

Determinação da área foliar específica de diferentes espécies de três fitofisionomias do Pantanal Sul

Determination of the specific leaf area of different species of three physiognomies of the South Pantanal

Kaio Vinicius Lira da Silva Bastos^{1(*)}

Juliano Van Melis²

Andrea Nunes Vaz Pedroso³

Anderson Luiz dos Santos⁴

Nelson Menolli⁵

Resumo

Diferentes estratégias adaptativas são observadas nas plantas em resposta às variações ambientais e a determinação da área foliar específica (SLA) pode ser um parâmetro evidenciar tais estratégias. O objetivo deste estudo foi determinar a SLA em três fitofisionomias (Cerradão, Mata Ciliar e Paratudal) do Pantanal Sul, Corumbá – MS, a fim de relacionar a plasticidade foliar e os ambientes. Análises estatísticas apontaram diferenças significativas entre os valores de SLA dos ambientes e também para as famílias e morfoespécies comuns às áreas de estudo. O presente trabalho evidencia que diferentes padrões morfológicos são estratégias observadas em resposta às variações ambientais e ecológicas.

Palavras-chave: fotossíntese. plasticidade fenotípica. SLA. traços funcionais.

Abstract

Different adaptive strategies are observed in plants because of environmental variations and the determination of the specific leaf area (SLA) could be a parameter to evidence that strategy. The aim of this study was to determine the SLA from three physiognomies (“Cerradão”, “Mata Ciliar” e “Paratudal”) of the South Pantanal, Corumbá – MS to correlate the environment and the leaf plasticity. Statistical analysis showed significant differences between the three areas and also between the families and morphospecies common to the selected areas. The present study highlight that morphological patterns are strategies in response to environmental and ecological variations.

Key-words: photosynthesis. phenotypic plasticity. SLA. Functional trait.

-
- 1 Biólogo; Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de São Paulo, Campus São Paulo; Endereço: Rua Pedro Vicente, 625, CEP: ; São Paulo-SP, Brasil; Email: kaio_lb@hotmail.com; (*) Autor para Correspondência;
 - 2 Dr.; Biólogo; Universidade Estadual de Campinas - Unicamp, Professor do IFSP, Câmpus São Paulo, departamento de Ciências da Natureza e Matemática (DCM), Subárea de Biologia; Endereço: Rua Pedro Vicente, 625, CEP: ; São Paulo-SP, Brasil; Email: jvmelis@gmail.com;
 - 3 Dra; Bióloga; Instituto de Botânica (IBt), Professora do FSP, Câmpus São Paulo, departamento de Ciências da Natureza e Matemática (DCM), Subárea de Biologia; Endereço: Rua Pedro Vicente, 625, CEP: ; São Paulo-SP, Brasil; Email: pvnunes@gmail.com
 - 4 Msc.; Biólogo; Professor da Escola de Botânica de São Paulo, Avenida Angélica, 501, CEP: ; São Paulo-SP, Brasil; Email: anderson@escoladebotanica.com.br
 - 5 Dr.; Biólogo; Professor do FSP, Câmpus São Paulo, departamento de Ciências da Natureza e Matemática (DCM), Subárea de Biologia; Endereço: Rua Pedro Vicente, 625, CEP: ; São Paulo-SP, Brasil; Email: menolli@yahoo.com.br

Recebido para publicação em 23/12/2018 e aceito em 25/11/2020

Introdução

O Pantanal é uma das maiores planícies alagáveis do planeta, inundada pela bacia Alto do Paraguai e localizada na região centro-oeste do Brasil, com aproximadamente 150.355 km² (CAMINHA, 2012; IBGE, 2004) distribuídos pelos estados brasileiros de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul, além dos países de fronteira Bolívia e Paraguai (CARDOSO *et al.*, 2011; POTT; POTT, 2002; SALOMÃO *et al.*, 2008; SILVA, *et al.*, 1998).

O Pantanal apresenta o clima tropical úmido, com estação seca no inverno, temperatura média anual superior a 18°C e períodos chuvosos no verão (BATTILANI; SCREMIN-DIAS; SOUZA, 2005; PEREIRA; CHÁVEZ; SILVA, 2010; SALIS *et al.*, 2006). Devido ao verão chuvoso e ao baixo escoamento hídrico da planície pantaneira, ocorre a inundação típica da região, que é um dos principais fatores modificadores dos processos biológicos e dos fatores abióticos no Pantanal (PEREIRA; CHÁVEZ; SILVA, 2010; SALOMÃO *et al.*, 2008).

As condições hidrológicas, principalmente em áreas inundadas, atuam sobre o solo de modo a influenciar na distribuição e nas concentrações dos minerais disponíveis, pois “além da variação de pH, deve ocorrer uma oscilação no nível nutricional do solo da região” (SOARES; OLIVEIRA, 2009, p. 4). A variação da fertilidade e dos nutrientes corrobora a heterogeneidade da distribuição das fitofisionomias no pantanal, constituindo um mosaico vegetacional, que alterna entre formações lenhosas, savânicas, campestres e florestais (FELFILI *et al.*, 2005; POTT; POTT, 2009; SALIS *et al.*, 2006).

Nessas condições ambientais, a integração entre as fisionomias vegetais e as condições do solo direcionam os processos ecológicos da região (CARDOSO *et al.*, 2011). Devido às variações ambientais, as plantas geralmente apresentam ajustes fisiológicos e morfológicos para compensar a queda no desempenho metabólico, processo denominado aclimação (LAMBERS; PONS; CHAPIN III, 1998).

Dentre os processos de aclimação, a plasticidade fenotípica (SULTAN, 2004), permite a sobrevivência dos seres vivos por meio da expressão de fenótipos mais resistentes aos fatores ambientais e frente a determinada mudança ambiental (SIMON, 2010), conferindo vantagens, como no caso de competição por recursos ambientais e utilização de novos nichos (GUZMÁN; BAKKER; RODRIGUES, 2013).

A determinação da área foliar específica (SLA – do inglês *specific leaf area*), calculada a partir da razão entre área e massa foliar, pode ser um parâmetro para quantificar as estratégias de aclimação, principalmente a alocação diferencial de recursos para fotossíntese realizada em decorrência das condições ambientais (EVANS; POORTER, 2001; GÚZMAN, 2013; PINHEIROS *et al.*, 2006; SULTAN, 2004).

