



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

SANDARA NADJA RODRIGUES BRASIL

**ESTRATÉGIAS DE INVESTIMENTO FOLIAR EM REPRESENTANTES DE
ERYTHROXYLUM EM RESPOSTA A VARIÁVEIS ABIÓTICAS E EXTENSÃO DA
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA**

FORTALEZA - CE

2016

SANDARA NADJA RODRIGUES BRASIL

**ESTRATÉGIAS DE INVESTIMENTO FOLIAR EM REPRESENTANTES DE
ERYTHROXYLUM EM RESPOSTA A VARIÁVEIS ABIÓTICAS E EXTENSÃO DA
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA**

Dissertação submetida à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Área de concentração: Ecologia e Recursos Naturais

Orientadora: Prof^a Dr^a Maria Iracema Bezerra Loiola

FORTALEZA - CE
2016

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

B83e Brasil, Sandara Nadja Rodrigues.

Estratégias de investimento foliar em representantes de *Erythroxyllum* em resposta a variáveis abióticas e extensão da distribuição geográfica / Sandara Nadja Rodrigues Brasil. – 2016.
44 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2016.

Orientação: Prof. Dr. Maria Iracema Bezerra Loiola.

1. *Erythroxyllum*. 2. Índice de área foliar. I. Título.

CDD 577

SANDARA NADJA RODRIGUES BRASIL

**ESTRATÉGIAS DE INVESTIMENTO FOLIAR EM REPRESENTANTES DE
ERYTHROXYLUM EM RESPOSTA A VARIÁVEIS ABIÓTICAS E EXTENSÃO DA
DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA**

Dissertação submetida à coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Ecologia e Recursos Naturais.

Aprovada em: ____/____/____

BANCA EXAMINADORA:

Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra Loiola
Universidade Federal do Ceará – UFC (Orientadora)

Prof. Dr. Sebastião Medeiros Filho
Universidade Federal do Ceará – UFC

Prof. Dr. Marcelo Oliveira Teles de Menezes
Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Ceará – IFCE
(Membro externo)

AGRADECIMENTOS

A Deus;

À capes pelo auxílio financeiro;

À minha querida orientadora Iracema Loiola, que vou guardar para sempre como uma amiga. Sempre sabendo me aconselhar e criticar com palavras de carinho. Agradeço cada minuto de dedicação que destinou ao aprimoramento da minha pesquisa.

Aos membros desta banca, pelas contribuições dadas.

À Reserva Particular do Patrimônio Natural Serra das Almas, pela disponibilidade do local para realização da pesquisa.

Aos curadores e funcionários dos herbários EAC, HST, IPA, UFPE e UFRN pela disponibilização dos materiais utilizados na pesquisa.

Aos professores Roberta Zandavalli, Rafael Carvalho e Rogério Parentoni pelas valiosas sugestões durante a realização deste trabalho.

À professora Francisca Soares por permitir a utilização do seu laboratório.

Aos meus pais, João e Tereza por terem investido na minha educação e por me incentivarem em todas as minhas decisões. Foram a minha força nessa caminhada tão cheia de percalços.

Ao meu amado Diego, por seu amor e paciência durante a realização deste trabalho. Obrigada pelas noites em claro me ajudando, por me ajudar em campo e por sempre acreditar em mim.

À Fabiana e Raysa por vibrarem como ninguém com as minhas conquistas. Vocês nem imaginam o quanto me deram ânimo nos momentos difíceis.

Ao meu irmão, pelo exemplo de fortaleza, carinho e motivação.

Aos amigos da UFC, Diego, Dayana, Maria Carolina, Randson, Francimeire, que me ajudaram a subir cada degrau dessa jornada.

À todos os amigos do “Nunca Preciso”, pela amizade durante esse tempo.

A todos os colegas do laboratório de Ficologia e de Taxonomia de Angiospermas, em especial à Luciana, Rayane, Belém e Fernanda, pelas risadas e pelo carinho.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram e torceram pela realização deste trabalho.

“Depois de ter conseguido subir a uma grande montanha, só descobrimos que existem ainda mais grandes montanhas para subir.”

(Nelson Mandela)

RESUMO

A relação entre a distribuição das espécies e as variáveis climáticas tem sido bastante documentada. No entanto, ainda são incipientes os estudos que visam examinar a expressão dos atributos funcionais como responsável pela tolerância de espécies à maior amplitude de variação climática. E apesar de que um grande número de atributos ecológicos venha sendo alvo de estudos, nenhum atributo isolado tem sido reconhecido como potencial preditor da adaptação de espécies restritas e amplas. Para isso, foram utilizados materiais herborizados de 124 indivíduos divididos em seis espécies do gênero *Erythroxylum* de distribuição ampla e restrita em território brasileiro. AF variou diretamente com a precipitação enquanto AFE variou inversamente com essa variável. A área foliar específica e área foliar tiveram valores menores nos ambientes de solos pouco férteis (latossolos). A variação na precipitação foi maior em espécies de ampla distribuição, mas para temperatura média anual a diferença foi modesta. Foi observada significância na diferença de área foliar entre as espécies de distribuição ampla e restrita, onde espécies de ampla distribuição apresentaram variação 96% maior. O mesmo não ocorreu para AFE. Em geral, a influência de clima e solo nos atributos funcionais é modesta e somente a influência de AF parece estar relacionado com a distribuição de *Erythroxylum*.

Palavras-chave: precipitação, temperatura, distribuição; área foliar específica; atributos funcionais.

ABSTRACT

The relationship between species distribution and climatic variables has been well documented. However, studies aiming to examine the expression of the functional traits responsible for species' tolerance to a wide range of climatic variation are still lacking. Even though a large number of ecological traits have been studied, no single trait has been recognized as a potential adaptation predictor of wide-ranging and narrow-ranging species. Leaf traits were collected from herborized material of 124 individuals from six *Erythroxylum* species with different range sizes in Brazil. Soil and climate information for each study site was also gathered. Two functional traits were considered: specific leaf area (SLA) and leaf area (LA). Leaf area increased with higher rainfall while SLA decreased with increased rainfall. Specific leaf area and leaf area had lower values in low nutrient soils. The variation caused by rainfall was higher in wide-ranging species. The variation in specific leaf area among species was significant. For the wide-ranging species, the variation in LA was 96% higher than in narrow-range species. In general, the influence of climate and soil on the functional traits was modest. Only LA seems to be related to the distribution of *Erythroxylum*.

Keywords: rainfall; temperature; distribution; specific leaf area, leaf area, functional traits.

LISTA DE FIGURAS

Pág.

