

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta dissertação
será disponibilizado somente a partir
de 31/08/2022.

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

MICROMORFOLOGIA E ANATOMIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *GOEPPERTIA*
NEES (MARANTACEAE) DA MATA ATLÂNTICA: CARACTERIZAÇÃO E
IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

GISELLE BEZERRA DE ARAÚJO

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Rio Claro – SP
2020

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)

MICROMORFOLOGIA E ANATOMIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *GOEPPERTIA*
NEES (MARANTACEAE) DA MATA ATLÂNTICA: CARACTERIZAÇÃO E
IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

GISELLE BEZERRA DE ARAÚJO

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Ike Coan
Coorientadora: Dra. Mariana Naomi Saka

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

A663m Araújo, Giselle Bezerra de
Micromorfologia e anatomia foliar de espécies de *Goepertia* Nees (Marantaceae) da Mata Atlântica: caracterização e implicações taxonômicas / Giselle Bezerra de Araújo. -- Rio Claro, 2020
61 f. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Alessandra Ike Coan
Coorientadora: Mariana Naomi Saka

1. Anatomia vegetal. 2. Botânica. 3. Monocotiledônea. 4. Marantaceae. 5. Zingiberales. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: MICROMORFOLOGIA E ANATOMIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE GOEPPERTIA NEES (MARANTACEAE) DA MATA ATLÂNTICA: CARACTERIZAÇÃO E IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

AUTORA: GISELLE BEZERRA DE ARAÚJO

ORIENTADORA: ALESSANDRA IKE COAN

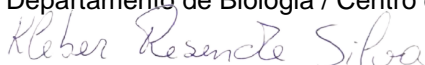
COORIENTADORA: MARIANA NAOMI SAKA

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), área: Biologia Vegetal pela Comissão Examinadora:



Profª. Drª. ALESSANDRA IKE COAN
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Profª. Dra. DANIELA GUIMARÃES SIMÃO 
Departamento de Biologia / Centro de Ciências Naturais e Exatas / Universidade Federal de Santa Maria - RS


Pós-Doutorando KLEBER RESENDE SILVA
Centro de Energia Nuclear na Agricultura / CENA | Universidade de São Paulo – USP

Rio Claro, 31 de agosto de 2020

Agradecimentos

A Deus, por sempre guiar meus passos e por me dar sabedoria e força para seguir em frente.

Aos meus pais, Francisco e Maria do Socorro, por tudo que fizeram por mim. Minha gratidão será eterna, assim como meu amor por vocês.

A Profa. Dra. Alessandra Ike Coan, por quem tenho grande admiração, sou muito grata pelos ensinamentos, pelo respeito e generosidade durante este esse tempo que fui sua aluna. Muito obrigada por tudo! Agradeço também a Dra. Mariana Naomi Saka, pela oportunidade de aprender um pouco sobre o mundo das marantáceas.

Aos meus colegas do laboratório de Morfologia e Anatomia vegetal pela convivência, todos sempre prestativos e dispostos a ajudar, assim como os funcionários.

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela bolsa de mestrado concedida (processo n. 130356/2018-2), essencial para o desenvolvimento deste trabalho.

A todos os funcionários e professores da UNESP (Universidade Estadual Paulista – Câmpus de Rio Claro), pela transmissão de conhecimento e experiências, fundamentais para a minha formação.

A minha família e amigos, em especial ao Ricardo, por todo apoio e carinho durante este período e por ajudar na realização de mais um sonho.

Dedico este trabalho aos meus pais, Francisco e Maria do Socorro.