Os valores de SLA podem indicar se os organismos preferencialmente utilizam de alternativas conservativas ou aquisitivas para a utilização dos recursos ambientais (LEMOS *et al.*, 2011). A estratégia utilizada pela planta, conservativa ou aquisitiva, é determinada pelas necessidades e condições ambientais (LEMOS *et al.*, 2011; WRIGHT *et al.*, 2004), redistribuindo os recursos nutricionais e tecidos foliares para que os processos de crescimento, reprodução e defesa sejam mais eficientes na situação de estresse ambiental (LAMBERS; PONS; CHAPIN III, 1998).

Sendo assim, o objetivo deste trabalho foi determinar a SLA de representantes arbóreos de três diferentes fitofisionomias do Pantanal sul do Brasil, junto à Base de Estudos do Pantanal

(BEP) da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (Corumbá – MS), a fim de inferir a correlação entre o ambiente e os valores de SLA das famílias e espécies amostradas.

Materiais e Métodos

Para a realização deste estudo foram determinadas três áreas de fitofisionomias distintas junto à BEP, à margem direita do Rio Miranda, no município de Corumbá – MS.

As três áreas selecionadas (Figura 1) possuem características distintas entre si quanto aos recursos e condições ambientais, principalmente com relação à luminosidade e umidade relativa do ar; sendo aqui denominadas: i) área 1 – Cerradão; ii) área 2 – Mata Ciliar; e iii) área 3 – Paratudal. Para determinação dessas três áreas assumiu-se fisionomia ou fitofisionomia como a região com configuração exterior uniforme da sua vegetação, considerando a estrutura da comunidade vegetal, composição florística e características morfológicas, “sendo identificável pela sua aparência e visualizada pela natureza do agrupamento fitológico” (FREITAS; MAGALHÃES, 2012, p. 7).

Os dados abióticos foram coletados para caracterização das três áreas, incluindo as coordenadas geográficas, a temperatura (C°), a luminosidade (kLux) e a umidade relativa do ar (%). Os dados para a caracterização dos ambientes foram coletados com o auxílio de GPS – do inglês *Global Positioning System* – (modelo eTREX 30, Garmin® LTD.), câmeras fotográficas, estação meteorológica (modelo Slimline BAR988HG, Oregon Scientific® INC.) e luxímetro digital (modelo VC1010A, Victor® Brasil).

Figura 1 – Aspecto fisionômico das três áreas de amostragem: Cerradão, Mata Ciliar e Paratudal. A. Área 2 – interior da Mata ciliar; B. Área 2 – Margem da Mata Ciliar junto ao Rio Miranda; C. Área 1 – Aspecto geral do Cerradão; Área 3 – Paratudal, com destaque para indivíduos arbóreos de *T. aurea* em época de não floração.



Fonte: fotos cedidas por Pâmela Souza de Almeida Santos (2015).

As coletas foram realizadas em triplicata, em três dias subsequentes do mês abril de 2015. Foram selecionadas folhas de indivíduos do estrato arbórea (preferencialmente eudicotiledôneas) de cada uma das três áreas. Nas áreas 1 e 2, foram coletadas cinco folhas maduras de três indivíduos adultos de quatro morfoespécies, totalizando um $n = 360$ folhas. Na área 3 (Paratudal), por conter uma vegetação arbórea monodominante, a amostra foi composta de cinco folhas de três indivíduos de *Tabebuia aurea*, totalizando um $n = 45$.

Além das folhas para determinação da SLA, foram coletados ramos completos para herborização conforme Fidalgo e Bononi (1989) e identificação em nível de família (Souza e Lorenzi 2014, Wanderley, Shepherd e Melhem 2003).

De cada folha coletada foram confeccionados moldes em papel sulfite branco (gramatura 75 g) para determinação da área foliar. Para isso, cada folha teve seu contorno desenhado em uma folha de papel sulfite, o qual foi cortado e pesado na balança de precisão. A partir desses moldes, a área foliar de cada folha amostrada foi estimada a partir da comparação, por análise dimensional, entre a área e massa de uma figura conhecida (no caso um quadrado da folha de papel sulfite de 64 cm² e 0,5 g) e a massa do recorte da imagem com o perímetro da folha (Figura 2), conforme método adaptado de Peixoto, Cruz e Peixoto (2011). Após a confecção dos moldes em sulfite, as folhas foram desidratadas em estufa (70°C) para determinar a massa seca de cada folha em uma balança de precisão. A partir dos dados da área e da massa seca de cada folha foi possível determinar a SLA, calculada por meio da razão entre a área foliar e a massa foliar seca (cm² x g⁻¹).

Figura 2 – Modelo de determinação da área foliar, a partir da comparação do molde foliar e uma figura de área e massa conhecidas.



Fonte: o autor.

O método estatístico adotado para comparação da SLA dos indivíduos de diferentes morfoespécies, de diferentes famílias e entre as três áreas amostradas foi o inferencial, o qual utiliza uma amostra para formulação de inferências de uma dada população (LARSON; FARBER, 2010; REIS *et al.*, 1999). Todos os testes estatísticos foram realizados com o uso de pacotes estatísticos do software livre R (R Development Core Team 2008).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Caracterização abiótica das áreas de estudo

Nos três dias de expedição foram mensurados e obtidos os dados de localização, temperatura, umidade relativa do ar e luminosidade das três áreas de coleta (Tabela 1).

O nível de luminosidade afeta diretamente outros fatores ambientais e, como observado na área 3, a alta irradiância solar foi acompanhada de maior média de temperatura e baixa umidade do ar. A relação do nível de luminosidade com o ambiente é tratada no trabalho de Lima *et al.* (2010), o qual os autores citam a radiação solar como principal fator que altera drasticamente os valores da umidade relativa, temperatura do solo e do ar.

Tabela 1 – Fatores abióticos mensurados nas três áreas de estudo (localização, temperatura, umidade relativa do ar e luminosidade).

	Área 1 (Cerradão)	Área 2 (Mata ciliar)	Área 3 (Paratudal)	
Localização	S 19°34.382'; W 57°01.100'	S 19°34.498'; W 57°00.976'	S 19°33.859'; W 57°01.070'	
Temperatura média	29,9 ± 3,64 °C	29,1 ± 2,85 °C	33,7 ± 6,98 °C	
Umidade relativa do ar	68 ± 9,27 %	69 ± 7,3 %	59 ± 24,53 %	
Luminosidade média (kLux)	4,34	4,04	13,45	

Fonte: o autor.

Como exemplo, a luz ao ser absorvida pelas árvores do dossel, principalmente nas formações florestais, permite uma maior umidade relativa do ar e menores temperaturas (LIMA *et al.*, 2010), como observado na Tabela 1 para as áreas 1 e 2. Devido à influência desses fatores, o estresse ambiental geralmente é maior em fitofisionomias abertas, principalmente formações savânicas como a área 3, devido à baixa umidade do ar, frequência de incêndios, alta temperatura e luminosidade (GUZMÁN; BAKKER; RODRIGUES, 2013).

