o primeiro buscava por unidade e

o segundo se preocupava com a diversidade), muitas novas informações foram geradas e pouca atenção foi dada aos problemas inerentes à classificação geral dos movimentos das plantas. Ainda segundo Firn & Myers (1989), com a chegada do século XX, a ciência progressivamente desviou sua atenção dos problemas gerais de classificação e começaram a despontar inúmeros trabalhos experimentais de natureza mais específica, focando, por exemplo, na importância das auxinas nos movimentos de curvatura. Com isso, essa área de conhecimento foi artificialmente estreitada.

Embora o objetivo dessa monografia não seja o de caracterizar os mecanismos envolvidos na expressão da nictinastia foliar, não podemos deixar de mencionar os grandes avanços que ocorreram nesse sentido, especialmente no final do século XX e primeiras décadas do século XXI. Especial destaque merece ser dado aos trabalhos desenvolvidos por Ruth Lyttle Satter, que iniciou sua trajetória na fisiologia vegetal aos 44 anos. Até os 66 anos, quando veio a falecer, fez contribuições fundamentais para o entendimento da morfogênese vegetal e seu controle pelos fitocromos e para o relógio biológico e os ritmos circadianos das plantas por ele controlados. Foi nessa linha que se dedicou aos movimentos foliares nictinásticos controlados pelo pulvino, por considerar esses movimentos como o sistema ideal para o estudo dos ritmos circadianos, uma vez que os mesmos externam os “ponteiros” desse relógio que os controla. Satter e vários colaboradores publicaram inúmeros artigos voltados à caracterização dos mecanismos de fluxo iônico que resultam em alterações de turgor das células motoras dos pulvinos de espécies de Fabaceae e da participação de receptores de luz azul e vermelha e do relógio biológico na regulação desses fluxos. Parte da sua obra nesse sentido pode ser consultada em um livro organizado por ela e outros pesquisadores e a ela dedicado (SATTER, GORDON & VOGELMANN, 1990). Esses trabalhos foram o ponto de partida de inúmeros outros que os sucederam, voltados principalmente para o entendimento dos aspectos bioquímicos, moleculares e genéticos da nictinastia foliar (MORAN, 2007; UEDA & NAKAMURA, 2007; CHEN *et al.* 2012; CORTIZO & LAUFS, 2012; UEDA *et al.*, 2019; MANO & HASEBE, 2021)

### **3.2 O fenômeno da nictinastia foliar:**

A nictinastia foliar é um movimento de estado variado, caracterizado pela alteração da posição das lâminas de folhas ou folíolos. As plantas que exibem nictinastia foliar e que crescem com a presença de períodos claros e escuros ao longo de 24h, comumente, têm suas folhas desviadas para a posição horizontal quando expostas à luz e mais reclinadas para a vertical no escuro (PALMER & ASPREY, 1958; SATTER, 1990; MINORSKY, 2019). Essas alterações são geralmente referidas como sendo de abertura e fechamento das folhas (MINORSKY 2019), respectivamente, mas isso não implica em alterações na lâmina foliar em si, apenas na orientação destas em relação ao zênite. Como a posição mais verticalizada à noite resulta em maior agregação das folhas entre si, o conjunto das folhas se apresenta como uma estrutura mais fechada e compacta e menos exposta ao ambiente externo. Durante o dia, essa agregação entre as folhas diminui com a maior horizontalização das lâminas, resultando num conjunto de folhas mais aberto e mais exposto ao ambiente externo. Como vários outros processos dotados de ritmo circadiano, ele expressa um ciclo alternado de fases, com 24 horas de periodicidade e está associado aos ritmos circadianos das plantas (DARWIN, 1880; SATTER, 1990; MINORSKY, 2019).

Os movimentos rítmicos perduram durante condições ambientais contínuas e prorrogadas, porém com uma menor amplitude e um tempo de duração levemente diferente de 24 horas (SATTER, 1990). Para Satter & Morse (1990), a luz e o escuro são sinais externos que alteram os movimentos das folhas e folíolos de plantas nictinásticas, sendo considerados fatores exógenos. Mas também existe um determinante interno que orienta o estado alternado de aberto e fechado em períodos com duração de 12h ou menos cada; este seria o fator endógeno. Como é passível de relacionar a nictinastia foliar com um relógio biológico com fases e coordenadas, esse movimento foi um importante indicativo para o estudo sobre os ritmos circadianos endógenos (SATTER & MORSE, 1990; MINORSKY, 2019).

O pulvino é uma estrutura foliar engrossada como um cilindro e localiza-se na base da folha ou folíolo. Usualmente é responsável por coordenar os movimentos nictinásticos foliares, mas sua presença não é fundamental para que este ocorra (SATTER, 1990). Quando envolvido, é ele que conduz a fase endógena do movimento assim como responde de forma rápida aos estímulos exógenos (claro/escuro), alterando,

rapidamente, o ritmo circadiano (SATTER & MORSE, 1990). Durante o dia, com as folhas abertas e expostas à luz, esta estrutura se encontra reta e na horizontal. Já no escuro, com as folhas fechadas, o pulvino fica curvado em um formato de U invertido (SATTER, 1990). As alterações na forma do pulvino estão diretamente ligadas às mudanças de turgor das células que pertencem a esse órgão e estão localizadas em sua camada externa do parênquima celular (SATTER, 1990; CORTIZO & LAUFS, 2012). Essas células são conhecidas como células extensoras e flexoras e se encontram posicionadas de maneira opostas por todo comprimento do pulvino, e isoladas por um núcleo vascular (SATTER, 1990). Ainda conforme esta autora, as mudanças volumétricas no grupo de células extensoras e flexoras presentes no pulvino de plantas nictinásticas, ocorre por osmose, em função da alteração das concentrações celulares de  $K^+$ ,  $Cl^-$ , íon malato e outros solutos. Cabe ressaltar que os estudos sobre o funcionamento dos pulvinos estão até hoje centrados na família Fabaceae.

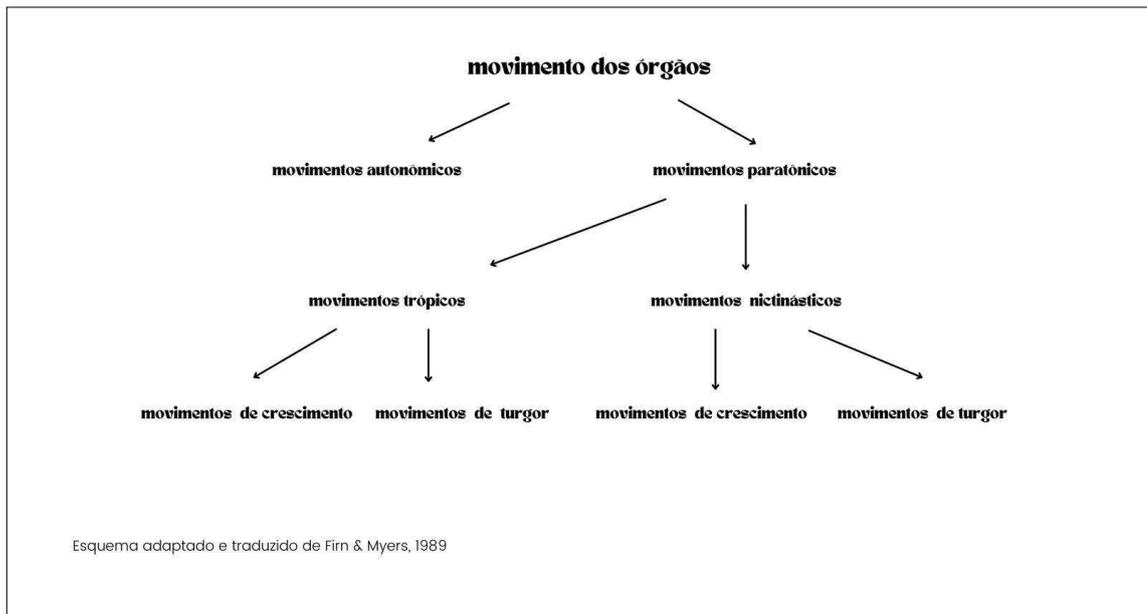
Conforme já relatado, esse fenômeno não depende da existência de um pulvino. De forma surpreendente, essa expressão da nictinastia tem sido muito pouco explorada e até ignorada nos tempos atuais, mas recebeu muita atenção no passado. A descrição realizada por Darwin (1880) no que tange às duas formas de expressão desse fenômeno mostra claramente o interesse, naquela época, da caracterização do movimento nictinástico em todas as suas formas. A seguir faremos uma transcrição de um trecho desse importante livro. Ressaltamos que o termo escolhido por Darwin (1880) para identificar esses movimentos foi o de “nictitropismo foliar” (algumas considerações sobre os diferentes termos usados para denominar esse fenômeno serão traçadas no próximo item):