Figura 1. Aspecto geral dos ramos herborizados das espécies de <i>Erythroxylum</i> analisadas. (a) <i>E. citrifolium</i> A.St.-Hill.; (b) <i>E. squamatum</i> Sw.; (c) <i>E. subrotundum</i> A.St.-Hil.; (d) <i>E. rosuliferum</i> O.E.Schulz; (e) <i>E. bezerrae</i> Plowman e (f) <i>E. pauferrense</i> Plowman.	19
Figura 2. Distribuição das espécies (a) <i>Erythroxylum bezerrae</i> Plowman, (b) <i>E. pauferrense</i> Plowman e (c) <i>E. citrifolium</i> A.St.-Hill. em território brasileiro.	22
Figura 3. Pontos de ocorrência georreferenciados em território brasileiro para <i>Erythroxylum rosuliferum</i> O.E.Schulz (a), <i>E. subrotundum</i> A.St.-Hill. (b) e <i>E. squamatum</i> Sw. (c).....	23
Figura 4. (a) Annual rainfall and (b) Mean anual temperature values registred at the	27
Figura 5. (a) Leaf area (mm ²) (b) specific leaf area (mm ² g ⁻¹) and (c) leaf mass per área (g.mm ²) in <i>Erythroxylum</i> species. A= <i>E. citrifolium</i> A.St.-Hil.; B= <i>E. squamatum</i> Sw.; C= <i>E. subrotundum</i> A.St.-Hil.; D= <i>E. rosuliferum</i> O.E.Schulz; E= <i>E. bezerrae</i> Plowman e F= <i>E. pauferrense</i> Plowman.	29
Figura 6. Área foliar (cm ²), área foliar específica (cm ² g ⁻¹) e massa foliar por área (g.cm ⁻²) nas espécies de <i>Erythroxylum</i> analisadas. AMP = distribuição ampla; REST = distribuição restrita.	29
Figura 7. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar e precipitação anual para todas as espécies de <i>Erythroxylum</i> . (A) <i>E. citrifolium</i> A.St.-Hil.; (B) <i>E. squamatum</i> Sw.; (C) <i>E. subrotundum</i> A.St.-Hil.; (D) <i>E. rosuliferum</i> O.E.Schulz; (E) <i>E. bezerrae</i> Plowman e (F) <i>E. pauferrense</i> Plowman.....	31
Figura 8. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar temperatura média anual para todas as espécies de <i>Erythroxylum</i> . (A) <i>E. citrifolium</i> A.St.-Hil.; (B) <i>E. squamatum</i> Sw.; (C) <i>E. subrotundum</i> A.St.-Hil.; (D) <i>E. rosuliferum</i> O.E.Schulz; (E) <i>E. bezerrae</i> Plowman e (F) <i>E. pauferrense</i> Plowman.....	32
Figura 9. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar específica (mm ² .g ⁻¹) e precipitação anual para todas as espécies de <i>Erythroxylum</i> . (A) <i>E. citrifolium</i> A.St.-Hil.; (B) <i>E. squamatum</i> Sw.; (C) <i>E. subrotundum</i> A.St.-Hil.; (D) <i>E. rosuliferum</i> O.E.Schulz; (E) <i>E. bezerrae</i> Plowman e (F) <i>E. pauferrense</i> Plowman.	33
Figura 10. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar específica e temperatura média anual para <i>Erythroxylum</i> . (A) <i>E. citrifolium</i> A.St.-Hil.; (B) <i>E. squamatum</i> Sw.; (C) <i>E. subrotundum</i> A.St.-Hil.; (D) <i>E. rosuliferum</i> O.E.Schulz; (E) <i>E. bezerrae</i> Plowman e (F) <i>E. pauferrense</i> Plowman.....	34

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Espécies de <i>Erythroxylum</i> analisadas, com seus respectivos locais de ocorrência confirmada, domínios fitogeográficos e distribuição por tipo de vegetação.	21
Tabela 2. Soil types at the occurrence points from the <i>Erythroxylum</i> species in brazilian territory.	28
Tabela 3. Leaf área (LA) and specific leaf área (SLA) range values found in <i>Erythroxylum</i> species from (w) wide-ranging distribution species and (n) narrow-ranging distribution species. Mean LA and SLA it is followed by the standard error value.	30

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	13
2 OBJETIVOS.....	16
2.1 <i>Geral</i>	16
2.2 <i>Específicos</i>	16
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	17
3.1 <i>Caracterização das espécies</i>	17
3.2 <i>Informações edafoclimáticas</i>	20
3.3 <i>Informações sobre a distribuição geográfica</i>	20
3.4 <i>Medição dos atributos funcionais</i>	24
3.5 <i>Análise dos dados</i>	25
4 RESULTADOS.....	27
6 CONCLUSÕES.....	38
7 PERSPECTIVAS FUTURAS.....	39
REFERÊNCIAS.....	40

1 INTRODUÇÃO

Nas últimas décadas, tem sido amplamente discutida a relação existente entre a variação de características morfológicas das plantas em resposta às condições ambientais (Gratani 1996, 2014; Westoby, 1998; Weiher *et al.*, 1999; Ackerly *et al.*, 2000; Garnier *et al.* 2001). Os atributos funcionais vêm sendo muito utilizados a fim de descrever essa relação (Wright *et al.* 2004) bem como para compreender consideráveis processos ecológicos (Diaz; Cabido 2001; McGill *et al.* 2006). Tais atributos usualmente refletem uma adaptação da espécie ao ambiente (Wright *et al.* 2004; Picotte *et al.* 2009; Geng *et al.* 2012), sendo diretamente responsáveis pela captação de recursos necessários para o desenvolvimento vegetal, como luz, água e nutrientes (Ackerly, 2003).

A área foliar específica (AFE) e a área total de superfície foliar (AF) são alguns dos atributos foliares que diferem segundo as condições de clima e solo (Ackerly; Cornwell, 2007; Poorter *et al.* 2010; Torrez *et al.* 2013). A área foliar específica determina o quanto foi investido em massa seca por área de folha, descrevendo a alocação da biomassa por unidade de área da folha (Wright *et al.*, 2004). AFE reflete um “trade-off” entre uma rápida produção de biomassa e uma eficiente conservação de nutrientes, passo fundamental para o funcionamento de plantas. Este atributo tende a declinar com o decréscimo da altitude, da precipitação e dos nutrientes do solo, e com o aumento da temperatura média anual (Dolph & Dilcher 1980; Givnish 1987; Wright *et al.* 2001; Freschet *et al.* 2010). Em geral, espécies que se desenvolvem em ambientes ricos em recursos (temporário ou permanente) tendem a ter maior AFE que aquelas com menor disponibilidade de recursos (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

A área total de superfície foliar (AF) tende a declinar de acordo com a diminuição da altitude (Chiarello, 1984), da precipitação (Swaine, 1996; Wright, 2001; Picotte, 2009), com o aumento da temperatura média anual (Givnish, 1984; Danquah, 2011) e com a baixa fertilidade do solo (Dolph & Dilcher 1980; Fonseca *et al.* 2000). Estudos que relacionam a área foliar e os nutrientes do solo ainda são incipientes, no entanto, Rodriguez *et al.* (1998) sugeriram que uma menor área foliar seja favorecida em função do crescimento mais lento das plantas em solos inférteis.

A análise de massa foliar por área (MFA) reflete estratégias na fixação de carbono pelos indivíduos. É definida como a razão da massa foliar seca pela sua

área (Cornelissen *et al.* 2003) e quantifica o quanto de biomassa uma planta tem investido em uma unidade de superfície fotossinteticamente ativa (Villar *et al.* 2013; Puglielli *et al.* 2015).

A massa foliar por área tem intrínseca relação com a longevidade foliar (Wright *et al.* 2004) e apesar de sua relevância fisiológica e ecológica, ainda é pouco utilizada nos estudos sobre o desempenho foliar. Com o propósito de obter informações mais precisas sobre o desempenho das plantas, é necessário entender o que causa a variação da MFA e quais as consequências funcionais em termos de fisiologia e longevidade foliar (Villar *et al.* 2013). Wright e Westoby (2002) também relacionam a MFA com a longevidade da folha, indicando que espécies com alto valor de MFA possuem maior resistência a efeitos adversos do meio. Isso é presumível, uma vez que MFA está relacionado com a “força” da folha, e quanto mais robusta a folha é, mais tolerante será com relação a perigos relacionados a herbivoria, vento, chuva, gelo etc., levando a uma maior adaptação a diferentes habitats. Logo, possivelmente alcançará distribuições mais amplas.

Westoby (1998) sugeriu que um baixo MFA indica potencial para crescimento rápido (alta taxa de retorno em um dado investimento) e que indivíduos com alto MFA tendem a ter baixa taxa fotossintética, resultando do fato de ter menor área de captura de luz por massa. Assim, altos valores de MFA têm sido interpretados como uma adaptação à seca (Wright *et al.* 2002; Gratani; Varone 2004).

A diferença encontrada na distribuição geográfica das espécies está relacionada ao fato de certas espécies apresentarem maior capacidade de utilização dos recursos do ambiente e maior tolerância à variação climática (Mark 2004). Espécies que apresentam ampla distribuição são capazes de usufruir de uma extensa gama de recursos do meio; enquanto que espécies de distribuição restrita exploram uma gama limitada de recursos, se adaptando a ambientes mais homogêneos (Krukberg; Rabinowitz 1985; Geng *et al.* 2012). Gratani (2014) e Ackerly *et al.* (2000) sugerem que a plasticidade de atributos foliares seja um mecanismo-chave para possibilitar que as espécies tenham e mantenham, de forma adaptativa, distribuições geográficas amplas. Desta forma, espécies mais tolerantes são as que expressam adaptações ao ambiente mediante os atributos funcionais, e, conseqüentemente, apresentam maior amplitude de distribuição.