A radiação luminosa, para as plantas, é um dos fatores ambientais mais importantes (OKAJIMA, 2016) e, nos três ambientes, observamos diferentes quantidades de irradiância (Tabela 1). A competição por luz parece ser um dos mais importantes filtros ambientais (KUNSTLER *et al.*, 2016), principalmente porque os níveis de radiação ativa fotossinteticamente são alterados pela densidade populacional da área (SULTAN, 2010). Em qualquer fitofisionomia, o aspecto fisionômico da vegetação altera a disponibilidade de luz (LIMA *et al.*, 2010).

Composição vegetal

Foram amostrados, nas três áreas, 81 indivíduos, classificados em 22 morfoespécies pertencentes a oito famílias (Tabela 2 e Figura 3). As famílias mais representativas foram Fabaceae (8 spp.), Rubiaceae (5 spp.), Moraceae (2 spp.) e Cecropiaceae (2 spp.).

A presença das famílias Fabaceae e Rubiaceae nas áreas 1 e 2 foi alta, assim como apresentado por Pott *et al.* (2011) na revisão bibliográfica sobre a diversidade florística do Pantanal. De certa forma, este resultado está concordante com a literatura, pois ambas famílias são também cosmopolitas, sendo Fabaceae a família botânica mais representativa no Brasil e Rubiaceae a quarta maior (MENDONÇA *et al.*, 2013; SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003).

Tabela 2 – Táxons amostrados em cada área de coleta.

Táxon	Área 1	Área 2	Área 3
Bignoniaceae (<i>Tabebuia aurea</i>)			X
Cecropiaceae sp. 1		X	
Cecropiaceae sp. 2		X	
Combretaceae		X	
Fabaceae sp. 1	X		
Fabaceae sp. 2	X		
Fabaceae sp. 3	X		
Fabaceae sp. 4	X		
Fabaceae sp. 5	X		
Fabaceae sp. 6		X	
Fabaceae sp. 7		X	
Fabaceae sp. 8		X	
Moraceae sp. 1	X		
Moraceae sp. 2	X		
Rosaceae	X		
Rubiaceae sp. 1 (<i>Psychotria</i> sp.)	X	X	
Rubiaceae sp. 2	X		
Rubiaceae sp. 3		X	
Rubiaceae sp. 4		X	
Rubiaceae sp. 5		X	
Sapindaceae		X	
Não identificado		X	

Fonte: o autor.

A amostragem evidenciada na área 2 está similar ao levantamento florístico realizado também na BEP por Salomão *et al.* (2008). Os autores identificaram Fabaceae, Bignoniaceae e Rubiaceae como sendo as famílias mais representativas na região. No estudo fitossociológico e florístico de Battilani, Scremin-Dias e Souza (2005), na Mata Ciliar marginal ao Rio da Prata, na cidade de Jardim – MS, dentre as famílias mais representativas, novamente Fabaceae estava entre as mais comuns.

Os menores valores relativos de SLA para o ambiente 3 (Paratudal) coincidiram com a alta luminosidade média. A relação de menores valores de SLA em locais de alta incidência luminosa foi previamente apontada por Evans e Poorter (2001), que acompanharam o crescimento inicial de dez espécies vegetais em ambientes controlados, e Souza *et al.* (2007), que estudaram diferentes espécies em fragmento de Cerrado no estado de São Paulo. Hoffmann *et al.* (2005) correlacionaram também os baixos valores de SLA nas fitofisionomias brasileiras com a seca sazonal e alta luminosidade.

A diversidade das espécies encontrada neste estudo, quando comparada a estudos fitossociológicos e florísticos, pode estar relacionada aos fatores físicos locais, à distinção nos

Figura 3 – Aspecto geral em campo ou ramos das morfoespécies coletadas nos três ambientes.

a) Bignoniaceae – *Tabebuia aurea*; b) Cecropiaceae sp. 2 (exsicata); c) Cecropiaceae sp. 1 (ramo); d) Combretaceae sp. 1 (exsicata); e) Fabaceae sp. 1; f) Fabaceae sp. 2; g) Fabaceae sp. 3; h) Fabaceae sp. 4; i) Fabaceae sp. 5 (exsicata); j) Fabaceae sp. 6; k) Fabaceae sp. 7; l) Fabaceae sp. 8 (exsicata); m) Moraceae sp. 1; n) Moraceae sp. 2; o) Rosaceae; p) Rubiaceae – *Psychotria* sp.; q) Rubiaceae sp. 2; r) Rubiaceae sp. 3 (exsicata); s) Rubiaceae sp. 4 (exsicata); t) Rubiaceae sp. 5 (exsicata); u) Sapindaceae sp. 1 (exsicata); v) Não identificada (exsicata).



Fonte: o autor.

métodos de coleta e aos processos de fragmentação, que podem ter permitido a amostragem de algumas espécies dominantes (BATTILANI; SCREMIN-DIAS; SOUZA, 2005).

A baixa quantidade de representantes arbóreos na área 3 é atribuída ao estresse ambiental, desencadeado pela baixa umidade do ar, alta luminosidade e incêndios naturais (GUZMÁN; BAKKER; RODRIGUES, 2013). Além disso, regiões de paratudais geralmente apresentam solo com níveis consideráveis de sais, sendo um dos principais fatores de seleção e baixa diversidade florística na região (SOARES; OLIVEIRA, 2009). *Tabebuia aurea* é uma espécie classificada como pioneira e calcícola, por suportar principalmente altas concentrações cálcio e magnésio e alta luminosidade (SOARES; OLIVEIRA, 2009). Essa capacidade viabiliza sua instalação, desenvolvimento e reprodução em algumas áreas do Pantanal com essas características, fato que contribui para o surgimento das formações monodominantes (DALMAGRO *et al.*, 2016; SOARES; OLIVEIRA, 2009).

Comparação da SLA entre as áreas de estudo

A partir da determinação da SLA das folhas, indivíduos e morfoespécies amostrados, foram obtidos os valores médios para cada área (Figura 4). O teste de normalidade Shapiro-Wilk confirmou a distribuição dos dados e o teste de normalidade evidenciou que os dados gerais dos três ambientes tratavam-se de uma distribuição não-paramétrica. Devido aos dados não apresentarem os requisitos para os testes paramétricos (distribuição normal), as análises estatísticas subsequentes foram testes para dados não-paramétricos.