*“Os movimentos nictitrópicos das folhas e cotilédones são realizados de duas maneiras: primeiramente através dos pulvinos, que se tornam alternadamente mais turgescerem em lados opostos, conforme demonstrado por Pfeffer; e, em segundo lugar, por um aumento no crescimento ao longo de um dos lados do pecíolo ou da nervura central e depois do lado oposto, como foi provado por Batalin. Entretanto, como foi demonstrado por De Vries, que, nesse último caso, o aumento do crescimento é precedido por um aumento de turgescência das células, a diferença entre os dois modos de movimento descritos anteriormente fica muito diminuída e se resume, principalmente, na turgescência de células de um pulvino totalmente desenvolvido não sendo sucedido por crescimento. Quando se compara o movimento de folhas ou cotilédones dotados ou destituídos de um pulvino, eles se mostram bastante similares e são*

*aparentemente realizados com o mesmo objetivo. Assim não nos parece aconselhável separar esses dois tipos de movimentos em classes diferentes; existe, no entanto, uma importante distinção entre eles: o fato de que os movimentos realizados por crescimento alternado em lados opostos estão confinados a folhas jovens, ainda em crescimento, enquanto que aqueles realizados pelo pulvino podem perdurar por um longo período de tempo. A longa duração dos movimentos nictitrópicos com o auxílio dos pulvinos indica, em adição às evidências já apontadas, a importância funcional de tais movimentos para a planta. Há ainda uma outra diferença entre as duas formas de movimento: a de que nunca, ou muito raramente, uma folha consegue fazer uma torção, a não ser que o pulvino esteja presente.”*

Essa descrição explícita de forma clara as semelhanças e diferenças entre esses movimentos: por um lado temos movimentos pulvinares regidos por alterações reversíveis de turgor celular e que, por ocorrerem em estruturas altamente diferenciadas e especializadas, podem se manifestar de forma contínua ao longo da vida das folhas. Por outro, movimentos também associados ao turgor celular, mas onde esse resulta em expansão irreversível da célula (crescimento celular), sendo, portanto, limitado ao período em que as folhas ainda estão se expandindo. Uma revisão recente sobre movimentos rápidos em plantas (MANO & HASEBE, 2021) ilustra de forma muito didática essas diferenças.

A figura 1 contextualiza os movimentos nictinásticos sem e com pulvino dentro do contexto dos demais movimentos exibidos pelas plantas. Esse esquema foi modificado a partir do apresentado por Firm & Myers (1989), onde essas nictinastias são caracterizadas como movimentos de crescimento e movimentos de turgor, respectivamente. Esse esquema, segundo os autores, resume o conhecimento dos tipos de movimentos conhecidos pela ciência no período de transição entre os séculos XIX e XX. Conforme apontado no item anterior, essa preocupação com a sistematização e caracterização dos diferentes movimentos das plantas se diluiu ao longo do século XX, com o refinamento dos trabalhos experimentais, que inevitavelmente se voltaram para a elucidação dos mecanismos bioquímicos e moleculares envolvidos. Modelos experimentais foram sendo estabelecidos, e, no caso da nictinastia foliar, as atenções se voltaram fortemente para os movimentos pulvinares da família Fabaceae.



**Figura 1.** Ilustração adaptada e traduzida de Firm & Myers (1989), mostrando a classificação comumente encontrada nos livros de Fisiologia Vegetal, entre o final do século IX e o início do século XX. Os movimentos autonômicos e paratônicos referiam-se, de acordo com o conhecimento da época, aos movimentos cuja origem seria intrínseca à própria planta e aqueles desencadeados por um fator ambiental externo, respectivamente. O único exemplo de movimento autonômico então relatado era o de circumnatação.

Essa ênfase na nictinastia foliar pulvinar de fabáceas é ainda hoje muito acentuada e pode ser exemplificada por uma afirmação contida no resumo de um artigo publicado recentemente por um grupo de pesquisadores que têm feito importantes contribuições para o entendimento dos mecanismos fisiológicos dos movimentos foliares (UEDA *et al.*, 2019): “A nictinastia é o movimento nástico de ritmo circadiano de plantas leguminosas em resposta ao início do escurecimento do dia, um fenômeno único e intrigante que tem atraído a atenção por séculos”. Outros trechos dessa mesma publicação atestam o conhecimento de que a nictinastia não está restrita a essa família, mas exemplifica o domínio dessa família nos estudos do pulvino e da nictinastia, que levou a um descuido quando da redação desse resumo.

Essa mudança brusca de interesse e de foco discutida nos parágrafos anteriores é muito bem relatada por Wetherell (1990), que apresentou uma revisão dos estudos nictinásticos não pulvinares, chamando a atenção para a escassez dos mesmos. Esse autor relata, em 1990, apenas oito trabalhos experimentais com esse tipo de movimento, sendo que sete desses haviam sido publicados pelo menos 10 anos antes de sua revisão. Um fato que nos chamou a atenção nessa revisão foi a ausência de um trabalho que julgamos extremamente relevante e que será brevemente relatado a seguir.

Ao final da primeira metade do século XX, Yin (1941) publicou um artigo muito informativo sobre a nictinastia, sem atuação de um pulvino, nas folhas lobadas do mamoeiro (*Carica papaya*). A leitura deste texto nos permitiu acessar a grande importância de Pfeffer em elucidar, no início desse mesmo século, o mecanismo envolvido nesses movimentos: enquanto os movimentos pulvinares envolvem alterações meramente de turgor em células especializadas, os realizados sem o pulvino envolvem crescimento diferencial entre dois lados opostos do pecíolo. Na época em que foram conduzidos os experimentos com mamoeiro, as auxinas, mais especificamente o ácido indol-acético (AIA), tinha recentemente sido isolada numa busca que iniciou com os experimentos de fototropismo de Darwin conduzidos com alpiste, e que teve seu grande marco com experimentos semelhantes conduzidos por Fritz Went com coleóptiles de aveia, de onde esse hormônio foi extraído pela primeira vez. Hoje o AIA é sabidamente o hormônio de crescimento, cuja distribuição assimétrica em um órgão pode induzi-lo a se curvar (MOHR & SCHOPFER, 1975; TAIZ *et al.*, 2017). Assim, de uma forma bastante pioneira, Yin (1941) concluiu uma série de experimentos sugerindo que a

verticalização das lâminas das folhas de mamoeiro à noite e uma maior horizontalização das mesmas durante o dia se devia a um crescimento que priorizava as células superiores do pecíolo à noite, devido a uma maior concentração de auxinas, sendo esse padrão invertido ao amanhecer.

Aqui gostaríamos de chamar a atenção para os movimentos nictinásticos não conduzidos por pulvino que tivemos oportunidade de observar em nossas próprias residências, juntamente com o já tão conhecido movimento pulvinar de um membro da família Fabaceae. A figura 2 ilustra o movimento nictinástico pulvinar de uma espécie da família Fabaceae, *Macroptilium lathyroides* (L.)Urb. Esse indivíduo resultou de uma auto-semeadura de indivíduos semeados em área de jardim. As figuras 3 e 4, por sua vez, exemplificam o movimento nictinástico por crescimento diferencial (sem o envolvimento de um pulvino). No primeiro caso, temos um exemplar da espécie *Solanum nigrum* L., da família Solanaceae, que cresceu espontaneamente em uma área gramada. Embora essa família esteja contemplada na lista de espécies dotadas de nictinastia foliar apresentada por Darwin (1880), não encontramos nenhum relato na literatura sobre a existência desse movimento na referida espécie (Fig. 2). A figura 3 ilustra justamente a nictinastia em folhas de mamoeiro (*Carica papaya* L., da família Caricaceae), movimento esse descrito anteriormente. Essa observação e registro foram oportunizados pelo crescimento de um indivíduo em um vaso localizado na parte externa de uma das nossas residências. Comparando a expressão da nictinastia nas folhas de *S. nigrum* e *C. papaya*, percebe-se que, no primeiro caso, as folhas jovens se erguem, enquanto que, no segundo caso, elas se abaixam.

07/11/2022



09:24

08/11/2022



23:04

**Figura 2.** Indivíduo de *Macroptilium lathyroides* (L.) Urb. cultivado em vaso na área externa de uma residência e fotografado no dia 07 de novembro de 2022 no período às 09:24 e no dia 08 de novembro de 2022 às 23:04. Nesse caso, a verticalização noturna das folhas e folíolos resultou do movimento dos mesmos para baixo.