A relação entre a distribuição das espécies e o clima tem sido bem documentada. No entanto, ainda são incipientes os estudos que visam examinar a

expressão dos atributos funcionais como responsáveis pela tolerância de espécies à maior amplitude de variação climática. E apesar de que um grande número de atributos ecológicos venha sendo alvo de estudos, nenhum atributo isolado tem sido reconhecido como potencial preditor da adaptação de espécies amplas. Para este estudo, foram selecionados representantes de *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) por apresentarem ampla distribuição na região Neotropical e no Brasil, por ser um grupo de grande versatilidade ecológica, com espécies encontradas em ambientes úmidos e nas regiões semiáridas, ocorrendo em diferentes níveis de elevações, desde o nível do mar até habitats montanhosos (Loiola; Costa-Lima 2015).

O presente trabalho objetivou investigar se há variação da área foliar total e da área foliar específica em resposta a fatores abióticos e edáficos e se esta variação está relacionada com a distribuição geográfica das espécies do gênero *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) no território brasileiro. Esse gênero está bem representado em território brasileiro, onde foram registradas 127 espécies, das quais 83 são endêmicas (Loiola; Costa-Lima 2015), sendo o Brasil considerado um dos centros de diversidade e endemismos (Daly 2004).

Aqui, propõe-se a responder os seguintes questionamentos: 1) Como as variáveis edafoclimáticas influenciam na variação dos atributos foliares de *Erythroxylum*? 2) Qual a relação entre a plasticidade dos atributos foliares e a distribuição das espécies de *Erythroxylum* em território brasileiro? Nós hipotetizamos que: (1) Os valores dos atributos foliares deverão diminuir com a diminuição da precipitação, com a fertilidade do solo, e com o aumento da temperatura; e (2) quanto maior a amplitude de distribuição geográfica da espécie, maior a variação nos atributos funcionais.

2 OBJETIVOS

2.1 Geral

Verificar como a amplitude geográfica e climática atua na variação dos atributos funcionais foliares em representantes de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae).

2.2 Específicos

- Relacionar a variação dos atributos funcionais foliares com a amplitude de distribuição das espécies de *Erythroxylum*;

- Entender como os atributos foliares respondem às variáveis climáticas e aos tipos de solo;

- Compreender como os atributos estão relacionados às variáveis edafoclimáticas.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Caracterização das espécies

Para incluir um conjunto diversificado de espécies que apresentem uma ampla variedade de características funcionais, foram amostradas exsiccatas de seis representantes de *Erythroxylum* com até 25 repetições por espécie e três repetições por indivíduo, sendo três de ampla distribuição e três de distribuição restrita em território brasileiro. Ressalta-se que todas as três espécies com distribuição restrita são endêmicas do Brasil. As espécies foram selecionadas buscando os extremos de distribuição do gênero (as mais bem distribuídas e as distribuições mais limitadas).

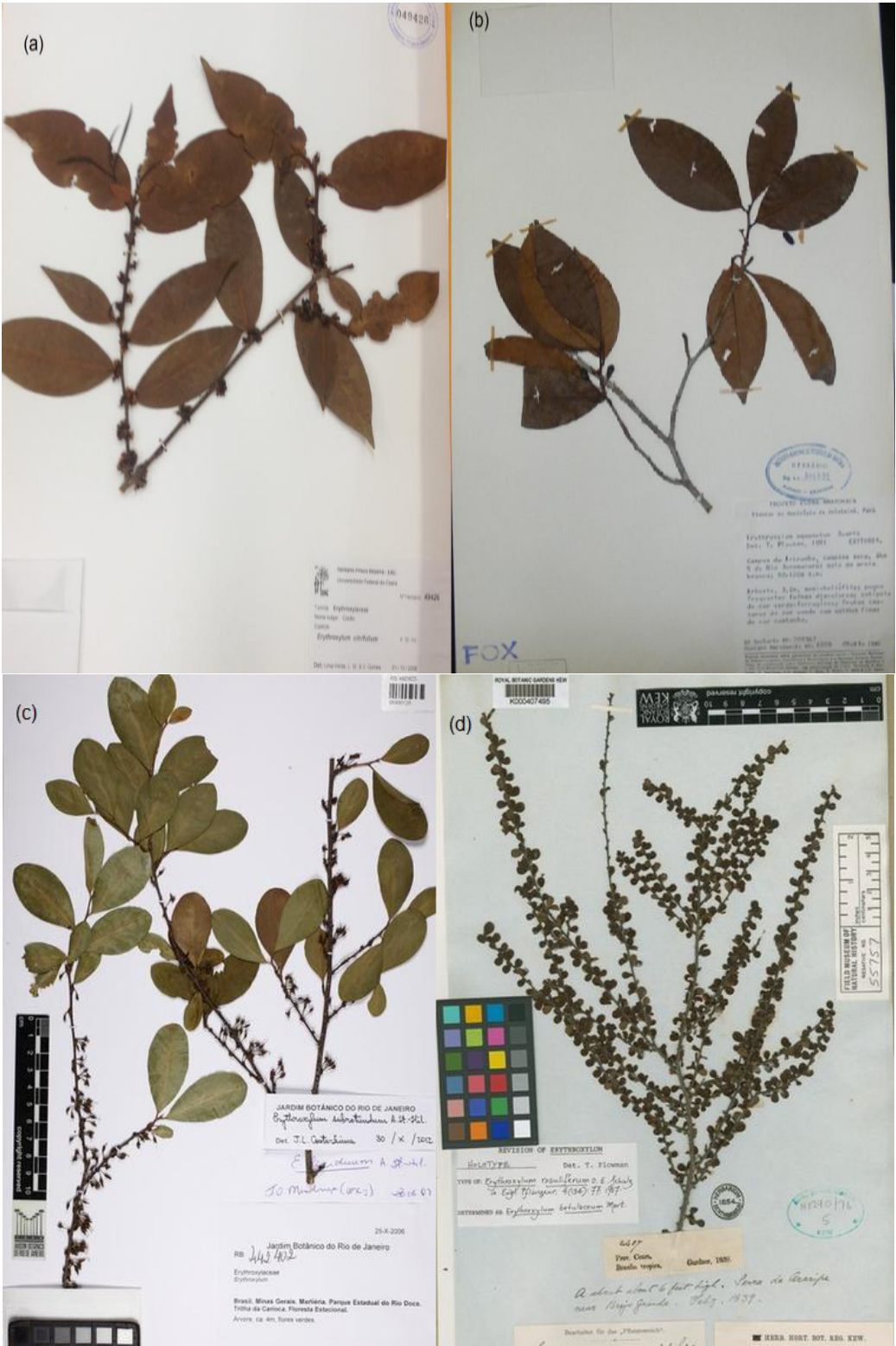
A seguir são apresentadas algumas informações sobre as espécies selecionadas, sendo as três primeiras com ampla distribuição e as outras três com distribuição restrita.

Erythroxylum citrifolium A.St.-Hill. (Figura 1a) pode apresentar-se como arbusto ou árvore, 1-10 m alt.; folhas em geral distribuídas ao longo dos ramos; pecíolos 2,5–1-1,5 mm; lâmina foliar 7,1-15,3 x 2,3-5,7 cm, membranácea a cartácea, elíptica a estreitamente elíptica, ápice acuminado, base aguda. Está amplamente distribuída na região Neotropical, do México ao sudeste do Brasil (Plowman; Hensold 2004; Loiola; Costa-Lima 2015). Ocorre principalmente em ambientes florestais da Amazônia e Floresta Atlântica, podendo penetrar no domínio do Cerrado, através das florestas de galeria (Costa-Lima; Alves 2015). Possui ampla distribuição no território brasileiro, abrangendo os estados das regiões Norte, Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste (Loiola; Costa-Lima 2015).