RESUMO

Goepertia é o gênero mais diverso de Marantaceae e compreende ca. 250 espécies, previamente incluídas em *Calathea*. Pelo fato das classificações infragenéricas de *Goepertia* ainda não terem sido publicadas, os seus grupos informais refletem os seis clados propostos em sua filogenia molecular e as divisões taxonômicas de *Calathea*. O clado “Breviscapus” é o mais heterogêneo morfológicamente e reúne cerca de 70 espécies, com elevada representatividade na Mata Atlântica. Considerando o grande número de espécies e a diversidade do gênero *Goepertia*, bem como a variabilidade encontrada no clado “Breviscapus” e a importância do levantamento de caracteres anatômicos foliares, o objetivo deste estudo é descrever a micromorfologia e anatomia foliar das espécies de *Goepertia* ocorrentes na Mata Atlântica, caracterizando-as e discutindo possíveis implicações taxonômicas para o gênero. Para o levantamento e análise dos caracteres, foram utilizadas técnicas usuais de microscopias eletrônica de varredura e de luz. Foram analisadas dezenove espécies, sendo dezessete endêmicas da Mata Atlântica – ca. 40% da diversidade de espécies nessa formação. Dos 131 caracteres micromorfológicos e anatômicos foliares analisados, 80 são homogêneos entre os táxons estudados, independente se exclusivos da Mata Atlântica ou ocorrentes no Cerrado. Os demais caracteres variaram, podendo ser úteis na caracterização específica, como: tricomas malpighiáceos na face abaxial da lâmina foliar de *G. fatimae*; células papilosas na face adaxial da lâmina foliar de *G. zebrina*; bordo foliar obtuso de *G. bachemiana*; formato convexo-convexo da nervura central de *G. applicata*; células com parede periclinal externa convexa em ambas as faces do pulvino de *G. zebrina*; formato côncavo-convexo com expansões laterais no pecíolo de *G. applicata*; hipoderme adaxial bisseriada e cilindro vascular delimitado por calota contínua de fibras, com estegmatas, no pecíolo de *G. bachemiana*. Os resultados levantados são importantes para o conhecimento anatômico das espécies de *Goepertia* na Mata Atlântica, bem como para o gênero como um todo em Marantaceae.

Palavras-chave: *Calathea*, epiderme, pecíolo, pulvino, taxonomia, Zingiberales.

ABSTRACT

Goepertia is the most diverse genus of Marantaceae and comprises about 250 species, previously included in *Calathea*. As *Goepertia*'s infrageneric classifications have not been published, its informal groups still reflect the six clades proposed in its molecular phylogeny and the taxonomic divisions of *Calathea*. The “Breviscapus” clade is the most heterogeneous morphologically and includes about 70 species, with high representativeness in the Atlantic Forest species of the Atlantic Forest. Considering the large number of species and the diversity of the genus *Goepertia*, as well as the variability found in the “Breviscapus” clade and the importance of surveying leaf anatomical characters, the present study aims to describe the leaf micromorphology and anatomy of species of *Goepertia* occurring in the Atlantic Forest, characterizing them and discussing possible taxonomic implications for the genus. For the evaluation and analysis of characters, usual techniques of both scanning electron and light microscopies were used. Nineteen species were analyzed, seventeen of which endemic to the Atlantic Forest – about 40% of the species diversity in this formation. Of the 131 leaf micromorphological and anatomical characteristics analyzed, 80 were homogeneous among the taxa studied, regardless of whether they were exclusive to the Atlantic Forest or the Cerrado. The other characters varied and may be useful in specific characterization, such as malpighiaceous trichomes on abaxial leaf surface of *G. fatimae*; papillose epidermal cells on adaxial leaf surface of *G. zebrina*; obtuse leaf margin in *G. bachemiana*; convex-convex shape of midrib of *G. applicata*; cells with convex outer periclinal wall on both surfaces of pulvinus of *G. zebrina*; concave-convex shape with lateral expansions of petiole of *G. applicata*; biseriate hypodermis on adaxial leaf surface and vascular cylinder with a continuous cylinder of fibers, with stegmata, on petiole of *G. bachemiana*. The results obtained are important for the anatomical knowledge of *Goepertia* species in the Atlantic Forest, as well as for the genus as a whole in Marantaceae.

Keywords: *Calathea*, epidermis, petiole, pulvinus, taxonomy, Zingiberales.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	7
MATERIAL E MÉTODOS	11
a) Material.....	11
b) Metodologia.....	12
RESULTADOS.....	21
1. Lâmina.....	21
1a) Micromorfologia.....	21
1b) Anatomia	24
2. Pulvino.....	30
3. Pecíolo	33
DISCUSSÃO	39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	53
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	61

INTRODUÇÃO

Dentre as angiospermas, as monocotiledôneas destacam-se por ser um grupo morfológicamente diverso com cerca de 60100 espécies inseridas em 77 famílias e 11 ordens: Acorales Mart., Alismatales R.Br. ex Bercht. & J.Presl, Arecales Bromhead, Asparagales Link, Commelinales Mirb. ex Bercht. & J.Presl, Dioscoreales Mart., Liliales Perleb, Pandanales R.Br. ex Bercht. & J.Presl, Petrosaviales Takht., Poales Small e Zingiberales Griseb. (Hertweck et al. 2015; APG IV 2016; Stevens 2017). Arecales, Commelinales, Poales e Zingiberales formam um clado informalmente denominado de “commelinídeas”, cujas relações internas são consideradas de difícil elucidação, apesar do seu alto suporte como monofilético (Givnish et al. 1999; Davis et al. 2004; Chase et al. 2006; Barrett et al. 2013; Hertweck et al. 2015).