**Figura 3.** Indivíduo de *Solanum nigrum* L. crescendo em solo e fotografado em quatro dias distintos em períodos distintos (05 de novembro de 2022 às 20:08; 06 de novembro de 2022 às 07:39; 07 de novembro de 2022 às 23:04; 08 de novembro de 2022 às 09:24). O movimento de abrir e fechar que a planta apresenta envolve provavelmente o crescimento diferencial do pecíolo ou nervura central das folhas jovens ainda em crescimento. Nesse caso, a verticalização noturna das folhas resultou do movimento das mesmas para cima.

11/11/2022



11:04



22:29

**Figura 4.** Indivíduo de *Carica papaya* crescendo espontaneamente em vaso na área externa de uma residência e fotografado em dois horários distintos (pela manhã às 11:04 e à noite às 22:29) no dia 11 de novembro de 2022. O movimento de abrir e fechar que a planta apresenta envolve o crescimento diferencial dos pecíolos ou nervuras das folhas jovens ainda em crescimento. Nesse caso, a verticalização noturna das folhas resultou do movimento das mesmas para baixo.

### 3.3 Considerações sobre o uso do termo nictinastia foliar

A obra “*Somnus Plantarum*” de Lineu (*apud* DIJIGOW, 2022), anteriormente referida associa esses movimentos rítmicos da nictinastia foliar com o fenômeno do sono e, desde então, esse movimento é também referido como movimento de dormir (“*sleeping movements*”). Na época, alguns cientistas contestaram o uso do termo “sono” e, em 1880, mais de um século depois, Darwin reforçou ser difícil traçar uma analogia entre o sono dos animais com o “sono das plantas” (DARWIN, 1880), e, de fato, até hoje não existem evidências de que as plantas tenham esse estado alterado de consciência, o sono (MINORSKY, 2019). De toda forma, esse termo ainda é comumente utilizado, provavelmente por questões históricas e talvez por também ser um termo “mais amigável” que nictinastia foliar, como sugerido por Minorsky (2019). A espécie *Mimosa pudica* da família Fabaceae é tanto conhecida pelo nome popular de sensitiva (referente aos movimentos seismonásticos que apresenta) quanto dormideira (esse associado à nictinastia de suas folhas), mostrando o quão popular os termos associados ao ato de dormir das folhas se tornou. Darwin, mesmo chamando a atenção para a inadequação dos termos “dormir” e “sono” para caracterizar a nictinastia foliar, utiliza em sua obra tanto os termos “movimentos de dormir” quanto “movimentos nictitropicos”. A expressão nictitropismo, na verdade, apareceu apenas nos estudos de Darwin durante essa nossa revisão.

Ao realizarmos essa revisão, ficou claro que esse movimento de “dormir” não se ajusta à expressão do fenômeno da nictinastia foliar de todas as espécies que o realizam. O exemplo mais notável é o fato de que a família Marantaceae, cujas espécies são todas dotadas de pulvino e que exibem esse movimento, é popularmente conhecida como “The Prayer Plant Family” (JUDD *et al.*, 1999) ou a “Família das Plantas Rezadeiras”. Essa expressão decorre do fato de que as folhas comumente se erguem e se unem na vertical à noite, assemelhando-se a um gesto de oração das mãos. No entanto, como veremos mais adiante, mesmo nessa família o movimento também pode se expressar no sentido contrário, assemelhando-se ao movimento de “dormir” comumente associado à família Fabaceae.

Muito embora os termos nictinastia ou movimentos nictinásticos tenham se consolidado fortemente na fisiologia vegetal, Minorsky (2019) chama a atenção para a ambiguidade desse termo. Essa ambiguidade refere-se ao fato de que o termo salienta o

movimento noturno, quando na verdade, por se tratar de um ritmo circadiano, ele é seguido por um movimento diurno. Esse autor destaca que, embora alguns autores associem a nictinastia apenas ao movimento noturno, outros, incluindo ele mesmo, conferem a esse termo uma abordagem “guarda-chuva”, abrindo nessa definição tanto o movimento de fechamento ao anoitecer quanto o de reabertura no amanhecer. De fato, encontramos menções a outros termos alternativos que separam esses movimentos de fechamento e abertura. Mohr & Schopfer (1995), Moran (2007) e, mais recentemente, Taiz *et al.* (2017), utilizam o termo fotonastia para o movimento diurno de abrir ou “acordar” e os termos nictinastia (MOHR & SCHOPFER, 1995; TAIZ *et al.*, 2017) e escotonastia (MORAN, 2007) para o movimento oposto.

Cabe aqui tecermos algumas considerações sobre o uso e adequação desses termos. A nosso ver, a expressão nictinastia foliar é a que melhor descreve esses movimentos rítmicos das folhas. Tanto as fabáceas quanto as marantáceas exibem esses movimentos e ambas também exibem os movimentos trópicos diurnos das folhas, movimentos denominados de heliotropismo ou rastreamento solar das folhas (EHLERINGER & FORSETH, 1980), igualmente guiados por alterações de turgor em células especializadas do pulvino. Isso faz com que, durante o período diurno, o conjunto das folhas de um determinado indivíduo possa assumir as mais diferentes configurações, dependendo dos ajustes individuais das folhas ao ambiente luminoso. Isso implica que não há uma configuração característica para o período diurno, enquanto que a configuração noturna, de fechamento do conjunto de folhas tem uma maior constância, mesmo que a intensidade dessa manifestação possa ser variável. Talvez isso justifique plenamente a escolha do termo nictinastia, onde a posição noturna das folhas é o que chama mais a atenção do observador. Talvez isso também tenha levado Darwin a usar o termo nictitropismo (em adição ao termo movimentos de “dormir”), uma vez que a direcionalidade noturna é notória, estando as superfícies superiores das lâminas foliares evitando se expor ao zênite (“o ponto mais alto no céu”). Como alternativa a esse termo, vislumbramos a possibilidade futura de uso de um termo que expresse exatamente esse ritmo diurno-noturno, sem dar ênfase ao “dormir” (ou “rezar”) e ao “acordar” (ou parar de “rezar”). Um termo dessa natureza foi mencionado na revisão de Wetherell (1990), tendo sido atribuído por esse autor a Wilhelm Pfeffer. Esse último teria usado os termos “movimentos de variação” para os movimentos nictinásticos pulvinares e “movimentos

de nutação” para os movimentos nictinásticos de crescimento. Ambos remetem a oscilações, mas nenhum deles se consolidou na literatura referente à nictinastia foliar.

### **3.4 Hipóteses levantadas sobre o valor da nictinastia foliar para as plantas**

Embora grandes progressos tenham sido recentemente feitos na caracterização dos mecanismos fisiológicos envolvidos nos movimentos nictinásticos foliares (UEDA *et al.*, 2019; MANO & UASEBE, 2021), ainda pouco se sabe sobre suas repercussões fisiológicas e ecológicas para as plantas, até mesmo na família Fabaceae, alvo da grande maioria dos estudos. Muitas hipóteses, no entanto, já foram levantadas e discutidas, incluindo repercussões no balanço energético noturno das folhas, na fotomorfogênese e, mais recentemente, nas relações dessas plantas com predadores (DARWIN, 1880; FORSETH, 1990; MINORSKY 2019).