Erythroxylum squamatum Sw. (Figura 1b) apresenta-se na forma de arbusto ou árvore, 1,5-10 m alt.; folhas concentradas no ápice dos braquiblastos (ramos curtos); pecíolo 5,6 x 0,3-0,5 mm; lâmina foliar 7,2-11,1 x 2,5-4,9 cm, cartácea, oblonga, às vezes obovada, ápice geralmente acuminado, às vezes agudo, base estreitamente cuneada. Ocorre nos domínios Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica e nos estados das regiões Norte, Nordeste e Centro-Oeste (Loiola; Costa-Lima 2015).

A terceira espécie de ampla distribuição selecionada para o estudo foi *Erythroxylum subrotundum* A.St.-Hill. (Figura 1c). Pode ocorrer como arbusto ou arvoreta, 2–5 m alt.; folhas em geral distribuídas ao longo dos ramos; pecíolo 1–2,2 mm compr.; lâmina foliar 2,5–6,4 x 1,5–3 cm, membranácea, obovada a elíptica,

ápice obtuso a agudo, base atenuada. É endêmica do Brasil, com ocorrência nas regiões Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste, especialmente em vegetação de Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica (Plowman; Hensold 2004; Loiola; Costa-Lima 2015).



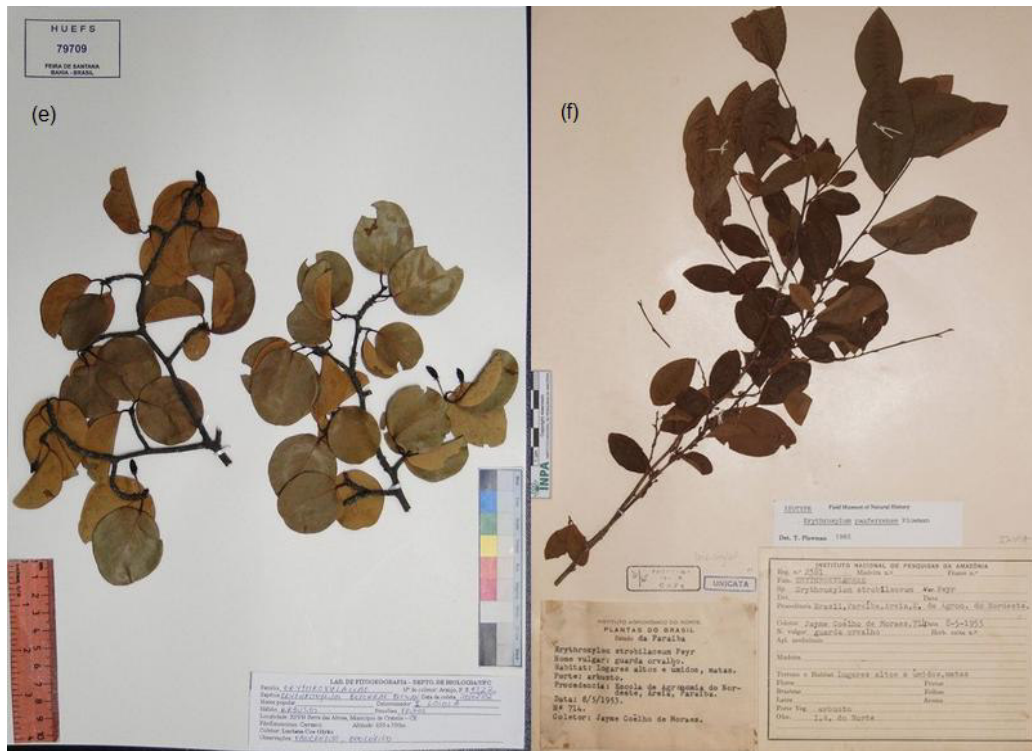


Figura 1. Aspecto geral dos ramos herborizados das espécies de *Erythroxylum* analisadas. (a) *E. citrifolium* A.St.-Hill.; (b) *E. squamatum* Sw.; (c) *E. subrotundum* A.St.-Hil.; (d) *E. rosuliferum* O.E.Schulz; (e) *E. bezerrae* Plowman e (f) *E. pauferrense* Plowman.

Erythroxylum rosuliferum O.E.Schulz (Figura 1d) apresenta forma arbustiva ou subarbustiva, 1,8 m alt. Pecíolo curto 0,25 mm, lâmina foliar 5-9 x 4-7 mm, submembranácea, obovada, ápice emarginado a mucronado e base obtusa (Schulz 1907). Tem ocorrência restrita aos estados do Ceará e do Piauí, somente em vegetação de Caatinga (Loiola; Costa-Lima 2015).

Erythroxylum bezerrae Plowman (Figura 1e) tem forma de vida arbustiva, 3 m alt. Pecíolo 6-9 x 0,8-1,2 mm, lâmina foliar 2,5-5,9 x 2,5-5,6 cm, coriácea, suborbicular a orbicular, ápice retuso a arredondado, base arredondada (Plowman 1986). Tem ocorrência descrita somente na porção norte do Planalto da Ibiapaba, na divisa entre os estados do Ceará e Piauí (Plowman 1986; Loiola 2001), ocorrendo em ambientes de Caatinga e Cerrado (Loiola; Costa-Lima 2015).

Erythroxylum pauferrense Plowman (Figura 1f) pode ocorrer como arbusto ou arvoreta, pecíolo 2-2,5 x 0,6-0,7 mm, lâmina foliar 2,1-6,2 x 1,6-3,4 cm, cartácea, em geral elíptica, às vezes oboval, ápice agudo a obtuso, às vezes arredondado, retuso, curtamente mucronado, base aguda a cuneada (Loiola *et al.* 2007). Tem ocorrência

confirmada somente no estado da Paraíba, e sua distribuição está restrita ao domínio fitogeográfico da Mata Atlântica.

3.2 Informações edafoclimáticas

Os dados climáticos foram obtidos através das bases climáticas disponibilizados no WorldClim (Hijmans *et al.* 2005), com definição de 2.5 km. Os dados são um compilado de 50 anos (1950-2000) das médias mensais de clima, medidos em estações meteorológicas a partir de um grande número de fontes globais, regionais, nacionais e locais. Os elementos climáticos considerados para este estudo foram: temperatura média anual (*tma*), precipitação anual (*prec*) e altitude (*alt*), por se apresentarem como importante indicativo da disponibilidade de água no ambiente e por atuarem como fatores que influenciam a adaptação.

Os dados de solo (*solo*) foram obtidos junto ao Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE 2015). Para formação vegetal, foram classificados como ambientes savânicos a Caatinga e o Cerrado (sentido estrito), enquanto que nos ambientes florestais estão inseridos os domínios Amazônia, Pantanal e Mata Atlântica (IBGE 2012).