Nas “commelinídeas”, as Zingiberales são reconhecidas como um grupo natural (Kress 1990; Kress et al. 2001) e compreendem cerca de 2200 espécies distribuídas em oito famílias restritas às regiões tropicais (Stevens 2017): Cannaceae Juss., Costaceae Nakai, Heliconiaceae Nakai, Lowiaceae Ridl., Marantaceae R.Br., Musaceae Juss., Strelitziaceae Hutch. e Zingiberaceae Martinov (Kress et al. 2001; APG IV 2016). Dentre essas famílias, Marantaceae se destaca como a segunda mais rica, com cerca de 30 gêneros e 550 espécies (Stevens 2017), e uma das mais derivadas da ordem (Kennedy 1978; Kress 1990; Suárez e Galeano 1996). A maior diversidade da família, cerca de 450 espécies, está concentrada nos Neotrópicos (Borchsenius et al. 2012), região que abriga uma das maiores biodiversidades do planeta (Dahlgren et al. 1985; Kennedy et al. 1988; Myers et al. 2000).

Marantaceae é composta por ervas terrestres e rizomatosas, com crescimento monopodial ou simpodial, e folhas divididas em bainha, pecíolo (sendo que estes dois primeiros podem estar ausentes), pulvino e lâmina, com filotaxia dística ou espiralada (Andersson 1998). As características reprodutivas são bastante importantes na delimitação dos

gêneros e, também, bastante variáveis, especialmente: as inflorescências, que são terminais ou laterais, normalmente complexas de acordo com o arranjo das brácteas que podem ser dísticas ou espiraladas e precedem címulas compostas por uma ou duas flores, com um perfilo dorsal, um interfilo ventral e bractéola(s) mediana(s); o androceu, composto por dois verticilos – o externo, raramente ausente, que está modificado em um ou dois estaminódios petaloides, e o interno, composto por dois estaminódios modificados e um estame, cuja antera tem apenas uma teca fértil; e o ovário, com os três ou apenas um lóculo fértil, uniovulado(s) (Andersson 1998).

As sinapomorfias que segregam as Marantaceae das demais Zingiberales são a lâmina foliar com nervuras transversais paralelas que se conectam às nervuras secundárias sigmóides, a presença de pulvino nas folhas, e a morfologia floral complexa, com androceu modificado em estaminódios e número de óvulos reduzidos (Kennedy 1978; Kress 1990).

Atualmente, os representantes de Marantaceae estão agrupados em cinco clados: “Calathea”, “Donax”, “Maranta”, “Sarcophrynium” e “Stachyphrynium” + três gêneros de afinidade incerta (Andersson e Chase 2001; Prince e Kress 2006). O clado “Calathea” é o mais diverso, compreendendo cinco gêneros e cerca de 370 espécies distribuídas nos Neotrópicos, com maior diversidade no noroeste da América do Sul (Borchsenius et al. 2012). Dentre os gêneros do clado, *Goepertia* Nees é o mais rico, com cerca de 250 espécies distribuídas do México ao sul da América do Sul (Borchsenius et al. 2012; Govaerts e Kennedy 2006), e foi ressurgido e circunscrito para abrigar a maior parte das espécies do gênero parafilético *Calathea* G.Mey. (Borchsenius et al. 2012). As espécies de *Goepertia* são ervas de crescimento monopodial ou simpodial, cujas folhas apresentam diversidade de variação foliar; as inflorescências podem ser terminais ou originadas de um nó separado no rizoma, com brácteas espiraladas, sendo as apicais muitas vezes estéreis; cada bráctea porta duas a várias címulas de duas flores e essas possuem apenas um (ou raramente nenhum) estaminódio externo, e ovário com três lóculos férteis (Borchsenius et al. 2012).

A análise filogenética de *Goepertia* (Borchsenius et al. 2012) resultou em seis clados: “Breviscapus”, “Comosae”, “Microcephalum”, “Ornata”, “Scapifoliae” e “Straminea”, considerados como grupos informais. Um tratamento taxonômico que proponha categorias infragenéricas para *Goepertia* ainda não é conhecido, ainda que os grupos informais reflitam a classificação proposta por Kennedy et al. (1988) para *Calathea*, exceto pelo clado “Breviscapus”.