Com relação às possíveis repercussões sobre o balanço energético das plantas, mais uma vez transcreveremos alguns trechos de Darwin (1880), quando da discussão desse tema:

*“Considerando que as folhas ao assumirem suas posições nictitrópicas, normalmente, se movem num ângulo de 90°; que o movimento é rápido no final do dia; que em alguns casos esse movimento é extraordinariamente complicado; que em certas plântulas com idade suficiente para já terem folhas verdadeiras, os cotilédones movem-se verticalmente para cima à noite, enquanto ao mesmo tempo os folíolos se movem verticalmente para baixo; que em um mesmo gênero, as folhas ou cotilédones de algumas espécies se movem para cima, enquanto de outras espécies vão para baixo; - a partir disso e de outros fatos, é muito pouco possível duvidar que as plantas derivem alguma grande vantagem de tais poderes notáveis de movimento.*

*A longa duração dos movimentos nictitrópicos com o auxílio dos pulvinos indica, em adição as evidências já apontadas, a importância funcional de tais movimentos para a planta. O fato de que as folhas de muitas plantas se posicionam à noite em posições amplamente variáveis daquelas que tinham durante o dia, mas com um ponto em comum, o de que suas faces superiores evitam apontar para o zênite, normalmente com um fato adicional de que elas entram em contato próximo com folhas ou folíolos opostos, claramente indica, como a nós parece, que o objetivo conquistado é a proteção das faces superiores do resfriamento noturno por irradiação. Não existe nada de improvável na superfície superior precisar de mais proteção que a inferior, uma vez que as duas diferem em função e estrutura. Todos os jardineiros sabem que as plantas sofrem com a irradiação, e é isso, e não os ventos frios, que os camponeses do*

*Sul da Europa temem por suas oliveiras. As plântulas são comumente protegidas da irradiação por uma fina camada de palha, e as árvores frutíferas em parede são protegidas por alguns ramos de abeto, ou mesmo redes de pescas, suspensas sobre elas. Um excelente observador percebeu que uma variedade de cerejas tem as pétalas de suas flores muito curvadas para trás, e depois de uma geada severa, todos os estigmas morrem, enquanto que, em uma outra variedade, com pétalas curvadas para dentro, no mesmo período, não tiveram seus estigmas danificados.*

*Essa visão de que o dormir das folhas salva elas de serem geladas à noite pela irradiação certamente teria ocorrido à Lineu, se o princípio da irradiação já tivesse sido descoberto na sua época. Ele, na verdade, sugere em muitas partes de sua obra, "Somnus Plantarum", que a posição das folhas à noite protege os caules jovens e as gemas e com frequência as inflorescências novas contra os ventos gelados. Nós estamos longe de duvidar que uma vantagem adicional possa ser conquistada e nós observamos em várias plantas, como por exemplo, *Desmodium gyrans*, que enquanto a lâmina da folha mergulha verticalmente para baixo à noite o pecíolo se ergue, de forma que a lâmina precisa se movimentar num ângulo bem maior para conquistar essa posição vertical. Nesse caso, o resultado é que todas as folhas na mesma planta estão aglomeradas umas às outras como se fosse para uma proteção mútua.*

*Nós no começo duvidamos se a irradiação poderia afetar de alguma forma importante objetos tão finos como muitos cotilédones e folhas, e, mais especialmente, afetar diferentemente as superfícies superiores e inferiores. Embora a temperatura de suas faces superiores certamente cairia quando livremente expostas a um céu claro, ainda sim, nós pensamos que elas rapidamente adquiririam, por condução, a temperatura do ar ao redor delas. Dessa forma, pensamos que dificilmente iria fazer diferença pra elas ficarem na horizontal e perderem calor para o céu aberto, ou na vertical, irradiando calor principalmente para a lateral, em direção às plantas vizinhas e outros objetos. Nós, então, fizemos um teste nesse sentido, impedindo que algumas folhas da planta fossem dormir, e expondo elas a um céu claro e temperatura abaixo do ponto de congelamento, enquanto outras folhas dessa mesma planta já tinham assumido sua posição vertical noturna. Nossos experimentos mostraram que as folhas que foram forçadas a permanecer na horizontal durante a noite sofreram muito mais injúrias da geada do que aquelas que puderam assumir sua posição vertical normal. No entanto, poderiam dizer que essas observações não se aplicam às plantas dormideiras que habitam países onde geadas não ocorrem, mas em todos os países e em todas as estações, as folhas devem ser expostas a frios noturnos através da irradiação, o que pode, até um certo grau, injuriar as folhas, e elas poderiam escapar dessas injurias assumindo uma posição vertical."*

Além de mais uma vez expormos a riqueza dessa obra de Darwin, julgamos ter sido esse o ponto de partida para que novas pesquisas fossem feitas no sentido de testar essa hipótese de redução da irradiação noturna das folhas como uma das repercussões desses movimentos. Forseth (1990), ao fazer uma revisão sobre as funções dos movimentos foliares (heliotrópicos e nictinásticos), apresentou alguns desses trabalhos. O primeiro deles (SCHWINTZER, 1971), apesar de ter encontrado temperaturas inverniais noturnas significativamente maiores nas folhas verticais de soja do que nas folhas contidas horizontalmente, contestou a afirmação de Darwin de que a nictinastia reduz a chance de danos por geadas às folhas, apontando falhas na maneira como ele e seu filho contiveram as folhas na horizontal enquanto expostas a noites frias. Cerca de dez anos mais tarde, Enright (1982) focou sua atenção em uma espécie de *Phaseolus* e nas diferenças de temperatura entre folhas verticais e horizontais em noites frias não sujeitas a geadas. Pequenas diferenças foram encontradas, mas elas vieram associadas a uma redução de 17% no crescimento das plântulas que tiveram seus movimentos foliares impedidos durante a noite. Esse autor chamou a atenção de que o dano por geadas não pode ser considerado como um fator chave no processo evolutivo, uma vez que a nictinastia também se expressa em espécies tropicais. Nessas plantas, uma redução na temperatura noturna pode levar a um aumento na formação de orvalho, o que poderia reduzir a difusão de CO<sub>2</sub> e da fotossíntese ao amanhecer.

Não tivemos a oportunidade de consultar um terceiro trabalho mencionado por Forseth (1990) dentro dessa linha do controle da irradiação noturna das folhas, mas aqui resumimos a informação fornecida por esse autor em sua revisão. Segundo ele, A. P. Smith, em artigo publicado em 1974, teria relatado que plantas andinas rosetadas de *Espletias schultzii* cujas grandes folhas puderam realizar seus movimentos nictinásticos noturnos, mantiveram a gema apical da roseta onde estavam inseridas significativamente mais aquecida à noite do que plantas que tiveram esse movimento artificialmente contido.

Segundo Minorsky (2019), que realizou uma revisão bastante recente e contundente sobre as funções da nictinastia foliar, o trabalho de Enright (1982) anteriormente mencionado é o que melhor sustenta a hipótese da regulação térmica constituir uma função importante da nictinastia foliar. No entanto, ele acredita que os resultados apresentados por esse autor podem perfeitamente ser um artefato das manipulações constantes das plantas que tiveram suas folhas imobilizadas, gerando um estresse

mecânico que limitou o crescimento das mesmas. Além disso, Minorsky (2019) também chama a atenção para a ocorrência de nictinastia foliar em plantas aquáticas de folhas submersas, onde a presença da água ao redor das folhas, por si só, promoveria uma adequada estabilização térmica das folhas.

Em sua revisão, Forseth (1990) também relatou um trabalho de Karve *et al.* (1984), que aponta a possível importância da nictinastia foliar em leguminosas em permitir uma maior penetração de luz vermelha através do dossel de folhas ao final do dia, quando essas folhas assumem uma posição mais verticalizada. Precisamos ressaltar que, nesse cenário, está sendo invocada uma ativação de fitocromos ao final do dia e um possível papel tardio dos mesmos, após um longo diurno. Nesse período diurno, pouca penetração de luz vermelha (ativadora dos fitocromos) ocorre através de dosséis de plantas, devido à maior horizontalização das folhas e filtragem da luz vermelha pelas folhas em função de seu uso na atividade fotossintética. Essa pouca penetração de luz vermelha sabidamente gera alterações no padrão de crescimento das plantas (efeito fotomorfogênico), afetando tanto suas próprias estruturas mais medianas e basais quanto a de outras plantas menores que coexistam com elas. Essas alterações resumem-se em maior investimento em alongamento de estruturas caulinares e menor investimento em produção de folhas e estruturas reprodutivas (TAIZ *et al.*, 2017). Importante apontar também que essa filtragem de luz vermelha é tão mais intensa quanto mais densa for a população de folhas, o que depende, em grande parte, do tamanho da população de plantas. Dito isso, resumimos aqui o interessante achado de Karve *et al.* (1984): em situações de plantio, usando diferentes densidades de semeadura, ele verificou que espécies nictinásticas da família Fabaceae (feijão e amendoim) expressavam menor redução da produtividade de sementes em função de um maior adensamento do que espécies não nictinásticas (milho, gergelim, quiabo e cártamo). Além disso, eles demonstraram a eficácia dessa maior penetração de luz vermelha ao final do dia em dosséis nictinásticos de amendoim, em aumentar a expressão fotomorfogênica de plântulas da mesma espécie semeadas abaixo do dossel. Esses mesmos autores mencionam o fato de que as repercussões da nictinastia foliar podem ser múltiplas e depender muito da espécie e de seus hábitos.