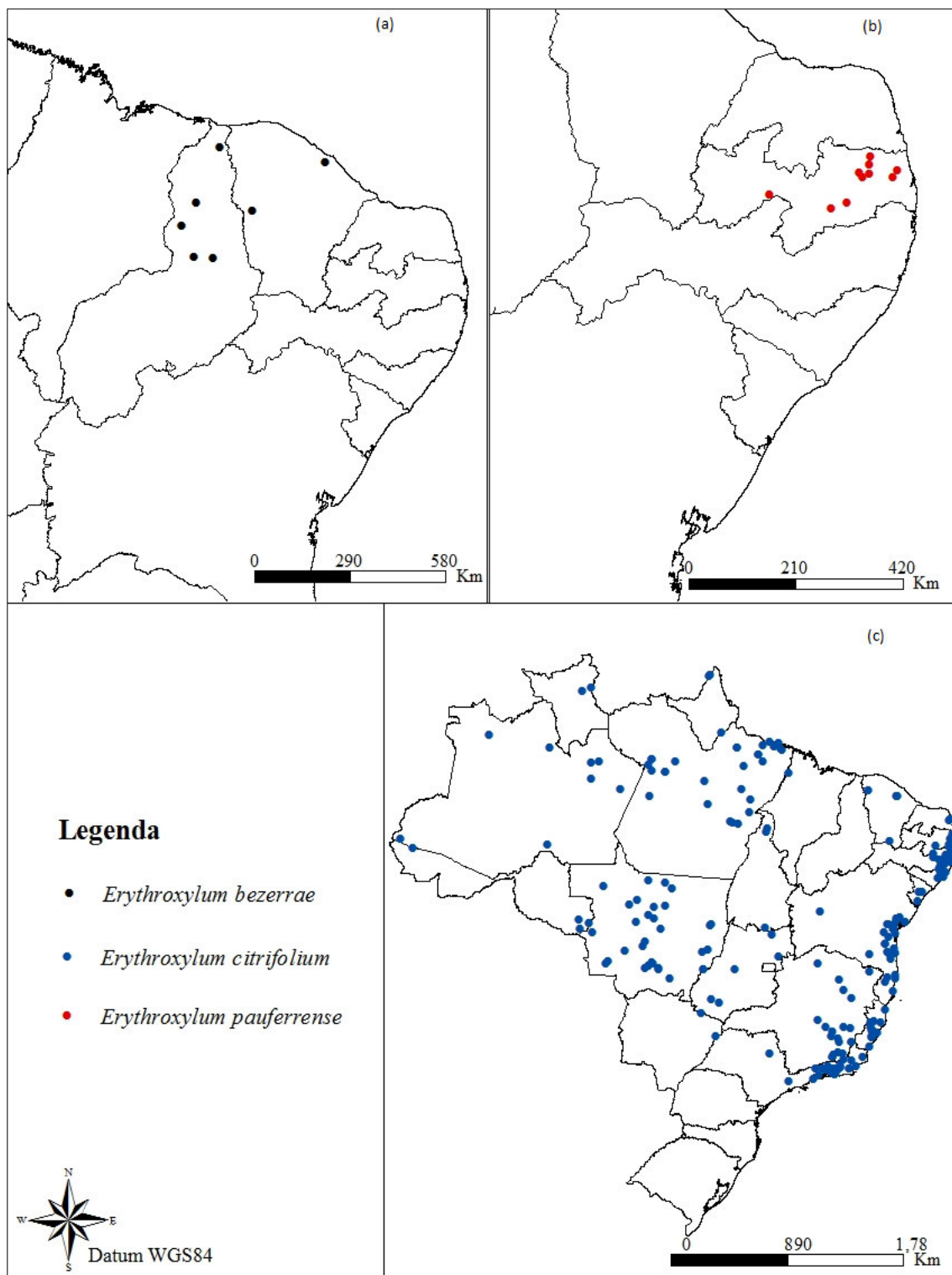
3.3 Informações sobre a distribuição geográfica

Dentre as espécies analisadas, *E. citrifolium* apresenta a distribuição mais ampla, tendo registro em 20 estados das regiões Norte, Nordeste, Centro-Oeste e Sudeste e quatro domínios fitogeográficos (Amazônia, Caatinga, Mata Atlântica e Cerrado), ver tabela 1. *E. squamatum* tem registro em 17 estados das regiões Norte, Nordeste e Centro-Oeste e três domínios fitogeográficos (Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica) seguido por *E. subrotundum* que ocorre em 11 estados pertencentes às regiões Nordeste e Centro-Oeste, abrangendo os domínios de Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica. Já *E. paufferense* apresenta a distribuição mais restrita, sendo encontrada em apenas um remanescente de Mata Atlântica, localizada em um brejo de altitude no estado da Paraíba (Figura 2). *E. bezerrae* teve registros em apenas dois estados, abrangendo os domínios Caatinga e Cerrado e *E. rosuliferum* ocorre nos estados do Ceará e Piauí, mas com registro somente no domínio da Caatinga (Figura 3).

Tabela 1. Espécies de *Erythroxylum* analisadas, com seus respectivos locais de ocorrência confirmada, domínios fitogeográficos e distribuição por tipo de vegetação.

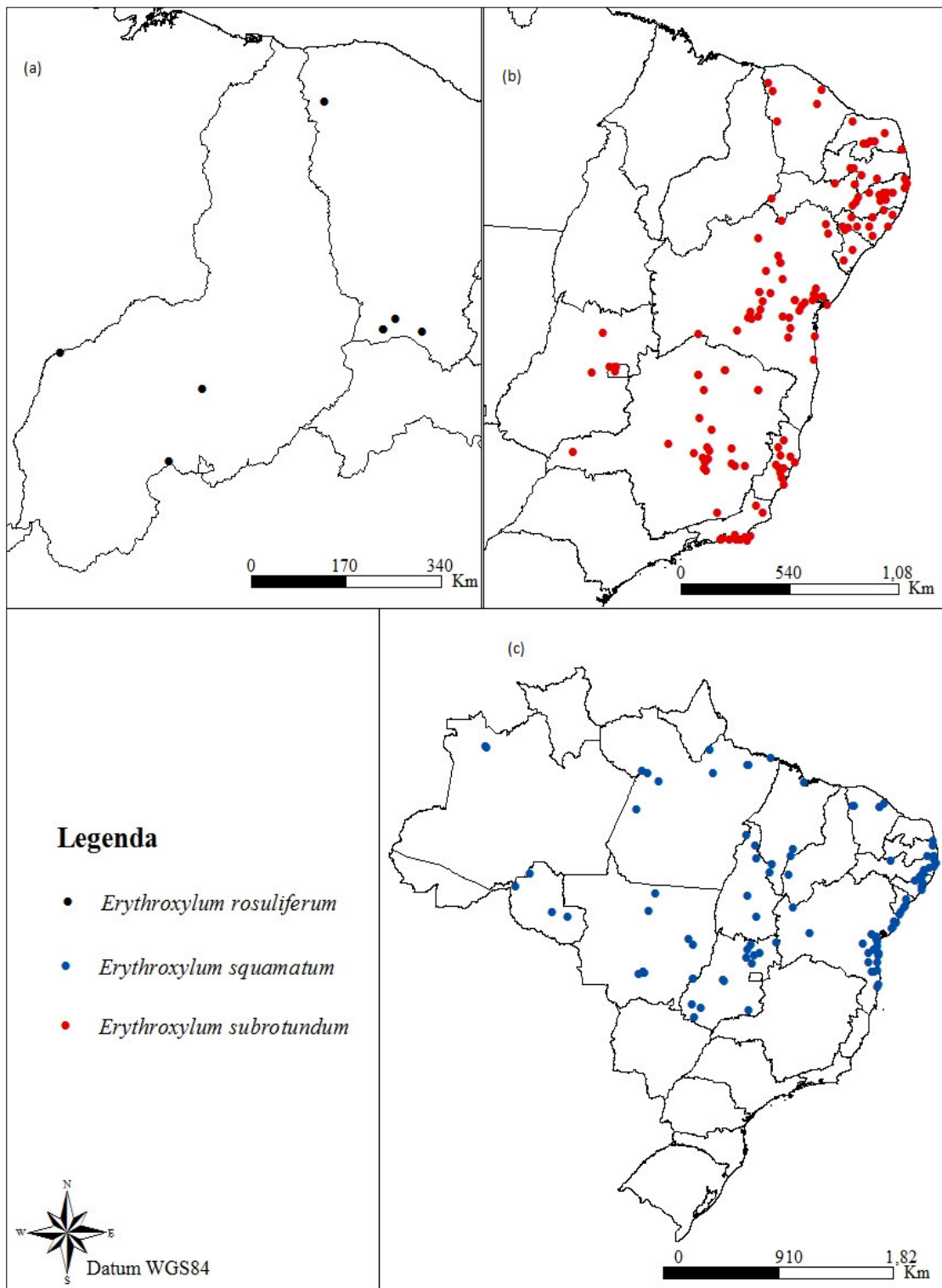
Espécie	Ocorrências confirmadas	Domínio fitogeográfico	Tipo de vegetação
<i>Erythroxylum citrifolium</i> A.St.-Hill.	Norte (Amazonas, Amapá, Pará, Rondônia, Roraima, Tocantins), Nordeste (Alagoas, Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Sergipe), Centro-Oeste (Goiás, Mato Grosso do Sul, Mato Grosso), Sudeste (Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo)	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica	Cerrado (lato sensu), Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila (= Floresta Pluvial)
<i>Erythroxylum squamatum</i> Sw.	Norte (Acre, Amazonas, Amapá, Pará, Rondônia, Roraima, Tocantins), Nordeste (Bahia, Ceará, Maranhão, Paraíba, Pernambuco, Piauí, Rio Grande do Norte, Sergipe), Centro-oeste (Goiás, Mato Grosso)	Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica	Cerrado (lato sensu), Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila (= Floresta Pluvial)
<i>Erythroxylum subrotundum</i> A.St.-Hill.	Nordeste (Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Rio Grande do Norte, Sergipe), Centro-oeste (Distrito Federal, Goiás), Sudeste (Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro)	Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica	Caatinga (stricto sensu), Campo Rupestre, Cerrado (lato sensu), Floresta Ciliar ou Galeria, Floresta Estacional Decidual, Floresta Estacional Semidecidual, Restinga, Vegetação Sobre Afloramentos Rochosos
<i>Erythroxylum bezerrae</i> Plowman	Nordeste (Ceará, Piauí)	Caatinga, Cerrado	Caatinga (stricto sensu), Carrasco, Cerrado (lato sensu), Floresta Estacional Decidual
<i>Erythroxylum paufferense</i> Plowman	Nordeste (Paraíba)	Mata Atlântica	Floresta Estacional Semidecidual
<i>Erythroxylum rosuliferum</i> O.E.Schulz	Nordeste (Ceará, Piauí)	Caatinga	Caatinga (stricto sensu), Carrasco