O clado “Breviscapus” (Borchsenius et al. 2012) é morfologicamente heterogêneo e inclui espécies anteriormente classificadas em diferentes seções de *Calathea* (Borchsenius et al. 2012). Na filogenia molecular de *Goepertia* (Borchsenius et al. 2012) foram incluídas, principalmente, espécies amazônicas, com pouca amostragem proveniente de outras regiões. Uma análise filogenética recente (Saka et al. em prep.), incluindo espécies de *Goepertia* ocorrentes no Cerrado e Mata Atlântica, indica que o clado “Breviscapus” agrupa quase metade da diversidade do gênero (cerca de 110 espécies, M.N. Saka com. pess.) e que inclui todas as espécies de áreas extra-amazônicas (possivelmente, América Central e México também), além de espécies amazônicas classificadas anteriormente como pertencentes à *Calathea* sect. *Nudiscapae* Petersen (Saka et al. em prep.).

Em suma, o clado “Breviscapus” é composto por espécies previamente classificadas nas seções de *Calathea*: *Monostiche* Benth., *Nudiscapae* Petersen, *Rhizanthae* Petersen, *Scapifolia* Petersen e *Tubispatha* Petersen (senso Petersen 1890). A seção *Monostiche* inclui espécies com flores sem estaminódio externo; *Nudiscapae* inclui aquelas com pedúnculo da inflorescência basal (e agrupa espécies das seções *Breviscapus* e *Microcephalum* de Bentham 1883); *Rhizanthae* compreende as espécies de crescimento simpodial com inflorescências originadas de nó separado no rizoma; *Scapifolia* inclui as espécies com inflorescências caulinares; e *Tubispatha* compreende aquelas com duas brácteas. Desta maneira, devido à sua grande variedade morfológica, estudos que busquem sinapomorfias que possam ser utilizadas no fortalecimento de delimitações infragenéricas em *Goepertia* se fazem necessários,

especialmente aqueles que avaliem aspectos morfológicos e anatômicos.

No Brasil, *Goepertia* compreende 95 espécies (Saka 2020), das quais cerca de 70 pertencem ao clado “*Breviscapus*” e 50 ocorrem na Mata Atlântica (M.N. Saka com. pess.). Dentre as espécies de Mata Atlântica, algumas espécies se agrupam em clados menores que refletem similaridade morfológica (Saka et al. em prep.) como, por exemplo, algumas espécies classificadas em *Calathea* sect. *Rhizanthae*. Essa seção é parafilética, com um grupo ocorrendo na região amazônica, composto por três espécies que constituem o clado “*Straminea*” (senso Borchsenius et al. 2012), e outro composto exclusivamente por espécies da Mata Atlântica.

A folha de Marantaceae compreende as regiões da bainha (que pode ou não estar presente), pecíolo, pulvino e lâmina (Tomlinson 1961a). A lâmina foliar pode apresentar diferentes variações, como a presença de máculas de cores geralmente distintas da lâmina, que é resultante da modificação de características anatômicas como a quantidade de cloroplastos presentes no mesofilo, a ausência de cloroplastos ou sua substituição por xantofila em regiões do mesofilo, organização do parênquima clorofiliano, espessura da lâmina foliar e tamanho das células da hipoderme (Tomlinson 1961a, 1969).

Os dados morfológicos e anatômicos são importantes ferramentas na busca pelo entendimento da evolução e delimitação de espécies e grupos taxonômicos (Endress et al. 2000). Em Marantaceae, Bertrand (1958) considerou importantes para a separação de gêneros os caracteres como: número de camadas de hipoderme nos diferentes níveis da nervura da lâmina, número e disposição das lacunas de ar no mesofilo e distribuição dos feixes de fibras na folha. Tomlinson (1961a) também verificou características exclusivas no nível genérico, como a presença de hipoderme com células de paredes ligeiramente espessadas na lâmina foliar em *Ischnosiphon* Körn. e a presença de células secretoras na hipoderme adaxial da lâmina foliar de *Hypselodelphys* (K.Schum.) Milne-Redh.