Voltando agora à revisão de Minorsky (2019), nos chamou a atenção o fato dele não elencar essa ação fotomorfogênica anteriormente mencionada como uma das possíveis repercussões da nictinastia foliar. Por outro lado, ele traz uma série de outras

possibilidades, em adição a já mencionada consequência sobre a irradiação noturna, que serão aqui resumidas. Uma delas, muito lógica e interessante, diz respeito ao fato de que a verticalização ao final do dia e durante a noite facilitaria o escoamento de água depositada nas folhas ao longo do dia. De que forma isso poderia ter algum valor adaptativo? O autor lança algumas possibilidades, com base no entendimento atual sobre as consequências da permanência da água sobre as folhas e com base em um trabalho publicado em 1978 sobre a adaptação de plantas tropicais a intensas pluviosidades. Dentre as possibilidades examinadas destacamos os impactos (1) na transpiração noturna, (2) no lixiviamento de minerais e (3) no crescimento de epífitos e patógenos.

Com relação ao primeiro aspecto, o autor baseia-se em hipótese levantada por E. Stahl em 1897 (não acessamos esse trabalho), que considerou que o acúmulo de orvalho reduziria a transpiração noturna das folhas e o acesso a nutrientes do solo nesse período. Conforme ressaltado por Minorsky (2019), hoje se sabe que a transpiração noturna de fato ocorre em muitas espécies, especulando-se que o objetivo seja ampliar o acesso temporal aos nutrientes do solo. Entretanto, essas espécies parecem ser uma minoria e muito ainda há a ser investigado sobre a repercussão da transpiração noturna sobre a nutrição das mesmas.

Sobre o lixiviamento de minerais, o autor vê poucas evidências sobre o impacto da nictinastia e mesmo sobre as vantagens de “lavar” ou não as folhas dos minerais sobre ela depositados ou por ela excretados. Ele chama a atenção de que as folhas velhas seriam as mais beneficiadas por essa lavagem e essas parecem ser as que menos expressam a nictinastia foliar, seja via pulvino, seja, obviamente, via crescimento. Com relação à redução da epifilia e do sombreamento por essa causada como sendo possíveis consequências do movimento foliar noturno e da eventual secagem das folhas, Minorsky (2019) vê pouco sustento, uma vez que não há evidências de relação entre molhabilidade das folhas e epifilia e sobre as consequências negativas do sombreamento eventualmente causado por essa associação. Por outro lado, o autor considera relevante a possibilidade de que uma secagem mais rápida de folhas nictinásticas possa resultar numa menor proliferação de patógenos foliares.

Encerramos agora essa seção relatando e examinando a hipótese levantada por Minorky (2019), que acrescenta uma nova dimensão às repercussões da nictinastia

foliar: a hipótese tritrófica. Essa hipótese é uma expansão, levantada por esse autor, da hipótese bitrófica proposta por Grubb & Jackson (2007). Esses autores postularam que os movimentos nictinásticos, por resultarem em aposição de folhas e/ou folíolos nos períodos do entardecer e noturno, podem dificultar o manuseio das folhas e ação de folívoros e, portanto, oferecer proteção contra a herbivoria. A hipótese tritrófica de Minorsky (2019) leva em consideração o fato de que os movimentos nictinásticos, que modificam a conformação das partes aéreas das plantas e do dossel de um agrupamento das mesmas no período noturno, resultam em diversas outras alterações físicas e biológicas, que facilitam a predação de herbívoros e desencorajam os mesmos de circular perto dessas plantas nictinásticas e de forrageá-las por muito tempo.

De forma resumida, Minorsky (2019) argumenta que a nictinastia indiretamente desencoraja os herbívoros de duas formas: (1) por facilitar a morte de herbívoros por predadores noturnos e por (2) prejudicar o comportamento forrageador dos herbívoros. Uma consequência adicional desse segundo ponto é que, se os herbívoros estão despendendo menos tempo forrageando junto às espécies nictinásticas, eles estão, presumivelmente, gastando mais tempo forrageando ao redor de espécies competidoras não-nictinásticas. Importante ressaltarmos os fatos principais que embasam esses dois pontos levantados por Minorsky (2019). Segundo ele, a facilitação da caça noturna de herbívoros como consequência da nictinastia foliar seria uma consequência de uma menor aglomeração das folhas no ambiente onde as eventuais presas circulam. Aumentando a penetração de luz, melhorando a direcionalidade das plumas de odores liberados por esses animais e abafando menos os sons produzidos por eles, as presas (herbívoros, nesse caso) tornam-se mais acessíveis aos predadores. Adicionalmente, o comportamento forrageador desses herbívoros poderia ser comprometido pelo menor tempo despendido no forrageamento, ocasionado pela dramática alteração da paisagem e da copa das plantas ocasionado pela nictinastia foliar e pela resultante menor disponibilidade de ambientes seguros para esse forrageamento.

Finalizando, reproduzimos as considerações finais de Minorsky (2019), antes de tecermos as nossas:

*Considerando que a nictinastia foliar ocorre em plantas tropicais e temperadas, em pequenas ervas e grandes árvores, e em plantas de ambientes desérticos, méxicos e aquáticos, é difícil conceber que algum parâmetro abiótico, como água, temperatura ou luz possam atuar*

como força propulsora para a evolução convergente da nictinastia foliar. Seria possível que a nictinastia foliar tenha evoluído, em muitos casos, como uma defesa das plantas contra a herbivoria?

### **3.5. A nictinastia foliar em Marantaceae**

A família Marantaceae é composta por indivíduos herbáceos rizomatoso, que variam em tamanho e arranjo de suas parte aéreas. Abrange 31 gêneros e cerca de 550 espécies (ANDERSSON, 1998). No Brasil, já foram identificados 11 gêneros e cerca de 130 espécies, sendo a maioria encontrada na Amazônia brasileira: *Calathea*, *Ischnosiphon*, *Monotagma*, *Hylaenthe*, *Thalia*, *Maranta*, *Koernickanthe*, *Monophyllanthe*, *Saranthe* e *Myrosma* (BRAGA, 2005; COSTA *et al*, 2008). *Calathea* é o maior gênero de Marantaceae, composto por cerca de 300 espécies (ANDERSSON, 1998; BRAGA, 2005 e 2008). Acredita-se que entre 70 e 90 espécies deste gênero ocorrem no Brasil (ANDERSSON, 1998). Otto George Petersen descreveu a família Marantaceae na revista *Flora Brasiliensis* (1890), e este nome foi uma homenagem ao botânico italiano, do século XVI, Bartolomeo Maranti (COSTA *et al.*, 2008; HORACE & HUBBARD, 1977). Segundo “O Guia de Marantácea da Reserva Ducke e da Rebio Uatumã” (COSTA *et al.*, 2008), as espécies que pertencem a esta família ocorrem em regiões tropicais do mundo todo: 80% na América Tropical, 9% na África e 11% na Ásia. Embora o percentual da quantidade de espécies com ocorrência em seu território seja o menor, o continente Africano é a possível área ancestral das marantas (ANDERSSON & CHASE, 2001).

A família é típica de florestas tropicais úmidas, todavia, representantes desta já foram localizados no Pantanal: em áreas encharcadas com vegetação aberta, e depressões nas margens das estradas. São encontradas em áreas altas e secas como também em áreas baixas e úmidas; contudo, em locais úmidos, aparecem em maior quantidade, cobrindo grandes áreas. Os centros de diversificação são os locais onde se encontram o maior número de espécies de um mesmo grupo. As florestas tropicais que costeiam os Andes e a Amazônia ocidental são consideradas centros de diversificação na América do Sul. Como já mencionado, os representantes desta família são fáceis de identificar, pois todos possuem a conjunção de folhas de nervuras paralelas que emerge,, da nervura central , lembrando “folhas de bananeiras”, e o já referido pulvino.

Conforme Costa *et al.*, (2008), é possível destacar aspectos relevantes da Família Marantaceae na economia e nas relações ecológicas. No viés econômico, por possuírem fácil propagação e folhas com belíssimo contraste de cores, que variam do rosa ao verde, os indivíduos desta família se destacam no setor de plantas ornamentais, sendo, atualmente, espécies visadas para cultivo em casas e jardins. No ramo alimentício, algumas espécies de marantas, como a *Maranta arundinacea* L., a conhecida araruta, uma cultura tropical nativa da América do Sul e cultivada no Brasil principalmente por agricultores familiares, é de grande relevância na alimentação de algumas comunidades rurais. Essa importância deve-se ao alto teor de amido de seus rizomas (SOUZA *et al.*, 2016). Outra utilidade das marantáceas é no setor de acabamentos para pisos e móveis, visto que certas espécies, como a *Calathea lutea*, produzem ceras que revestem suas estruturas, como o verso de suas folhas. Esta cera é usada como matéria prima para a fabricação de produtos de polimento.