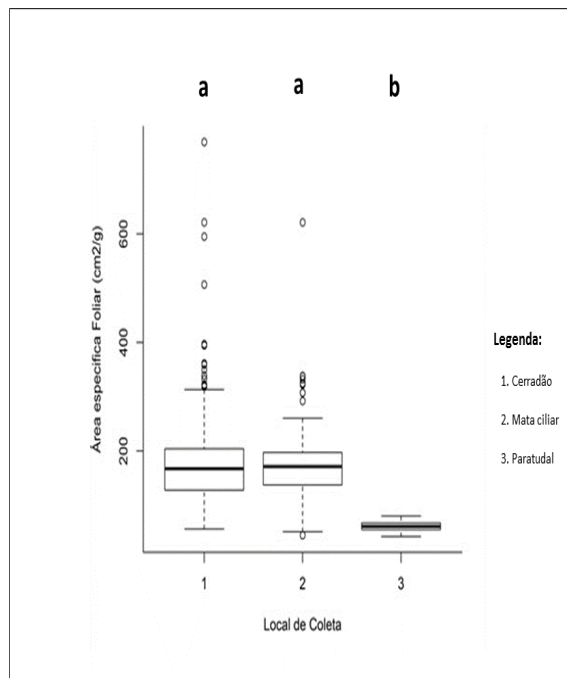
O teste não-paramétrico utilizado foi Kruskal-Wallis (método Dunn de comparação múltipla) que comparou os valores gerais de SLA entre as três fitofisionomias apontando diferenças significativas entre os ambientes (p -valor $< 0,05$). As comparações múltiplas dos valores de cada área apontam o Paratudal (área 3) como sendo estatisticamente distinta das demais fitofisionomias. A diferença entre Cerradão (área 1) e a Mata Ciliar (área 2) foi marginal (p -valor entre 0,05 e 0,10), não sendo considerada diferente para a presente análise.

Desse modo, os dados abióticos amostrados no Paratudal, como a alta luminosidade e baixa umidade relativa do ar (Tabela 1), são fortes indícios da contribuição dos fatores ambientais para a manutenção dos baixos valores SLA, como previamente indicado em estudos correlatos (EVANS; POORTER, 2001; HOFFMANN *et al.* 2005; SOUZA *et al.* 2007).

Ainda no trabalho de Hoffmann *et al.* (2005), foi evidenciado que geralmente as espécies das formações florestais, como o Cerradão e a Mata Ciliar, tendem a ter maiores valores SLA em relação às espécies de áreas abertas, como, no nosso caso, o Paratudal. Os menores valores relativos de SLA em espécies de áreas abertas estão vinculados à maior quantidade de biomassa em relação à área foliar, principalmente alterações no mesófilo, como a produção de camadas extras ou o alongamento de suas células, como evidenciado por Poorter e Evans (2001).

Alguns autores defendem que as respostas plásticas em nível foliar estão relacionadas à modificação do número total de células foliares e ao volume celular, o que reflete no aumento do volume foliar e na diminuição da área de interação com a luz (EVANS; POORTER, 2001; IVANOVA; P'YANKOV, 2002; VOLTAN; FAHL; CARELLI, 1992). O aumento do volume foliar também possibilita o melhor posicionamento dos cloroplastos, permitindo que eles estejam mais próximos às superfícies membranosas para captarem com maior eficiência o CO_2 difuso (HOFFMAN *et al.*, 2005; OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003).

Figura 4 – Diagrama em caixa dos valores de SLA (cm^2/g) em cada ambiente. Letras distintas significam diferença estatística ($p < 0,05$).



Fonte: o autor.

Essas alterações foliares auxiliam na diminuição do estresse luminoso, na chance de fotoinibição e na degradação dos fotossistemas (EVANS; POORTER, 2001; PINHEIRO *et al.*, 2006), refletindo em maior eficiência na carboxilação do CO_2 e menor taxa de abertura estomática, consequências fundamentais em ambientes mais secos e luminosos (EVANS; POORTER, 2001; HOFFMAN *et al.*, 2005; OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003). Vale ressaltar que a intensidade luminosa pode alterar também a taxa fotossintética e a atividade de diversas enzimas presentes nos cloroplastos, pois muitas delas são reguladas pelos níveis de luminosidade (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009).

Em alguns casos, para diminuir a influência ambiental sobre os processos fisiológicos, são produzidas maiores quantidades de pigmentos fotossensíveis que atuam como dissipadores de energia luminosa, além de poder ocorrer o aumento da espessura da cutícula para refletir mais feixes de luz (SABBI; ÂNGELO; BOEGER, 2010). Essas estratégias ainda seriam capazes de beneficiar espécies em ambientes com baixa disponibilidade de água e elevada temperatura, pois a perda de água pela transpiração cuticular é reduzida, diminuindo a desidratação (SABBI; ÂNGELO; BOEGER, 2010).

Desse modo, diversas estratégias são observadas em ambientes com alta incidência de luz e temperatura, como o Paratudal, que podem desencadear a tolerância ambiental e diminuir o efeito da alta irradiância sobre o metabolismo (SABBI; ÂNGELO; BOEGER, 2010).

Por sua vez, neste estudo, as áreas 1 e 2, de menores incidência luminosa, não apresentaram diferenças significativas entre os valores médios de SLA (Figura 4), e os fatores ambientais analisados também se mostraram próximos entre si nos dias de expedição, principalmente a

luminosidade e a umidade relativa do ar (Tabela 1). A maior densidade arbórea dessas duas fitofisionomias reflete no aumento do sombreamento e menor luminosidade (Tabela 1), com médias de incidência luminosa três vezes menores (área 1 = 4,34 kLux e área 2 = 4,04 kLux) em relação à área 3 (13,04 kLux). As áreas 1 e 2 apresentaram também valores médios de SLA mais altos quando comparados à área 3 (Figura 4), resultado concordante com os estudos de Gobbi *et al.* (2011), que encontraram uma correlação positiva dos valores de SLA com o aumento do nível de sombreamento.

O investimento em folhas com maior área fotossintética, capazes de utilizar pequenas quantidades de luz, em ambientes sombreados, é uma estratégia que aumenta a eficiência fotossintética (LIMA *et al.*, 2010; SABBI; ÂNGELO; BOEGER, 2010). Diversos autores afirmam que o aumento da área foliar ocorre com a reestruturação foliar, em que ocorre alteração da proporção de atributos foliares como epiderme e cutículas mais finas, menor proporção de parênquima paliçádico, menor espessura do mesófilo, entre outras alterações para aumentar a captura de fótons por biomassa (EVANS; POORTER, 2001; GOBBI *et al.*, 2011; SULTAN, 2004).