Fonte: Loiola & Costa-Lima (2015).



Fonte: Cordeiro 2016.

Figura 2. Distribuição das espécies (a) *Erythroxylum bezerrae* Plowman, (b) *E. paufferense* Plowman e (c) *E. citrifolium* A.St.-Hill. em território brasileiro.



Fonte: Cordeiro 2016.

Figura 3. Pontos de ocorrência georreferenciados em território brasileiro para *Erythroxylum rosuliferum* O.E.Schulz (a), *E. subrotundum* A.St.-Hill. (b) e *E. squamatum* Sw. (c)

Os dados de ocorrência e distribuição das espécies foram obtidos diretamente no campo com GPS (durante coletas de campo realizadas em municípios dos estados do Ceará e da Paraíba, no período de Março/2015 a Dezembro/2015), do tratamento taxonômico realizado por Plowman e Hensold (2004), das informações disponíveis no sítio Flora do Brasil (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB7680>) e a partir das informações depositadas nos herbários nacionais e internacionais disponíveis no Centro de Referência de Informação Ambiental (CRIA). Além dos dados disponibilizados online, foram examinadas as etiquetas das exsicatas dos espécimes depositados nos herbários EAC, HST, IPA, UFPE e UFRN (acrônimos segundo Thiers 2015).

Cada indivíduo representou dado de coleta de uma localidade diferente. As localidades foram selecionadas de forma a prover maior amplitude de condições ambientais e tipos ecossistêmicos.

Os dados de distribuição foram padronizados no sistema geodésico Datum WGS84. Quando as coordenadas geográficas associadas à localidade da coleta estavam ausentes, optou-se por utilizar as coordenadas municipais obtidas a partir da ferramenta Geoloc disponível no site do CRIA (SpeciesLink 2015).

A distribuição das espécies foi classificada em: ampla distribuição - espécies encontradas em mais de dois domínios fitogeográficos e distribuídas ao longo do território nacional; e distribuição restrita - espécies que demonstram preferências por habitats mais específicos, sendo encontrada em até dois domínios fitogeográficos e /ou duas regiões. Essa classificação se assemelha à utilizada por Boechat & Longhi-Wagner (2000).

Os mapas do território brasileiro foram obtidos a partir do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística- IBGE, com os limites dos Estados e a divisão dos domínios fitogeográficos (IBGE 2015). Para a modelagem e distribuição das espécies foi utilizado o programa MaxEnt 3.3.3 e o algoritmo de máxima entropia (Phillips *et al.* 2006).

3.4 Medição dos atributos funcionais

Para este estudo, três atributos foliares foram selecionados: área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e massa foliar por área (MFA). Esses atributos foram

escolhidos por serem eficientes indicadores das estratégias vegetais em ambientes distintos e pela possibilidade de serem quantificados em espécimes herborizados.

Foram analisados 22 indivíduos de *E. citrifolium*, 25 de *E. squamatum*, 18 de *E. subrotundum*, 21 de *E. rosuliferum*, 16 de *E. bezerrae* e 22 de *E. paufferense*. De cada indivíduo foram retiradas três folhas para cada análise. Em todos os casos, foram amostradas folhas maduras e totalmente expandidas, sem sintomas de patógenos e sem sinais de herbivoria (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013). Foram evitadas também as folhas que estivessem coladas na exsicata, uma vez que a cola pode adicionar massa às folhas e tornar mais difícil a separação das amostras do papel. Os pecíolos foram incluídos nas medições (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013).

A partir do material herborizado, foram determinadas AF, AFE e MFA. AF foi determinada a partir de imagens digitais geradas para cada folha com uma distância padronizada de 20 cm, usando-se uma câmera digital Kodak Easyshare K990, resolução 12 megapixel e calculada no programa ImageJ (Rasband 2012). Em seguida, as folhas foram pesadas em uma balança analítica da marca Acculab (precisão = 0.000g).

A AFE foi calculada segundo o protocolo proposto por Torrez *et al.* (2013). Para a utilização desse atributo em material herborizado é feito o seguinte cálculo:

$$\text{Log}_{10}(\text{AFE}_{\text{fresca}}) = -0.17 + 0.88 (\text{log}_{10}(\text{AFE}_{\text{seca}}))$$

Onde AFE_{seca} foi determinada pela razão entre a área seca da folha e sua massa seca.

A Massa foliar por área (MFA) foi calculada como a massa seca dividida pelo quadrado da área foliar (g.cm^{-2}).

As medições dos atributos seguiu o protocolo desenvolvido por Perez-Harguindeguy *et al.* (2013). Atualmente há um consenso entre os pesquisadores em utilizar um mesmo protocolo de coleta de atributos funcionais. A importância disso baseia-se em tornar análises regionais e globais mais confiáveis, possibilitando melhor manejo e conservação de ambientes terrestres (Belo 2013, dados não publicados).

3.5 Análise dos dados

Os dados de solo, clima e dos atributos foram submetidos ao teste de Shapiro-Wilk para a análise da normalidade da distribuição. Os dados de solo,

altitude, precipitação e temperatura média anual não apresentaram distribuição normal. Foi feita uma análise de correlação de Spearman entre os dados climáticos, a fim de saber quais estavam correlacionados. A variável altitude mostrou-se altamente correlacionada com precipitação e temperatura média anual ($p < 0.001$), sendo, portanto, excluída das análises seguintes. Para compreender a relação entre os atributos foliares e as variáveis ambientais, foi realizado o teste GLM (General Linear Model), tendo-se os atributos funcionais foliares como variáveis respostas.

Foram gerados vários modelos de interação entre as variáveis, sendo posteriormente aplicadas ANOVAs para verificar quais apresentavam o menor desvio residual, sendo utilizados os modelos a seguir:

- `glm(af~prec+tma+dist+sp+amb+solo,family=quasipoisson)->modelo1`
- `glm(afe~prec+tma+dist+sp+amb+solo,family=quasipoisson)->modelo2`
- `glm(mfa~prec+tma+dist+sp+amb+solo,family=quasipoisson)->modelo3`

Para a condução das análises estatísticas, foi utilizado o software R. Os gráficos foram gerados a partir dos softwares Past 3.11 (Hammer *et al.* 2001) e SigmaPlot 10.0.