Ecologicamente, as interações mais significativas das marantas são observadas no continente Africano, território em que estão localizadas as “Florestas de Marantáceas”. Estes ambientes são deveras importantes para várias espécies de primatas, tais como gorilas e chimpanzés, e outros mamíferos como os elefantes, pela sua capacidade de fornecimento de alimento e abrigo. No continente Americano, as folhas de marantas também servem de alimento para espécies de insetos herbívoros como besouros e larvas de borboletas e mariposas. Uma relação curiosa são as marcas que as larvas de borboletas e mariposas costumam deixar nas folhas quando se alimentam, pois parecem ser feitas com um furador de papel (COSTA *et al.*, 2008).

### 3.5.1 Estudos que abordaram a nictinastia foliar na família Marantaceae

Enquanto buscávamos referências para essa monografia, foi nítida a escassez de trabalhos sobre nictinastia foliar que abordassem as marantáceas, sendo esse assunto vastamente estudado e documentado na família Fabaceae. Cabe ressaltar que a habilidade de movimentar as folhas é uma característica comum a todos os indivíduos desta família (COSTA *et al.*, 2008). Hoje é muito fácil encontrar na internet vídeos no formato *time-lapse* que registram essa movimentação. Exemplos desses registros podem ser consultados nos seguintes links: <https://pin.it/4VdlfyI> e <https://pin.it/6B90QPZ>. Observando os vídeos é possível compreender o porquê do nome popular “Plantas Rezadeiras”.

A seguir serão apresentados, em ordem cronológica, os trabalhos encontrados que incluem observações experimentais dos movimentos nictinásticos na família Marantaceae.

Conforme relatado anteriormente, Darwin fez uma varredura sobre o movimento de nictinastia foliar em diversas famílias. Embora a família mais abordada seja a Fabaceae, ele também descreve o fenômeno nas Marantaceae usando a *M. arundinacea* como único exemplo de caso desta família (DARWIN, 1880). Ele trata da nictinastia foliar em um único indivíduo, usando as seguintes palavras:

*“As lâminas das folhas, as quais são dotadas de um pulvino, ficam horizontalmente posicionadas durante o dia ou com ângulo entre 10° e 20° graus acima da horizontal; à noite elas ficam verticalizadas e voltadas para cima. Elas, portanto, se elevam entre 70° e 90° graus à noite. A planta foi colocada ao meio dia na escuridão da estufa, e no dia seguinte, os movimentos das folhas foram traçados no vidro. Entre 08:40 e 10:30 elas se ergueram e depois caíram fortemente até 13:37. Entretanto, às 15:00 elas tinham novamente se erguido um pouco e continuaram a se erguer durante o resto da tarde e da noite. Na manhã seguinte as folhas estavam no mesmo nível que o dia anterior. A escuridão, portanto, durante um dia e meio, não interfere com a periodicidade do movimento das folhas. Num final de dia quente e com tempestade, a planta, enquanto era levada de volta para a casa teve suas folhas violentamente sacudidas e à noite nenhuma das folhas foi dormir. Na manhã seguinte a planta retornou à estufa e, mais uma vez, à noite as folhas não dormiram. Porém, na noite seguinte, elas se ergueram da maneira usual, entre 70° e 80° graus. Esse fato é análogo ao que foi observado com plantas trepadeiras, ou seja, que muita agitação elimina por um tempo o poder de circunmutação, mas o efeito, nesse caso, foi muito mais fortemente marcado e prolongado.”*

De acordo com a nossa revisão, o primeiro artigo experimental publicado após o trabalho de Darwin em 1880, foi o de Dill (1960), onde este observou a nictinastia foliar em *Maranta leuconeura*. Seu trabalho tinha como objetivo reportar a nictinastia foliar e sugerir um mecanismo responsável para tal. Para quantificar de maneira contínua o movimento de nictinastia foliar, Dill fez furos nas laterais da nervura central das folhas e próximo ao pulvino; amarrando ao redor da nervura um leve fio de algodão em que a extremidade final estava presa à alavanca de um mimeógrafo. Durante seu experimento

as plantas foram cultivadas com exposição à luz num período de 16 horas, seguido de um período de 8 horas no escuro. A primeira grande observação deste experimento foi que a abertura das folhas (definido no artigo como movimento descendente) é relativamente rápida. Cerca de 20 minutos após o início da exposição à luz, as folhas ficam em posição horizontal. Já o movimento de fechar (definido como movimento ascendente no artigo) ocorre 11 ou 12 horas depois da abertura, mais ou menos 6 a 7 horas antes do período escuro. Assim, Dill concluiu que o movimento de abertura das folhas é muito mais rápido, e que as folhas ficam poucas horas na posição horizontal, pois logo em seguida, lentamente, elas se fecham voltando à posição vertical. Esse autor também queria verificar a necessidade de luz para que o movimento de abertura das folhas ocorresse ou a possível existência de alguma periodicidade endógena envolvida. Creio que esta periodicidade a que Dill se refere seria o ritmo circadiano já mencionado em outra sessão. Para isso, ele colocou uma planta em total breu no interior de um armário durante 7 dias, após o período de luz. Nas primeiras 24 horas de escuro total, foi possível observar o movimento de abertura das folhas, que só aconteceria na presença de luz. Passado esse tempo, a folha parou de se mover, permanecendo fechada na vertical. A planta, posteriormente, foi exposta à luz total durante mais 7 dias e se observou que nas primeiras 24 horas ela apresentava o movimento de fechar as folhas, que ocorre no escuro, mas nas 24 horas seguintes as folhas ficaram estáticas na horizontal, posição de folhas abertas. Dessa forma, Dill concluiu que o movimento de abertura, descendente, é orientado pela luz.

Se Darwin (1880) e Dill (1990) quantificaram a nictinastia foliar usando desenho e barbante respectivamente, o artigo de Herrero-Huerta *et al.* (2018) foi o primeiro que encontramos em que um sistema de escaneamento digital, o Terrestrial LiDAR (TLiDAR) é usado para tal. Nas palavras de Herrero-Huerta *et al.* (2018) “*Light Detection And Ranging (LiDAR) é uma técnica ativa de sensoriamento remoto que mede com precisão distâncias, transmitindo energia laser e detectando o tempo de chegada da energia de retorno.*” Essa técnica tem a habilidade de captar dados mesmo no escuro, já que é praticamente insensível a variações de iluminação externa por ser uma técnica ativa. Esse sistema já era vastamente utilizado para monitoramento de modificações morfológicas em terrenos, com propósitos de engenharia, e a finalidade desse trabalho de Herrero-Huerta *et al.* (2018) foi o de demonstrar como os movimentos das plantas e orientações das folhas podem ser detectados e metrificados eficientemente

com o TLiDAR. A espécie escolhida para validar este objetivo foi a *Calathea roseopicta*. Os autores fazem a seguinte afirmação para explicar o motivo de optarem por uma espécie de marantácea: “*Essa espécie abre suas folhas e move toda sua estrutura em direção a luz para otimizar a superfície para a absorção solar. Durante o período escuro (à noite), as folhas se fecham e minimizam a superfície para evitar que a planta esfrie.*” O experimento foi realizado em dois dias, usando dois indivíduos de *Calathea roseopicta* cultivados na mesma sala, posicionados entre 1,6 e 1,8 metros de distância de uma janela, ambas nas mesmas condições de plantio, temperatura e umidade. O primeiro dia (teste A) foi feito com luz natural. Antes do teste A as plantas permaneceram em plena luz. Após dois dias de escuridão total, foi feito o teste B (segundo dia), desta vez no escuro. Enquanto o LiDAR captava os movimentos, um scanner a laser os digitalizava. A partir das imagens digitalizadas, foi possível concluir que os movimentos no escuro são menores e com padrão de orientação diferentes do que na luz natural. Mais uma vez se reafirma que durante o dia as folhas se abrem em direção a fonte de luz (nesse caso, a janela) e, à noite - no escuro - elas se fecham. Por fim, comprova-se que o LiDAR é um excelente método de fenotipagem dos movimentos foliares complexos mesmo na ausência de luz. Uma técnica computacional fácil, de alta resolução e que não causa nenhum tipo de danos às plantas durante o seu uso.

Em capítulo dedicado a revisar a importância da luz na fotomorfogênese das plantas, Stephen & Dsouza (2022) utilizam um exemplar de *Stromanthes sanguinea* da família Marantaceae para ilustrar a nictinastia foliar e traçar um paralelo entre esse fenômeno e a fotomorfogênese no que tange a importância dos fitocromos em ambos. Interessantemente, esse exemplar é utilizado apenas como ilustração do fenômeno, embora a descrição do processo em si esteja, mais uma vez, totalmente baseada em uma espécie de Fabaceae.