Alguns trabalhos alegam ainda que em ambientes de baixa luminosidade ocorre até uma reestruturação do parênquima lacunoso, alterando os espaços intercelulares e, conseqüentemente, promovendo o aumento da distância percorrida pela luz dentro das folhas (GOBBI *et al.*, 2011; IVANOVA; P'YANKOV, 2002). Tal situação favorece a dispersão e a distância percorrida pela luz, pois as células do parênquima lacunoso capturam com maior eficiência a luz difusa, presente em maior quantidade em locais sombreados (GOBBI *et al.*, 2011; IVANOVA; P'YANKOV, 2002).

Outras modificações morfofisiológicas ocorrem em folhas sombreadas, como a diminuição da espessura da cutícula, da epiderme, menor proporção de parênquima paliçádico, de tecidos condutores e de tecidos de sustentação, o que diminui a densidade foliar total e é responsável pelo aumento dos valores de SLA (GOBBI *et al.*, 2011). O alongamento do pecíolo, a redução das ramificações, alteração dos ângulos foliares e alongamento caulinar são também modificações observadas para superar a baixa luminosidade (VALLADARES; GIANOLI; GOMEZ, 2007; SULTAN, 2010). Porém, essas alterações relacionadas ao sombreamento podem aumentar a taxa de evapotranspiração em conseqüência do aumento da área foliar e da taxa fotossintética, como evidenciaram Sabbi, Ângelo e Boeger (2010) no seu trabalho sobre a plasticidade foliar da *Schinus terebinthifolius* Raddi.

De qualquer forma, o custo-benefício entre a alteração da morfofisiologia foliar e os fatores limitantes ambientais é de extrema importância para que não diminua o potencial de sobrevivência das plantas e para que parte dos recursos possam ser realocados para outros processos vitais (LIMA *et al.*, 2010). As respostas foliares são fundamentais, como apontado por Dostál *et al.* (2017), principalmente em relação à luminosidade e aos fatores ambientais, sendo observadas em diferentes espécies lenhosas, arbustivas e herbáceas, de forma universal entre as plantas, independente do nicho característico de cada espécie (EVANS; POORTER, 2001; WRIGHT *et al.*, 2004).

Comparação da SLA entre as famílias comuns às áreas estudadas

As únicas famílias comuns que foram coletadas em mais de um ambiente foram Fabaceae e Rubiaceae (Tabela 2), amostradas nas áreas 1 e 2.

Fabaceae é a terceira família vegetal mais representativa no planeta e a primeira no Brasil quanto ao número de espécies, com representantes de diferentes morfologias (arbóreos, lianas, trepadeiras, arbustos e subarbustos) e presentes em todos os extratos vegetais (SAN MARTIN-

GAJARDO; MORELLATO, 2003). Por sua vez, as espécies da família Rubiaceae são geralmente cosmopolitas, sendo uma das mais registradas do Brasil e em diversos ambientes (MENDONÇA *et al.*, 2013). Dentre as formações vegetais brasileiras, as Rubiaceae têm ampla distribuição e são encontradas principalmente em fitofisionomias florestais (MENDONÇA *et al.*, 2013), sendo também um dos principais constituintes do sub-bosque (SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003).

Devido à presença de famílias comuns em mais de um ambiente estudado, a segunda análise estatística conduzida neste estudo foi para comparar os valores médios de SLA dos representantes de Fabaceae e Rubiaceae presentes nas áreas 1 e 2. Os valores médios de SLA das folhas de representantes da mesma família nas duas áreas foram analisados pelo teste Wilcoxon-Mann-Whitney ($p < 0,05$), o qual compara duas amostras independentes (Figura 5).

Apesar de que as mensuráveis abióticas observadas nas áreas 1 e 2 foram semelhantes (Tabela 1), encontramos diferenças nas respostas foliares de diferentes representantes de uma mesma família nas duas áreas. Acredita-se que a diferença de recursos e as espécies coexistentes nas áreas 1 e 2 sejam suficientes para ocasionar dissimilaridade das características funcionais dos representantes de uma mesma família, como já apontado por Kunstler *et al.* (2016).

Quando comparados os dados de Fabaceae nos dois ambientes, os valores de SLA foram maiores na área 2 (Figura 5). Dostál *et al.* (2017) evidenciaram a relação do sombreamento e alta umidade do ambiente com altos valores de SLA, resultado similar ao que encontramos para os representantes de Fabaceae presentes na área 2 (Figura 5) e considerando as características ambientais dessa área.

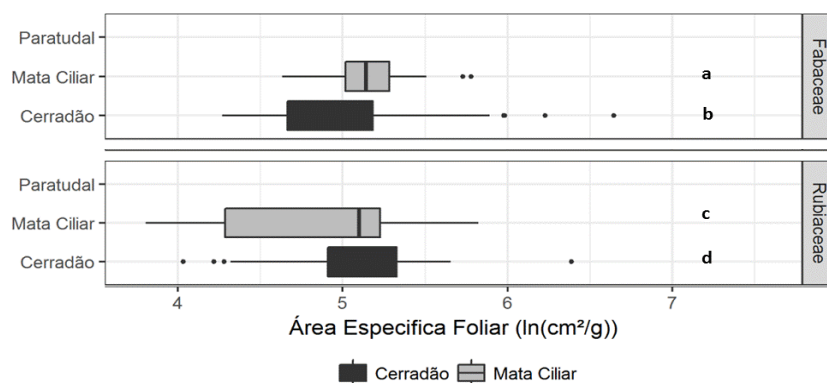
Entretanto, o valor de SLA médio dos representantes de Rubiaceae na área 2 foi menor do que o valor médio de SLA da área 1. Considerando que a área 2, dentre os ambientes estudados, é a área com maior umidade e menor luminosidade (Tabela 1), seria esperado valores relativos maiores de SLA, como apontado por Dostál *et al.* (2017) em estudos correlatos. San Martin-Gajardo e Morellato (2003) alegaram ainda que em ambientes com variações ambientais menores, o crescimento relativo e reprodução de espécies da família Rubiaceae são mais eficientes.

Os valores não concordantes com a literatura podem estar relacionados às questões particulares do ambiente pantaneiro e ao estrato vegetal que os indivíduos da família Rubiaceae geralmente ocupam, principalmente componentes arbustivos do sub-bosque (SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003). Assim, como as matas ciliares são próximas aos rios, em época de cheia, conforme evidenciado por alguns autores, os valores de SLA podem sofrer modificações em função da inundação para tornar mais hidrodinâmicas as estruturas vegetais, o que, de certa forma, justificaria tal alteração (DOSTÁL *et al.*, 2017; SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003; VITARELLI, 2008).