4 RESULTADOS

A amplitude de variação para precipitação anual nos locais de registro das espécies foi de 665-2415 mm para *E. citrifolium*, de 992-2396 mm para *E. squamatum*, de 580-1800 mm para *E. subrotundum*, de 777-1419 mm para *E. rosuliferum*, de 1146-1162 mm para *E. bezerrae* e de 1075-1332 mm para *E. pauferrense*. Sendo observada maior amplitude de variação para as espécies de ampla distribuição (Figura 1a).

Já com relação à temperatura média anual, os valores encontrados nos pontos de ocorrências variaram de 21,4-26,1 °C para os indivíduos de *E. citrifolium*, de 21,2-27 °C para *E. squamatum*, de 20,3-25,9 °C para *E. subrotundum*, de 21,6-27 °C para *E. rosuliferum*, de 25,8-26,5 °C para *E. Bezerrae* e de 21,7-23,6 para *E. pauferrense* (Figura 1b).

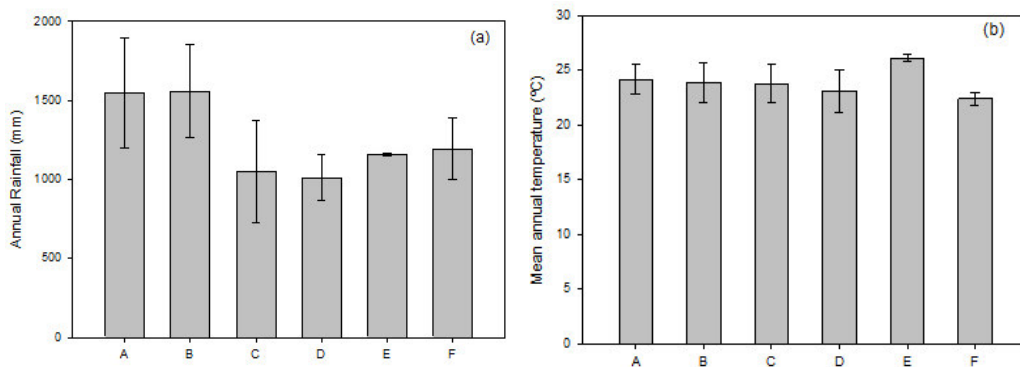


Figura 4. (a) Annual rainfall and (b) Mean anual temperature values registred at the areas of each *Erythroxylum* individual occurrence analyzed. (A) *E. citrifolium* A.St.-Hil.; (B) *E. squamatum* Sw.; (C) *E. subrotundum* A.St.-Hil.; (D) *E. rosuliferum* O.E.Schulz; (E) *E. bezerrae* Plowman e (F) *E. pauferrense* Plowman.

As espécies de ampla distribuição não apresentaram nicho preferencial, mas as de distribuição restrita (*E. rosuliferum*, *E. bezerrae* e *E. pauferrense*) foram registradas em locais de distribuição com características edafoclimáticas específicas. *Erythroxylum rosuliferum* ocorreu preferencialmente em solo do tipo latossolo vermelho-amarelo distrófico. No caso de *E. bezerrae*, o ambiente preferencial se dá no nos latossolos amarelo distrófico. *E. pauferrense* ocorre somente em solo do tipo argissolo vermelho-amarelo eutrófico.

Tabela 2. Tipos de solos encontrados nos pontos de ocorrência para as espécies de *Erythroxyllum* analisadas em território brasileiro.

<i>E. cltrifolium</i>	<i>E. squamatum</i>	<i>E. subrotundum</i>	<i>E rosuliferum</i>	<i>E. bezerrae</i>	<i>E. paufferense</i>
Yellow Argissolo amarelo distrófico	Argissolo amarelo distrófico	Argissolo amarelo distrófico	Argissolo vermelho-amarelo	Latossolo amarelo-distrófico	Argissolo vermelho-amarelo eutrófico
Argissolo vermelho-amarelo distrófico	Argissolo vermelho-amarelo distrófico	Argissolo amarelo distrófico	Latossolo amarelo-distrófico		
Latossolo amarelo-distrófico	Argissolo vermelho-amarelo eutrófico	Argissolo vermelho-amarelo distrófico	Latossolo vermelho-amarelo distrófico		
Luvissolo crômico	Latossolo amarelo-distrófico	Argissolo vermelho-amarelo eutrófico	Neossolo litólico distrófico		
Neossolo litólito eutrófico	Latossolo vermelho distrófico	Cambissolo háplico	Neossolo litólico eutrófico		
Planossolo háplico eutrófico	Latossolo vermelho-amarelo distrófico	Gleissolo háplico eutrófico			
	Luvissolo crômico	Luvissolo crômico			
	Neossolo litólito eutrófico	Neossolo litólico eutrófico			
		neossolo litótico distrófico			
		planossolo háplico eutrófico			

Observou-se significativa diferença nos valores dos atributos entre as diferentes espécies ($p < 0.001$), como observado na Figura 2. Houve diferença significativa também na variação de AF entre as espécies de ampla distribuição e de distribuição restrita ($p < 0.001$), mas o mesmo não ocorreu para AFE (Figura 3). A AF variou 96% a mais em espécies de distribuição ampla quando comparadas às de distribuição restrita. Em AFE, a variação foi pouco expressiva (9%). Da mesma forma, também ocorreu variação insignificante para MFA, sendo registrados 2% de variação entre as diferentes amplitudes de distribuição.

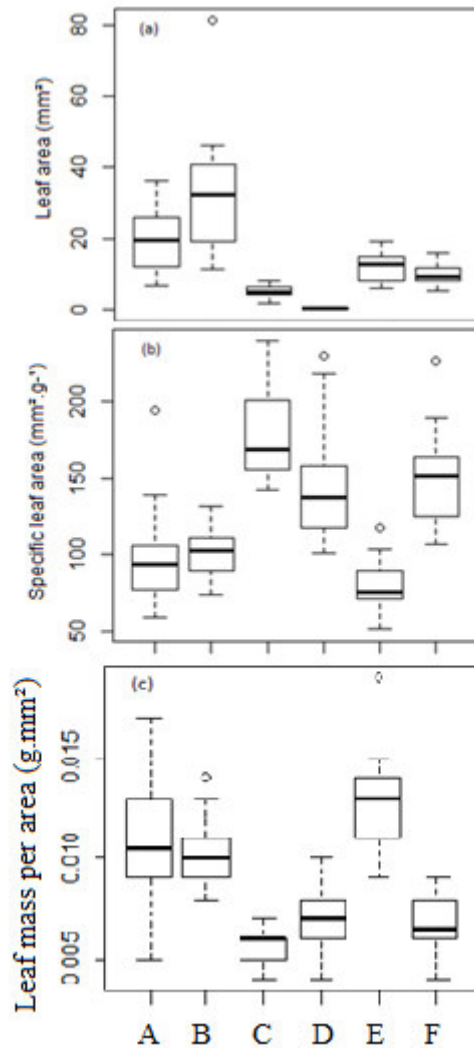


Figura 5. (a) Leaf area (mm²) (b) specific leaf area (mm²g⁻¹) and (c) leaf mass per área (g.mm²) in *Erythroxylum* species. A= *E. citrifolium* A.St.-Hil.; B= *E. squamatum* Sw.; C= *E. subrotundum* A.St.-Hil.; D= *E. rosuliferum* O.E.Schulz; E= *E. bezerrae* Plowman e F= *E. paufferrense* Plowman.