### 3.5.2 Ilustração do fenômeno da nictinastia foliar em *Marantaceae*

Anteriormente foram citadas formas variadas que autores usaram para mensurar a nictinastia foliar das espécies que apresentam esse movimento. Atualmente a tecnologia nos permite captar imagens de qualidade de maneira fácil. Assim, para essa monografia, ilustramos o movimento de abrir e fechar de duas espécies da família *Marantaceae*, cultivadas dentro de casa, usando fotos tiradas pelo celular e sem qualquer tipo de edição. Nosso único critério para a realização dos registros foi tirar fotos em períodos distintos (manhã e noite) no mesmo dia, da mesma planta, na posição em que esta estava sendo cultivada.

*Calathea makoyana* E. Morren, popularmente conhecida como Maranta-pavão, é uma maranta nativa do Brasil com distribuição na Amazônia em áreas de Mata Atlântica (LORENZI, 2015). Os movimentos nictinásticos foliares desta planta foram ilustrados nas figuras 4 e 5. Observa-se que as seis plantas tinham todas as suas folhas abertas, em posição horizontal, às 07:21. Em contraste, às 21:13, essas plantas tinham suas folhas bem mais aglomeradas através da maior verticalização (Fig. 4). Na figura 5, podemos ver as mesmas plantas fotografadas cerca de um mês mais tarde, em quatro momentos diferentes do dia. Os dois registros no período diurno (07:31 e 12:31), mais uma vez, mostram as folhas mais horizontalizadas, enquanto que os registros do início da noite (18:00) e à noite (21:36) indicam uma verticalização crescente das folhas.

A espécie *Calathea lancifolia* Boom, de nome popular Maranta-cascavel, também é nativa do Brasil e ocorre em locais de Mata Atlântica, ao leste do país (LORENZI, 2015). Seus movimentos foram registrados em três dias sequenciais, de modo a ilustrar a posição de suas folhas à noite no primeiro dia, de manhã e à noite no segundo dia e, novamente, pela manhã no terceiro dia (Fig. 6). Nesse cenário, os movimentos se manifestaram de forma diferente, assemelhando-se a um leque, ora mais aberto (pela manhã), ora mais fechado (à noite), através de uma maior horizontalização das folhas de dia e maior verticalização à noite.

Essas duas espécies foram cultivadas em salas de locais distintos, e a iluminação que receberam durante o dia não foi a mesma. Observando as ilustrações da *C. makoyana* (Figs. 4 e 5), nota-se que seus movimentos acompanham as conclusões dos autores citados na sessão anterior: na fase clara as folhas se abrem e na fase de ausência de luz

elas se fecham. Nas imagens de *C. lancifolia* (Fig. 6), as folhas realizam um movimento angular para cima e para baixo que, em parte, segue o padrão de movimento das plantas de *C. makoyana*. Os indivíduos dessa espécie estão posicionados próximos a uma ampla janela, onde a incidência da luz é bem distribuída por toda a sala, e conseqüentemente, por todas as folhas das seis plantas. Já o indivíduo de *C. lancifolia* é cultivado mais distante da fonte de luz (também uma janela) e sua parte de trás está posicionada para o um local com baixa iluminação natural. A planta, com o tempo, se ajustou ao ambiente, e orientou todas as faces adaxiais (superiores) de suas folhas em direção à janela, para captar o máximo de luz possível. Dessa forma, todas as folhas passaram a receber muita luz, e o movimento da nictinastia foliar foi modificado a partir dessa orientação, se tornando menos acentuado por conta do formato de leque assumido pelo conjunto de suas folhas.

04/11/2021



06:00



21:30

**Figura 4.** Seis indivíduos de *Calathea makoyana* E. Morren cultivadas no interior de uma residência e registrados fotograficamente em dois horários distintos (pela manhã às 07:21 e à noite às 21:13) no dia 4 de novembro de 2021.

16/10/2021



07:31



12:31



18:00



21:36

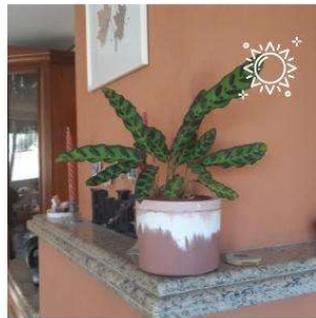
**Figura 5.** Seis indivíduos de *Calathea makoyana* E. Morren cultivadas no interior de uma residência e registrados fotograficamente em quatro horários distintos (07:31; 12:31; 18:00 e 21:36) no dia 16 de outubro de 2021.

**02/11/2022**



21:52

**03/11/2022**



21:44

**03/11/2022**



07:15

**04/11/2022**



09:08

**Figura 6.** Indivíduo da espécie *Calathea lancifolia* Boom cultivado no interior de uma residência diferente da outra espécie. Primeiro registro fotográfico feito à noite (21:52) do dia 02 de novembro de 2022. Segundo e terceiro registros feitos em horários distintos (07:15 e 21:44) do dia 03 de novembro de 2022. Quarto e último registro durante a manhã (09:08) do dia 04 de novembro de 2022.

#### 4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Vimos que o movimento nictinástico não se limita de forma alguma à Fabaceae ou Marantaceae, uma vez que este pode se expressar mesmo na ausência de um pulvino. Isso então possibilita a ocorrência da nictinastia foliar, potencialmente, em todas as espécies, embora a ausência do pulvino limite esses movimentos apenas às folhas jovens ainda em crescimento no ápice dos ramos. Charles Darwin em 1880 e Peter Minorsky em 2019 ilustraram a diversidade de espécies, e conseqüentemente, de hábitos e de formas de vida, que podem exibir esse tipo de movimento. No entanto, acreditamos que essa lista seja muito maior, por conta da possibilidade de nictinastia foliar sem pulvino, como observamos em *Solanum nigrum*.

Desde a época de Darwin, a família com maior número de observações experimentais em nictinastia foliar é a família Fabaceae. Considerando que essa família reúne cerca de 50 vezes mais espécies descritas que a outra família abordada, Marantaceae, esse fato não nos parece surpreendente. Acreditamos que os trabalhos voltados para a família Fabaceae sejam a maioria, devido à sua grande importância econômica em escala mundial, pois inclui uma série de espécies de grande valor alimentar, como os feijões, as ervilhas, as lentilhas, os amendoins e o grão de bico. Já a família Marantaceae, em que todos os representantes realizam a nictinastia foliar de maneira obrigatória, raramente é objeto de estudo para este movimento, mas mereceria mais atenção, pois seus membros também tem potencial importância econômica. Citamos a *Maranta araruta*, fonte importante de amido e que pode ser uma alternativa alimentar. Outro setor onde as marantas estão ganhando cada vez mais espaço é no cultivo de plantas ornamentais: muitas espécies, principalmente do gênero *Calathea*, são cultivadas para serem comercializadas.

Percebe-se que as formas de mensurar e quantificar o movimento nictinástico foram se aprimorando, em paralelo com o desenvolvimento tecnológico, ao longo dos tempos. Em 2018, Herrero-Huerta apresenta o LiDAR, um sistema de escaneamento digital, capaz de registrar de forma muito rápida, em alta resolução e na ausência de luz, os movimentos foliares complexos, mostrando que os estudos sobre nictinastia foliar podem ser muito mais fáceis, sem os desafios que Darwin e outros pesquisadores da sua época tiveram. Julgamos pertinente e importante, para aprofundar o conhecimento sobre o fenômeno de nictinastia foliar, o teste da hipótese tritrófica proposta por Peter

Minorsky em sua revisão bibliográfica de 2019 e já referida nesta monografia. Este mesmo autor sugere o uso do LiDAR e de observações de comportamento de predadores e presas a campo como forma de melhor entendimento deste movimento.

Por fim, pressupomos que a importância das duas famílias, Fabaceae e Marantaceae, de grupos taxonômicos tão distintos (eudicotilédneas e monocotilédneas, respectivamente), associada ao surgimento de novas técnicas computacionais, como o LiDAR, justifiquem uma intensificação nas investigações da nictinastia foliar pulvinar de representantes de ambas as famílias, focando no teste de hipóteses a respeito do significado desses movimentos para as plantas. Também consideramos essencial que sejam mais explorados a abrangência e os mecanismos dos movimentos nictinásticos sem pulvino, área que nos pareceu muito relegada, mesmo podendo se expressar de forma generalizada entre as plantas. Acreditamos que tais abordagens podem ser significativas para elucidar a maior questão sobre o tema até hoje: qual a vantagem desse movimento para as plantas?