Outros aspectos anatômicos foliares de Marantaceae também foram discutidos

posteriormente por Tomlinson (1962, 1969) e Andersson (1998), como a presença de tricomas localizados em depressão na epiderme foliar e com células basais intumescidas, estômatos circundados por células epidérmicas papilosas, feixes vasculares inclinados na região da bainha foliar e da nervura central, e pulvino caracterizado por células oblíquas periféricas. Espírito Santo (1998) e Espírito Santo e Pugialli (1998), ao estudarem indivíduos de ambientes de sombra e de sol da Mata Atlântica dos gêneros *Saranthe* Eichler e *Stromanthe* Sond., verificaram que algumas variações anatômicas, como a quantidade de fibras e o número de camadas e espessura da hipoderme, podem ser interpretadas como uma resposta às condições ambientais em que essas espécies ocorrem (plasticidade fenotípica). Mais recentemente, o estudo anatômico realizado por Albuquerque et al. (2020) relacionou a assimetria da lâmina foliar a características anatômicas e morfológicas, sustentando algumas relações entre os grupos informais neotropicais analisados, onde *Calathea* mostrou-se mais similar a *Goepertia* do que a *Ischnosiphon* e *Monotagma*, sendo os únicos gêneros que não apresentaram essa característica. No entanto, o uso de caracteres anatômicos para caracterizar grupos infragenéricos ou espécies de Marantaceae é pouco explorado, apesar de ser uma ferramenta que potencialmente auxiliaria a elucidar questões taxonômicas pouco resolvidas.

Nesse contexto, o objetivo do presente estudo é descrever a micromorfologia e anatomia foliar das espécies de *Goepertia* ocorrentes na Mata Atlântica, caracterizando-as e discutindo possíveis implicações taxonômicas para o gênero.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS (segundo normas do periódico *Plant Systematics and Evolution*)

Albuquerque ESB (2009) Anatomia foliar de Marantaceae do Brasil. PhD Thesis, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro

Albuquerque ESB, Neves LJ (2004) Anatomia foliar de *Alpinia zerumbet* (Pers.) Burt & Smith (Zingiberaceae). *Acta Bot Brasil* 18(1): 109–121. doi: 10.1590/S0102-33062004000100010

Albuquerque ESB, Braga JMA, Vieira RC (2013) Morphological characterisation of silica phytoliths in Neotropical Marantaceae leaves. *Pl Syst Evol* 299(9): 1659–1670. doi: 10.1007/s00606-013-0823-9

Albuquerque ESB, Tenorio V, Braga JMA, Vieira RC (2020) Anatomy of leaf edges in Marantaceae in the Neotropics: the relationship between vernation and leaf asymmetry and contributions to the systematics of the family. *Bot J Linn Soc* 192(2): 435–448. doi: 10.1093/botlinnean/boz081

Andersson L (1977) The genus *Ischnosiphon* (Marantaceae). *Opera Bot. (Suede)* 43: 1–113.

- Andersson L (1998) Marantaceae. In: Kubitzki K (ed) The families and genera of vascular plants. IV. Flowering plants – monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Springer, Berlin, pp 278–293.
- Andersson L, Chase MW (2001) Phylogeny and classification of Marantaceae. *Bot J Linn Soc* 135: 275–287. doi: 10.1006/bo.j1.2000.0418
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Bot J Linn Soc* 181(1): 1–20. doi: 10.1111/boj.12385
- Barrett CF, Davis JI, Leebens-Mack J, Conran JG, Stevenson DW (2013) Plastid genomes and deep relationships among the commelinid monocot angiosperms. *Cladistics* 29: 65–87. doi: 10.1111/j.1096-0031.2012.00418.x
- Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theisen I, Wilhelmi H (1998) Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Bot J Linn Soc* 126: 237–236. doi: 10.1111/j.1095-8339.1998.tb02529.x
- Bentham G (1883) *Tribus* II. *Maranteae*. In: Bentham G, Hooker JD (eds) *Genera Plantarum – ad exemplaria imprimis in Herbariis Kewensibus servata definita*, vol. 3, pt. 2, L. Reeve & Co., London, pp 649–654. doi: 10.5962/bhl.title.747
- Bertrand L (1958) Contributions à l'étude anatomique des Marantacées africaines. *Bull Inst Etudes Centrafic* 15–16: 99–144.
- Bone RA, Lee DW, Norman JM (1985) Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain-forest shade plants. *App Optics* 24(10): 1408–1412. doi: 10.1364/AO.24.001408
- Borchsenius F, Suárez LSS, Prince LM (2012) Molecular phylogeny and redefined generic limits of *Calathea* (Marantaceae). *Syst Bot* 37(3): 620–635. doi: 10.1600/036364412X648571
- Brañas MM, Pérez CCN, Gómez RZ (2016) Identificación de especies del género *Ischnosiphon* utilizadas por dos comunidades Ticuna del Perú para elaborar sus tejidos tradicionales. *Ciencia Amazónica (Iquitos)* 6(2): 116–123. doi: 10.22386/ca.v6i2.119