Outro fator que pode ter contribuído para esses resultados é a quantidade de morfoespécies amostradas em cada área, que foi maior para Rubiaceae na área 2 (quatro morfoespécies) em relação à área 1 (duas morfoespécies), o que pode ser também considerado para a família Fabaceae (cinco morfoespécies na área 1 e três morfoespécies na área 2).

A alta dispersão dos valores de SLA para as duas famílias pode também estar associada às limitações genéticas das diferentes espécies para expressão da plasticidade (BRADSHAW, 1964), já que ambas apresentavam diferentes morfoespécies entre os indivíduos coletadas. Dessa

Figura 5 – Boxplot dos valores médios da SLA [$\ln(\text{cm}^2/\text{g})$] dos representantes de Rubiaceae e Fabaceae comuns às áreas 1 (Cerradão) e 2 (Mata Ciliar). Letras diferentes representam diferença estatística ($p < 0,05$).



Fonte: o autor.

maneira deve-se ser precavido quando analisar os valores de SLA para uma família, pois cada gênero pode apresentar distintos níveis de plasticidade (BRADSHAW, 1964).

Comparação da SLA entre as morfoespécies comuns às áreas de estudo

A única morfoespécie amostrada em mais de uma área de coleta foi um representante da família Rubiaceae, *Psychotria* sp. O gênero *Psychotria* L. é um dos maiores gêneros de Rubiaceae, quanto ao número de espécies, com aproximadamente 1.600 espécies descritas, sendo a maioria composta por representantes arbustivos presentes nos diferentes sub-bosques dos domínios vegetais brasileiros (ALMEIDA; ALVES, 2000; MENDONÇA *et al.*, 2013).

A plasticidade de alguns traços funcionais de representantes de Rubiaceae, como alega alguns autores, apresenta-se claramente responsiva ao ambiente, de forma que já foram descritas respostas distintas entre indivíduos da mesma espécie que habitam o dossel e o sub-bosque (SAN MARTIN-GAJARDO; MORELLATO, 2003).

No total, foram coletadas folhas de 12 indivíduos de *Psychotria* sp., sendo nove da área 1 e três da área 2. *Psychotria* sp. foi a morfoespécie mais coletada nas áreas de estudo da BEP, muito provavelmente devido às suas estratégias de dispersão de sementes comum a algumas espécies de *Psychotria* e, principalmente, devido ao extenso período de frutificação, o que pode acarretar em ampla distribuição da espécie devido ao consumo por dispersores durante todo o ano (ALMEIDA; ALVES, 2000).

Outro ponto a ser considerado é a proximidade entre o as áreas 1 e 2, o que pode facilitar a dispersão pela fauna pantaneira e ser preponderante para a alta frequência dos indivíduos de *Psychotria* sp. nos dois ambientes estudados (BATTILANI; SCREMIN-DIAS; SOUZA, 2007; SALOMÃO *et al.*, 2008).

Além disso, Almeida e Alves (2000) defendem que, em certas condições ambientais, espécies de *Psychotria* podem utilizar-se de estratégias como a reprodução vegetativa para seu estabelecimento, aumentando consideravelmente o número de indivíduos em um dado ambiente e a sua dispersão geográfica.

Para realizar a comparação entre os valores de SLA dos indivíduos de *Psychotria* sp. das áreas 1 e 2 foi realizado o teste Kruskal-Wallis. O teste apontou que existe diferença significativa ($p < 0,05$) entre os valores médios de SLA dos indivíduos dos dois ambientes (Tabela 3). A diferença nos valores de SLA de indivíduos de uma mesma espécie em áreas diferentes já foi relatada em estudos correlatos, como os de Evans e Porter (2001), Gúzman (2013), Pinheiros *et al.* (2006), Scalon e Franco (2007), Souza *et al.*, (2007), Sultan (2004), entre outros.

Na presente análise, os indivíduos coletados na área 2 apresentaram o maior valor médio de SLA, como esperado, devido à correlação positiva entre umidade, sombreamento e valores de SLA, previamente apontado por Dostál *et al.* (2017).

Tabela 3 – Valores médios de SLA de *Psychotria* sp. nas áreas 1 (Cerradão) e 2 (Mata Ciliar). Letras diferentes representam diferença estatística ($p < 0,05$).

Morfoespécie/Área	Média geral da SLA
<i>Psychotria</i> sp. (Cerradão - área 1)	150,84 ± 57,79 cm ² /g a
<i>Psychotria</i> sp. (Mata Ciliar - área 2)	226,04 ± 79,20 cm ² /g b

Fonte: o autor.

A maior média dos valores de SLA de *Psychotria* sp. na área 2 pode indicar que os indivíduos que coexistem nessa área estão investindo mais em crescimento relativo do que em estruturas foliares conservativas ou de defesa, como apontado por Kunstler *et al.* (2016).

Vitarelli (2008) evidenciou a plasticidade foliar do gênero ao estudar as alterações morfológicas de *Psychotria carthagenensis* Jacq. em distintos ambientes. No seu estudo, foi observado que em ambientes florestais essa espécie apresentava parênquima paliádico uniestratificado e maior área foliar, enquanto que no ambiente de restinga (área de transição vegetação e mar, ambiente com alta luminosidade) ocorria um espessamento do parênquima paliádico, com até três estratos celulares e diminuição da área foliar, desencadeando alterações nos valores de SLA (VITARELLI, 2008).

Por outro lado, nos valores de SLA das duas áreas deste estudo foram encontrados altos valores de desvio-padrão, o que pode representar que os valores de SLA oscilam muito dentro de um mesmo indivíduo, representando uma dissimilaridade das características funcionais. Para Kunstler *et al.* (2016), esse evento seria fundamental, pois as dissimilaridades dos traços funcionais permitem a coexistência de espécies nos diferentes ecossistemas, uma vez que diferenças nos atributos acarretam uma utilização de recursos ambientais em diferentes intensidades pelos indivíduos coexistentes, diminuindo assim a taxa de esgotamento dos ambientes.

Dessa maneira, pode-se supor que na área 1, ambiente com menor desvio padrão dos valores de SLA para *Psychotria* sp. (Tabela 3), a competição pelos recursos possa ser maior que em relação a área 2 e que as espécies coexistentes podem sofrer com alta competição interespecífica, pois, como alegaram Kunstler *et al.* (2016), a concorrência diminui com a dissimilaridade dos traços funcionais.

Essa situação pode ser justificada, por exemplo, em resposta ao surgimento de clareiras, que ao alterar o nível de luminosidade em certas áreas, pode favorecer o surgimento de indivíduos com estratégias distintas ou até mesmo maiores variações nos atributos foliares em um mesmo indivíduo (PINHEIRO *et al.*, 2006).