## 5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDERSSON, L. **Marantaceae**. *In*: K. Kubitzki (ed.) **Flowering plants monocotyledons**. Springer, pp. 278-293, Heidelberg, Berlin, 1998.
- ATAMIAN *et al.* **Circadian regulation of sunflower heliotropism, floral orientation and pollinator visits**. *Science*, Vol. 353, pp. 587-590, 2026.
- BRAGA, J. **Marantaceae – Novidades taxonômicas e nomenclaturais III: Tipificações, sinônimas e uma nova combinação em *Calathea***. *Acta botanica brasílica*, Vol. 19, No. 4, pp. 763-768, 2005.
- CHEN, J. **Conserved genetic determinante of motor organ identity in *Medicago truncatula* and related legumes**. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, Vol. 109, No. 29, pp. 11723-11728, 2012.
- CORTIZO, M.; LAUFS P. **Genetic basis of the “sleeping leaves” revealed**. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, Vol. 109, No. 29, 2012.
- COSTA, F.; ESPINELLI, P.; FIGUEIREDO, F.O.G. **Guia de marantáceas da Reserva Ducke e da Rebio Uatumã**. Manaus: Áttema Design Editorial Ltda, 2008.
- DARWIN, C. **The power of movement in plants**. John Murray, London, 1880.
- DIETRICH, D. **Hydrotropism: how roots search for water**. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 69, No. 11, pp. 2759-2771, 2018.
- DIJIGOW, P. **O relógio floral de Lineu**. 2022. Disponível em: <<https://www.escoladebotanica.com.br/post/relogio-floral>>. Acesso em: 20 de fevereiro de 2023.
- DILL, N. **Sleep movements of the prayer plant *Maranta Leuconeura* Morren**. *Beta Beta Biological Society*, Vol. 31, No. 3, pp. 149-157, 1960.
- EHLERINGER J.; FORSETH I. **Solar tracking by plants**. *Science*, Vol. 210, pp. 1094-1098, 1980.
- FIRN R. D.; MYERS, A. B. **Plant movements caused by differential growth - unity or diversity of mechanisms?** *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 29, No. 1, pp. 47-55, 1989.
- FORSETH, I. **Function of leaf movements**. *In*: R. L. Satter, H.L. Gorton and T.C. Vogelmann (Ed.) **The pulvinus: motor organ for leaf movement**. Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, pp. 238-261, 1990.
- GBIF. **GBIF Home Page**, 2022. Disponível em <<https://www.gbif.org>> Acesso em: 24 de junho de 2022.

- GRUBB, P.; JACKSON, R. **The adaptive value of young leaves being tightly folded or rolled on monocotyledons in tropical lowland rain forest: a hypothesis in two parts.** *Plant Ecology*, Vol. 192, pp. 317-327, 2007.
- HAMBLIN, K. H. **21 of the most stunning species of prayer plants to grow at home.** *Gardener's Path*, 2020. Disponível em <<https://gardenerspath.com/plants/houseplants/best-prayer-plants/>>. Acesso em: 23 de junho de 2022.
- HERBERT, T. **Geometry of heliotropic and nyctinastic leaf movements.** *American Journal of Botany*, Vol. 79, No. 5, pp. 547-555, 1992.
- HERBERT T. J.; LARSEN P. B. **Leaf movement in *Calathea lutea* (Marantaceae).** *Oecologia*, No. 67, pp. 238-243, 1985.
- HERRERO-HUERTA *et al.* **Leaf movements of indoor plants monitored by terrestrial LiDAR.** *Frontiers in Plant Science*. Vol. 9, No. 189, 2018.
- HILL B.S.; FINDLAY G.P. **The power of movement in plants: the role of osmotic machines.** Cambridge University Press, March 2009.
- HORACE F.; HUBBARD J. **The Hawai'i Garden: tropical shrubs.** EUA: University of Hawaii Press, 1977.
- JUDD *et al.* **Planta systematics: a phylogenetic approach.** USA: Sinauer, 1999.
- KARVE, A *et al.* **Photomorphogenic regulation of reproductive development in groundnut and the significance of nyctinastic leaf movements.** *New Phytologist*, Vol. 96, pp 535-543, 1984.
- LORENZI, H. **Plantas para jardim no Brasil: herbáceas, arbustivas e trepadeiras.** 2 ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum, 2015.
- MANO, H.; HASEBE, M. **Rapid movements in plants.** *Journal of Plant Research*, Vol. 134, pp. 3-17, 2021.
- MINORSKY, P.V. **The functions of foliar nyctinasty: a review and hypothesis.** *Biological Reviews*, Vol. 94, pp. 216-229, 2019.
- MUTHERT, L.W.F. *et al.* **Root tropisms: investigations on earth and in space to unravel plant growth direction.** *Frontiers in Plant Science*, 2020.
- PEDMALE, U.V.; CELAYA, R.B.; LISCUMA E. **Phototropism: mechanism and outcomes.** *The Arabidopsis Book*, 2010.
- PETERSEN, O.G. (1890) **Marantaceae.** *In: Martius, C.F.P. von, Eichler, A.W. & Urban, I. (Eds.) Flora Brasiliensis enumeratio plantarum in Brasilia hactenus detectarum quas suis aliorumque botanicorum studiis descriptas et methodo naturali digestas partim icone illustratas.* Vol. 3, pt. 3. Lipsiae [Leipzig] apud Frid. Fleischer in Comm., Monachii [Munich], pp. 81–172.

- PRINCE, L.M.; KRESS, W.J. **Phylogeny and biogeography of the prayer plant family: Getting to the root problem in Marantaceae.** *Aliso*, Vol. 22, pp. 645-659, 2006.
- ROSQUETE, M. R.; KLEIN-VEHN, J. **Halotropism: turning down the salty date.** *Current Biology*, Vol 23, no 20, pp. 927-929, 2013.
- SANDALIO, L.M; RODRÍGUEZ-SERRANO, M.; ROMERO-PUERTAS, M.C. **Leaf epinasty and auxin: a biochemical and molecular overview.** *Plant Science*, Vol. 253, pp. 187-193, 2016.
- SATTER, R.L. **Leaf movements: an overview of the field.** *In: R. L. Satter, H.L. Gorton and T.C. Vogelmann (Ed.) The pulvinus: motor organ for leaf movement.* Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, pp.1-9, 1990.
- SATTER, R.; GORDON, H.; VOGELMANN, T. **The pulvinus: motor organ for leaf movement.** Vol. 3, Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, 1990.
- SCHWINTZER, C. **Energy budgets and temperatures of nyctinastic leaves on freezing nights.** *Plant Physiology*, Vol. 48, pp. 203-207, 1971.
- SILVEIRA, E. **Engrenagens do tempo: Biólogos do Brasil e da Inglaterra detalham a composição e o funcionamento do relógio biológico das plantas.** 2008. Disponível em: <<https://revistapesquisa.fapesp.br/engrenagens-do-tempo/>>. Acesso em: 05 de março de 2023.
- SOUZA, D.C. *et al.* **Conservação pós-colheita de araruta em função da temperatura de armazenamento.** *Magistra*, Cruz das Almas – BA, Vol. 28, pp. 403-410, 2016.
- STEPHEN, A.; DSOUSA, A. D. **Photomorphogenesis, a light-mediated development.** *In: KADAM, S. Emerging trends in life sciences.* India: Scieng Publications, pp. 125-134, 2022.
- TAIZ L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I.M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal.** 6 ed. Porto Alegre: Artmed, 2017.
- UEDA, M.; NAKAMURA, Y. **Chemical basis of plant leaf movement.** *Plant Cell Physiology*, Vol. 48, No. 7, pp. 900-902, 2007.
- UEDA. M.; YAMAMURA S. **Chemistry and biology of plant leaf movements.** *Angewandte Chemie International Edition*, No. 39. pp. 1400-1414, 2000.
- UEDA M. *et al.*, **Plant nyctinastic - who will decode the ‘Rosetta Stone’?** *New Phytologist*, No. 223, pp. 107-112, 2019.
- VOLKOV, A.G. **Mimosa pudica: Electrical and mechanical stimulation of plant movements.** *Plant, Cell and Environment*, Vol. 33, pp. 163-173, 2010.

WETHERELL D. **Leaf movements in plants without pulvini.** In: **R. L. Satter, H.L. Gorton and T.C. Vogelmann (Ed.) The pulvinus: motor organ for leaf movement.** Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, pp. 72-78, 1990.

YIN, H. C. **Studies on the nyctinastic movement of the leaves of *Carica papaya*.** American Journal of Botany, Vol. 28, No. 3, pp. 250-261, 1941.