- Campbell NA, Stika KM, Morrison GH (1979) Calcium and potassium in the motor organ of the sensitive plant: localization by ion microscopy. *Science* 204(4389), 185–187. doi: 10.1126/science.204.4389.185
- Chase MW, Fay MF, Devey DS, Maurin O, Rønsted N, Davies TJ, Pillon Y, Pertersen G, Seberg O, Tamura MN, Asmussen CB, Hilu K, Borsch T, Davis JI, Stevenson DW, Pires JC, Givnish TJ, Sytsma KJ, McPherson MA, Graham SW, Rai HS (2006) Multigene analyses of monocot relationships: a summary. *Aliso* 22(1): 63–75.
- Ciciarelli MM, Passarelli LM, Roller CH (2017) Caracteres foliares en diez especies neotropicales y argentinas de *Canna* (Cannaceae, Zingiberales). *Bol Soc Argent Bot* 52(1): 89–106.
- Costa FRC, Espinelli FP, Figueredo FOG (2008) Guia de Marantáceas da Reserva Ducke e Rebio Uatumã – Amazônia Central. Áttema Design Editorial Ltda, Manaus
- Dahlgren RMT, Clifford HT, Yeo PF (1985) The families of the monocotyledons - structure, evolution, and taxonomy. Springer-Verlag, Berlin
- Davis JI, Stevenson DW, Petersen G, Seberg O, Campbell LM, Freudenstein JV, Goldman DH, Hardy CR, Michelangeli FA, Simmons MP, Specht CD, Vergara-Silva F, Gandolfo M (2004) A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. *Syst Bot* 29(3): 467–510. doi: 10.1600/0363644041744365
- Ehleringer JR, Forseth IN (1989) Diurnal leaf movements and productivity in canopies. In: Russell G, Marshall B, Jarvis PG (eds) *Plant canopies: their growth, form and function*, Cambridge Univ Press, Cambridge, pp 129–142
- Endress PK, Baas P, Gregory M (2000) Systematic plant morphology and anatomy: 50 years of progress. *Taxon* 49(3): 401–434. doi: 10.2307/1224342

- Espírito Santo A (1998) Anatomia foliar comparada entre indivíduos de sol e de sombra de *Saranthe eichleri* Petersen (Marantaceae) em dois ambientes distintos na Mata Atlântica. MSc Dissertation, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro
- Espírito Santo A, Pugialli HRL (1998) Estudo da plasticidade anatômica foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J.M.A. Braga (Marantaceae) em dois ambientes de Mata Atlântica. *Rodriguésia* 50(76–77): 107–122. doi: 10.1590/2175-78601998199950767707
- Forzza RC (2007) Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Marantaceae. *Rodriguésia* 58(3): 533–543.
- Givnish TJ, Evans TM, Pires JC, Sytsma KJ (1999) Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Molec Phylogen Evol* 12(3): 360–385. doi: 10.1006/mpev.1999.0601
- Govaerts R, Kennedy H (2006) World Checklist of Marantaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em: <http://wcsp.science.kew.org/>, Acesso 05 Abril 2020
- Govindarajulu E (1968) Further contribution to the anatomy of the Marantaceae: *Schumannianthus virgatus* (Roxb.) Rolfe. *Proc Indian Acad Sci B* 68(5): 250–260.
- Grignon N, Touraine B, Grignon C (1992) Internal phloem in the pulvinus of soybean plants. *Amer J Bot* 79(3): 265–274. doi: 10.1002/j.1537-2197.1992.tb14547.x
- Haberlandt G (1914) *Physiological Plant Anatomy*. MacMillan and Co. Limited, London
- Herbert TJ (1984) Axial rotation of *Erythrina herbacea* leaflets. *Amer J Bot* 71(1): 76–79. doi: 10.1002/j.1537-2197.1984.tb12487.x
- Herbert TJ, Larsen PB (1985) Leaf movement in *Calathea lutea* (Marantaceae). *Oecologia* 67(2): 238–243. doi: 10.1007/BF00384292
- Hertweck KL, Kinney MS, Stuart SA, Maurin O, Mathews S, Chase MW, Gandolfo MA, Pires JC (2015) Phylogenetics, divergence times and diversification from three genomic partitions in monocots. *Bot J Linn Soc* 178(3): 375–393. doi: 10.1111/boj.12260
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York