Considerando que a competitividade é determinante na disponibilidade de recursos nos ambientes naturais (CALLAWAY; PENNING; RICHARDS, 2003), a coexistência dos indivíduos em um ecossistema depende das espécies constituintes apresentarem dissimilaridade dos traços funcionais para diminuir o esgotamento e a competição por recursos ambientais (KUNSTLER *et al.*, 2016). Esse fato pode também justificar a alta variação dos valores de SLA entre os indivíduos de *Psychotria* sp. em um mesmo ambiente e entre as duas áreas.

Dessa maneira, mesmo as plantas sendo altamente plásticas, indivíduos de uma dada espécie podem ter respostas plásticas em intensidade e forma diferentes, por mais que estejam no mesmo ambiente (CALLAWAY; PENNING; RICHARDS, 2003). Por exemplo, em plantas que vivem em ambientes inundáveis, como geralmente as espécies de *Psychotria*, pode-se observar modificações de acordo com o nível de inundação enfrentada, a fim de minimizar o efeito da correnteza da inundação (VITARELLI, 2008). Uma dessas estratégias são as modificações foliares, como a diminuição do pecíolo e o desenvolvimento de folhas estreitas e longas, o que pode resultar em uma resistência à correnteza e na diminuição da probabilidade da perda de folhas (VITARELLI, 2008). Logo, diferentes níveis de inundação podem favorecer o surgimento de dissimilaridade nas características foliares funcionais entre os indivíduos da mesma espécie no mesmo ecossistema, pois as modificações para tornar as folhas mais hidrodinâmicas alteram as relações área × volume foliar e, conseqüentemente, os valores de SLA (VITARELLI, 2008; KLUSTER *et al.*, 2016).

Lima *et al.* (2010) reportaram que para *Hibiscus pernambucensis* Arruda de uma região com diferentes níveis de luminosidade em curto espaço de tempo foi possível encontrar até mesmo diferenças significativas nos atributos foliares de um mesmo indivíduo. Essa situação possibilita o surgimento de ramos com distintas respostas plásticas, de forma que haja um ramo característico de plantas de sol e outro de áreas sombreadas, estratégia importante em ambientes que oscilam muito as condições ambientais, principalmente de luminosidade em curto espaço e tempo (LIMA *et al.*, 2010).

Conclusão

Relevância da SLA como parâmetro ecofisiológico

Nos três níveis de análise foram encontradas distinções entre valores de SLA relacionadas ao ambiente que estavam as morfoespécies e pode-se concluir que as alterações foliares, principalmente a relação área foliar por biomassa, é responsiva às modificações ambientais, principalmente aos níveis luminosos. Também pode ser evidenciado que os ecossistemas com recursos ambientais e ecológicos similares tendem a apresentar, em linhas gerais, valores semelhantes dos traços foliares.

Os resultados obtidos indicam que a morfologia foliar é alterada para responder à demanda ambiental, sendo a capacidade de se estabelecer nos ambientes auxiliada pela capacidade plástica e pelas modificações morfofisiológicas dos atributos foliares.

A comparação entre os valores gerais de SLA do gênero *Psychotria* sp. da Mata Ciliar e Cerradão permitiu evidenciar que, de maneira geral, o ambiente pode ser determinante nas respostas plásticas e/ou na variação dos valores de SLA. Assim, o custo-benefício das respostas plásticas está vinculado ao ecossistema em que a planta está inserida e a eficiência adaptativa da plasticidade está relacionada com todos os fatores ambientais e ecológicos que agem sobre o indivíduo e na comunidade ecológica.

Referências

ALMEIDA, E. M de; ALVES, M. A. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Belo Horizonte, v. 14, n. 3, p. 335–346, 2000.

ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Revisão Fotossíntese e fotoinibição. **Revista Brasileira de Biociências**, Porto Alegre, v. 7, n. 4, p. 463–472, 2009.

BATTILANI, J. L.; SCREMIN-DIAS, E.; SOUZA, A. L. T. de. Fitossociologia de um trecho da mata ciliar do rio da Prata, Jardim, MS, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Belo Horizonte, v. 19, n. 3, p. 597–608, 2005.

BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in genetics**, v. 13, p. 115–155, 1965.

CAMINHA, A. F. **Patrimônio natural da humanidade, Pantanal guarda biodiversidade única**. Ministério do meio ambiente, 2012. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/informma/item/6622-patrimonio-natural-da-humanidade-pantanal-guarda-biodiversidade-unica>>. Acesso em: 27 dez. 2016.

CARDOSO, E. L.; SILVA, M. L. N.; CURI, N.; FERREIRA, M. M.; FREITAS, D. A. F. de. Qualidade química e física do solo sob vegetação arbórea nativa e pastagens no Pantanal Sul-Mato-Grossense. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 35, n. 02, p. 613–622, 2011.

DALMAGRO, H. J.; *et al.* Physiological responses to extreme hydrological events in the Pantanal wetland: heterogeneity of a plant community containing super-dominant species. **Journal of Vegetation Science**, v. 27, n.3, 2016.

DOSTÁL, P. *et al.* No evidence for larger leaf trait plasticity in ecological generalists compared to specialists. **Journal of Biogeography**, v. 44, n. 3, p. 511–521, 2017.

EVANS, J. R.; POORTER, H. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, n. 8, p. 755–767, 2001.

FELFILI, J. M.; CARVALHO, F. A.; HAIDAR, R. F. **Manual para o monitoramento de parcelas permanentes nos biomas Cerrado e Pantanal**. Brasília: Universidade de Brasília, Departamento de Engenharia Florestal, p. 23–37, 2005.

FIDALGO, O.; BONONI, V. L. R. **Técnicas de coleta, preservação e herborização de material botânico**. São Paulo: Secretaria do Meio Ambiente, Instituto de Botânica, 1989.

FREITAS, W. K.; MAGALHÃES, L. M. S. Métodos e parâmetros para estudo da vegetação com ênfase no estrato arbóreo. **Floresta Ambiental**, Seropédica, v. 19, n. 4, p. 520–539, 2012.

GOBBI, K. F. *et al.* Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim braquiária e do amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 40, n. 7, p. 1436–1444, 2011.

GUZMÁN, L. C., BAKKER, Y. V.; RODRIGUES, A. C. Convergência de Atributos Funcionais e Plasticidade Fenotípica entre diferentes Fitofisionomias dos Cerrados. **Ecologia**, São Paulo: UNICAMP, p. 111–124, 2013.