- Kaiser E (1880) Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. Bot Zentralbl 180: 25–26.
- Kennedy H (1978) Systematics and pollination of the “closed-flowered” species of *Calathea* (Marantaceae). Univ Calif Publ Bot 71: 1–90.
- Kennedy H, Andersson L, Hagberg M (1988) Marantaceae. In: Harling G, Andersson L (eds) Flora of Ecuador, vol. 32, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, pp 11–188
- Koch K, Bhushan B, Barthlott W (2008) Diversity of structure, morphology and wetting of plant surfaces. Soft Matter 4(10): 1943–1963. doi: 10.1039/b804854a
- Kress WJ (1990) The phylogeny and classification of the Zingiberales. Ann Missouri Bot Gard 77(4): 698–721. doi: 10.2307/2399669
- Kress WJ, Prince LM, Hahn WJ, Zimmer EA (2001) Unraveling the evolutionary radiation of the families of the Zingiberales using morphological and molecular evidence. Syst Biol 50(6): 926–944. doi: 10.1080/106351501753462885
- Lee DW, Graham R (1986) Leaf optical properties of rainforest sun and extreme shade plants. Amer J Bot 73(8): 1100–1108. doi: 10.1002/j.1537-2197.1986.tb08557.x
- Lindorf H (1980) Estructura foliar de quince Monocotiledoneas de sombra del bosque nublado de Rancho Grande: I. Bifaciales: Araceae, Marantaceae y Musaceae. Mem Soc Ci Nat La Salle 40(113): 19–72.
- Madison M (1977) Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features. Selbyana 2(1): 1–13.
- Metcalf CR (1963) Comparative anatomy as a modern Botanical discipline: with special reference to recent advances in the systematic anatomy of monocotyledons. In: Preston RD (ed) Advances in Botanical Research, vol. 1, Academic Press, London, pp 101–147
- Metcalf CR, Chalk L (1988) Anatomy of the Dicotyledons – leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses, vol. I, Clarendon Press, Oxford

- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858. doi: 10.1038/35002501
- Nakazono, E. M., & Piedade, M. T. F. (2004) Biologia e ecologia do arumã, *Ischnosiphon polyphyllus* (Marantaceae), no arquipélago de Anavilhanas, Rio Negro, Amazônia Central. *Brazil J Bot* 27(3), 421–428. doi: 10.1590/S0100-84042004000300003
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME (1965) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 367–373.
- Petersen OG (1890) Marantaceae. In: von Martius CF, Urban I (eds.) *Flora Brasiliensis*, vol. 3, pt 3, Monachii, Leipzig, pp 81–172
- Prince LM, Kress WJ (2006) Phylogenetic relationships and classification in Marantaceae: insights from plastid DNA sequence data. *Taxon* 55(2): 281–296. doi: 10.2307/25065578
- Prychid CJ, Rudall PJ, Gregory M (2004) Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *Bot Rev (Lancaster)* 69(4): 377–440. doi: 10.1663/0006-8101(2004)069[0377:SABOSB]2.0.CO;2
- Pyykkö M (1966) The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Ann Bot Fenn* 3(4): 453–622.
- Rodrigues TM, Machado SR (2006) Anatomia comparada do pulvino primário de leguminosas com diferentes velocidades de movimento foliar. *Brazil J Bot* 29(4), 709–720. doi: 10.1590/S0100-84042006000400020
- Roeser KR (1962) Die Nadel der Schwarzkiefer-Massenprodukt und Kunstwert der Naturen. *Mikrokosmos* 61: 33–36.
- Rundel PW, Sharifi MR, Gibson AC, Esler KJ (1998) Structural and physiological adaptation to light environments in neotropical *Heliconia* (Heliconiaceae). *J Trop Ecol* 14(6): 789–801. doi: 10.1017/S0266467498000571

- Saka MN (2016) Revisão taxonômica e análises filogenéticas das espécies extra-amazônicas de *Goepertia* Nees, clado Breviscapus (Marantaceae). PhD Thesis, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro
- Saka MN (2020) *Goepertia*. In: Flora do Brasil 2020 em construção, Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB137778>, Acesso 05 Abril 2020
- Saka MN, Figueiredo FOG, Lombardi JA, Borchsenius, FA (em prep.) High diversity of *Goepertia* (Marantaceae) in the Atlantic Forest explained by rapid diversification after assembly of Cerrado. *Molec Phylogen Evol*
- Satter RL (1990) Leaf movements: an overview of the field. In: Satter RL, Gorton HL, Vogelmann, TC (eds) *The pulvinus: motor organ for leaf movement*, American Society of Plant Physiologists, Rockville, pp. 1–9
- Simão DG, Scatena VL (2001) Morphology and anatomy in *Heliconia angusta* Vell. and *H. velloziana* L. Emygd. (Zingiberales: Heliconiaceae) from the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Brazil J Bot* 24(4): 415–424. doi: 10.1590/S0100-84042001000400007
- Simão DG, Scatena VL (2004) Morfoanatomia das brácteas em *Heliconia* (Heliconiaceae) ocorrentes no Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Bot Brasil* 18(2): 261–270. doi: 10.1590/S0102-33062004000200006
- Skutch AF (1930) Unrolling of leaves of *Musa sapientum* and some related plants and their reactions to environmental aridity. *Bot Gaz (London)* 90(4): 337–365. doi: 10.1086/334109
- Stevens PF (2017) Angiosperm Phylogeny Website. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>, Acesso 8 Janeiro 2020
- Suárez S, Galeano G (1996) Las marantáceas de la región de Aracucara. *Tropenbos, Colombia*
- Thiers B (2020) Index Herbariorum. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>, Acesso 05 Abril 2020

- Tomlinson PB (1956) Studies in the systematic anatomy of the Zingiberaceae. *Bot J Linn Soc* 55(361): 547–559. doi: 10.1111/j.1095-8339.1956.tb00023.x
- Tomlinson PB (1959) An anatomical approach to the classification of the Musaceae. *Bot J Linn Soc* 55(364): 779–809. doi: 10.1111/j.1095-8339.1959.tb00040.x
- Tomlinson PB (1961a) Morphological and anatomical characteristics of the Marantaceae. *Bot J Linn Soc* 58(370): 55–78. doi: 10.1111/j.1095-8339.1961.tb01080.x
- Tomlinson PB (1961b) The anatomy of *Canna*. *Bot J Linn Soc* 56(368): 467–473. doi: 10.1111/j.1095-8339.1961.tb02541.x
- Tomlinson PB (1962) Phylogeny of the Scitamineae – morphological and anatomical considerations. *Evolution* 16(2): 192–213. doi: 10.2307/2406197
- Tomlinson PB (1969) Commelinales-Zingiberales. In: Metcalfe CR (ed) *Anatomy of the monocotyledons*, vol 3, Clarendon Press, Oxford, pp 341–359.
- Triplett JK, Kirchoff BK (1991) Lamina architecture and anatomy in the Heliconiaceae and Musaceae (Zingiberales). *Canad J Bot* 69(4): 887–900. doi: 10.1139/b91-115
- Turgut, R, Kadioglu, A (1998) The effect of drought, temperature and irradiation on leaf rolling in *Ctenanthe setosa*. *Biol Pl* 41(4): 629–633. doi: 10.1023/A:1001817105685
- Uliana VLCR (1999) Morfo-anatomia de espécies de Marantaceae do Núcleo Picinguaba, Ubatuba, SP. MSc Dissertation, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro
- Vieira RC, Machado RD (1992) Superfície foliar de *Bauhinia radiata* Vell. em dois ambientes. *Hoehnea* 19(1/2): 111–116.
- Wilkinson HP (1979) The plant surface (mainly leaf). In: Metcalfe CR, Chalk L (eds) *Anatomy of the dicotyledons*, vol. 1, 2nd ed, Clarendon Press, Oxford, pp 97–165.
- Wylie RB (1943) The role of the epidermis in foliar organization and its relations to the minor venation. *Amer J Bot* 30(4): 273–280. doi: 10.2307/2437454

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As espécies de Mata Atlântica aqui estudadas apresentaram algumas características micromorfológicas e anatômicas foliares comuns às espécies de ambientes úmidos, como: cutícula delgada, células epidérmicas com parede periclinal externa convexa e paredes anticlinais sinuosas, estômatos no mesmo nível ou levemente acima das demais células epidérmicas e mesofilo dorsiventral; porém, essas características também foram encontradas nas duas espécies de Cerrado aqui analisadas, o que não permite a relação dos caracteres ao ambiente de ocorrência das espécies, podendo ser, portanto, características conservativas com algum valor taxonômico para o gênero. A adição de mais espécies de Cerrado, bem como de outras pertencentes a outros biomas brasileiros, como Caatinga e Amazônia, poderia auxiliar a determinar a existência ou não dessas características ambientais. Além disso, alguns caracteres observados foram úteis na delimitação específica de algumas espécies aqui estudadas.

Os resultados aqui encontrados são relevantes para o conhecimento anatômico das espécies de *Goepertia* na Mata Atlântica, uma vez que as espécies estudadas compreendem cerca de 40% do gênero neste bioma, bem como para o conhecimento anatômico do gênero. Esse conjunto de dados foliares pode ser útil em tratamentos sistemáticos infragenéricos futuros, uma vez que foram observadas características exclusivas a algumas espécies e o gênero ainda carece de um tratamento consistente.