IBGE – INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Mapa de Biomas do Brasil; primeira aproximação**. Rio de Janeiro: IBGE, p. 7-8, 2004. Disponível em : <<http://www.ibge.gov.br/home/presidencia/noticias/21052004biomashtml.shtm>>. Acesso em: 23 mar. 2017.

IVANOVA, L.A.; P’YANKOV, V. I. Structural adaptations of the leaf mesophyll to shading. **Russian Journal of Plant Physiology**, v. 49, n. 3, p. 419–431, 2002.

HOFFMANN, W. A.; *et al.* Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. **Functional Ecology**, v. 19, p. 932–940, 2005.

KUNSTLER, G. *et al.* Plant functional traits have globally consistent effects on competition. **Nature**, v. 529, n. 7585, p. 204–207, 2016.

LAMBERS, H.; PONS, T. L.; CHAPIN III, F. S. **Plant physiological ecology**. 2. ed. Nova Iorque: Springer, 1998.

LARSON, R.; FARBER, B. **Estatística Aplicada**. 4. ed. São Paulo: Person Prentice Hall, 2010.

LEMOS, P. *et al.* Folhas caras ou baratas? Estratégias de aquisição e uso de recursos de uma hemiepífita. **Prática da pesquisa Ecologia da Mata Atlântica**, São Paulo, Universidade de São Paulo, 2011.

MENDONÇA, A. C. A. M.; *et al.* Rubiaceae: aspectos ecológicos e reprodutivos. **Cadernos de Cultura e Ciência**, v. 12, n. 2, p. 8–20, 2013.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 505–512, 2003.

OKAJIMA, K. Molecular mechanism of phototropin light signaling. **Journal of plant research**, v. 129, n. 2, p. 149–157, 2016.

PEIXOTO, C. P.; CRUZ, T. V.; PEIXOTO, M. F. S. Análise quantitativa do crescimento de plantas: Conceitos e Prática. **Enciclopédia Biosfera**, Goiânia v. 7, p. 51–76, 2011.

PEREIRA, G.; CHÁVEZ, E. S.; SILVA, M. E. S. O estudo das unidades de paisagem do bioma Pantanal. **AmbiÁgua**, Taubaté, v. 7, n. 1, p. 89–103, 2012.

PINHEIROS, T. F. *et al.* **Relação entre área específica da folha (SLA) e herbívora em clareira e sub-bosque em uma floresta de terra firme na Amazônia Central**. Manaus: INPA, 2006.

POTT, V. J.; POTT, A. Potencial de uso de plantas aquáticas na despoluição da água. **Embrapa**, 2002.

POTT, A.; POTT, V. J. Vegetação do Pantanal: fitogeografia e dinâmica. *In*: Simpósio de Geotecnologias no Pantanal, MS, **Anais...**, MS, p. 1065–1076, 2009.

POTT, A.; POTT, V. J.; DAMASCENO JÚNIOR, G. A. Fitogeografia do Pantanal. *In*: III CLAE e IXCEB, São Lourenço, MG. **Anais...** São Lourenço: SEDE, 2009. p. 1–4.

POTT, A.; *et al.* Plant diversity of the Pantanal wetland. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 71, n. 1, p. 265–273, 2011.

REIS, E.; *et al.* **Estatística aplicada**, v. 2. 5. ed. Lisboa: Edições Sílabo, p. 21–26, 1999.

SABBI, L. B. C.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, M. R. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. **Iheringia**, Série Botânica, Porto Alegre, v. 65, n. 2, p. 171–181, 2010.

SALIS, S. M. *et al.* Distribuição e abundância de espécies arbóreas em cerradões no Pantanal, Estado do Mato Grosso do Sul, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 29, n. 3, p. 339–352, 2006.

SALOMÃO, A. K. D. *et al.* Fitossociologia e florística de um trecho da mata ciliar do Rio Miranda, Miranda, MS, Brasil. *In*: II Simpósio Internacional Savanas Tropicais, **Anais ... Brasília: EMBRAPA, DF**, 2008.

SAN MARTIN-GAJARDO, I.; MORELLATO, L. P. C. Fenologia de Rubiaceae do sub-bosque em floresta Atlântica no sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 26, n. 3, p. 299–309, 2003.

SCALON, M. C.; FRANCO, A. Influência dos fatores ambientais na área foliar específica de espécies lenhosas do cerrado. *In*: VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu, Minas Gerais. **Anais...** Caxambu: SEB - Minas Gerais, 2007. p. 1–2.

SILVA, J. S. V.; ABDON, M. M. Delimitação do Pantanal brasileiro e suas sub-regiões. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 33, p. 1703–1711, 1998.

SILVA, L. C. R.; *et al.* Deciphering earth mound origins in central Brazil. **Plant and Soil**, v. 336, n. 1–2, p. 3–14, 2010.

SIMON, M. N. Acomodação fenotípica e acomodação genética: evidências e questões não resolvidas em macroevolução. **Revista da Biologia**, São Paulo, v. 6a, p. 1–5, 2011.

SOARES, J. J.; OLIVEIRA, A. K. M. O Paratidal do Pantanal de Miranda, Corumbá-MS, Brasil. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 33, n. 2, p. 339–347, 2009.

SOUZA, A. G.; *et al.* Relações entre atributos morfo-funcionais e estratégias ecológicas em duas comunidades de Cerrado em Itipirana, **Ecologia de campo**, São Paulo, 2007.

SOUZA, V. C.; LORENZI, H. J. **Chave de identificação: para as principais famílias de angiospermas nativas e cultivadas do Brasil**. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudo da Flora, 2014.

SULTAN, S. E. Promising directions in plant phenotypic plasticity. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 6, n. 4, p. 227–233, 2004.

SULTAN, S. E. Plant developmental responses to the environment: eco-devo insights. **Current opinion in plant biology**, v. 13, n. 1, p. 96–101, 2010.

VALLADARES, F.; GIANOLI, E.; GÓMEZ, J. M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New Phytologist**, v. 176, n. 4, p. 749–763, 2007.

VITARELLI, N. C. **Morfoanatomia foliar da reófito facultativa *Psychotria carthagenensis* Jacq. (Rubiaceae)**. 2008. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

VOLTAN, R. B. Q.; FAHL, J. I.; CARELLI, M. L. C. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 4, n. 2, p. 99–105, 1992.

WANDERLEY, M. G. L.; SHEPHERD, G. J.; MELHEM, T. S. **Flora fanerogâmica do estado de São Paulo**, v. 5, São Paulo: Editora RiMA, 2003.

WRIGHT, I. J. *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. **Nature**, v. 428, n. 6985, p. 821–827, 2004.