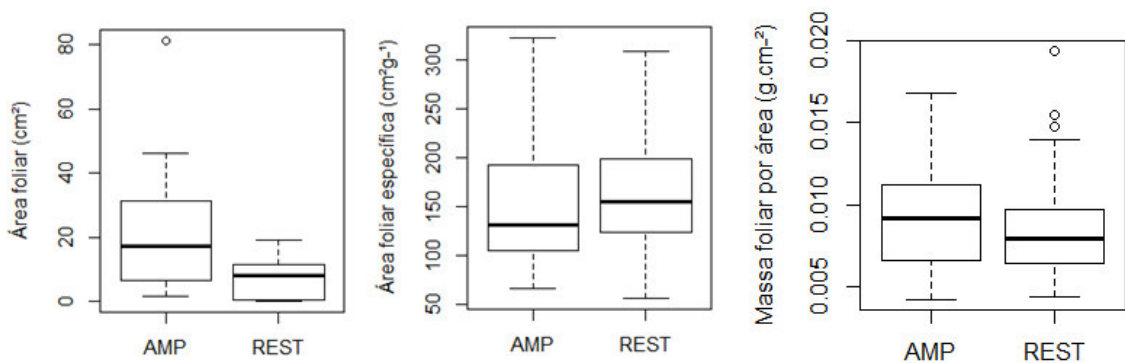


Figura 6. Área foliar (cm²), área foliar específica (cm²g⁻¹) e massa foliar por área (g.cm⁻²) nas espécies de *Erythroxylum* analisadas. AMP = distribuição ampla; REST = distribuição restrita.

Table 3. Leaf área (LA) and specific leaf área (SLA) range values found in *Erythroxylum* species from (w) wide-ranging distribution species and (n) narrow-ranging distribution species. Mean LA and SLA it is followed by the standard deviation value.

Species	Measurements					
	LA	SLA	MFA	Mean LA	Mean SLA	Mean LMA
<i>E. citrifolium</i> (w)	6,57 – 36,32	54,9 – 193,79	0,005– 0,016	19,71 ± 1,78	98,35 ± 6,47	0,01 ± 0,00059
<i>E. squamatum</i> (w)	11,4 – 81,21	73,77 – 131,4	0,0076– 0,013	31,47 ± 3,07	101,86 ± 3,48	0,010 ± 0,0003
<i>E. subrotundum</i> (w)	1,63 – 8,25	142,4 – 238,9	0,0041 – 0,007	5,11 ± 0,40	177,55 ± 6,48	0,0057 ± 0,00019
<i>E. bezerrae</i> (n)	6,05 – 19,2	51,55 – 117,25	0,0085 – 0,019	12,08 ± 0,96	80,83 ± 4,13	0,0128 ± 0,00065
<i>E. paufferense</i> (n)	5,34 – 16,02	107,07 – 225,09	0,0044 – 0,0093	9,91 ± 0,51	150,20 ± 5,88	0,0068 ± 0,00025
<i>E. rosuliferum</i> (n)	0,15 – 0,65	101,13 – 229,34	0,0043 – 0,0098	0,37 ± 0,03	146,84 ± 8,04	0,0071 ± 0,00035

Nas espécies de *Erythroxylum* analisadas, a AF aumentou diretamente com a precipitação ($p < 0,001$), como é possível observar na Figura 4. No entanto, apresentou fraca relação com a temperatura média anual (Figura 5).

As previsões para AFE (inferior em locais de menor precipitação) foram parcialmente suportados pelos dados encontrados nas espécies de *Erythroxylum* analisadas. AFE mostrou-se inversamente relacionada com a variável (Figura 6) e apresentou fraca relação com a temperatura média anual ($p = 0,054$, Figura 7).

Com relação à análise dos atributos relacionados aos tipos de solo, os menores valores de AFE ($59,40 - 117,25 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$) foram encontrados em latossolo amarelo distrófico e o maior valor foi observado em gleissolo háplico ($238,9 \text{ cm}^2\text{g}^{-1}$). Os maiores valores de MFA ($0,009 - 0,0194 \text{ g.cm}^{-2}$) foram encontrados em latossolo amarelo distrófico.

O maior valor de AF (81,21 cm²) foi encontrado em argissolo vermelho-amarelo distrófico e os menores valores de AF também estão relacionados ao latossolo amarelo distrófico.

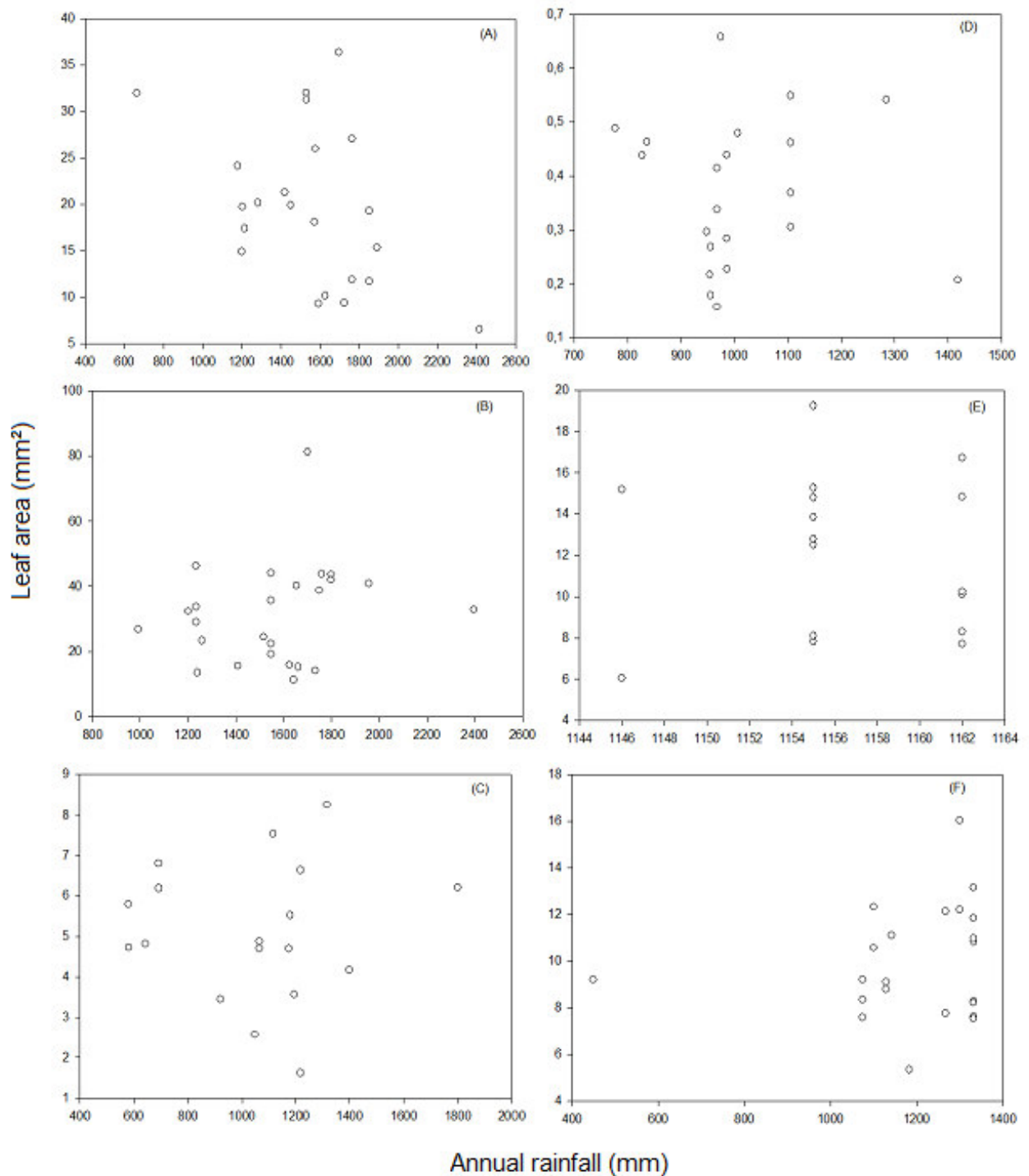


Figura 7. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar e precipitação anual para todas as espécies de *Erythroxylum*. —(A) *E. citrifolium* A.St.-Hil.; (B) *E. squamatum* Sw.; (C) *E. subrotundum* A.St.-Hil.; (D) *E. rosuliferum* O.E.Schulz; (E) *E. bezerrae* Plowman e (F) *E. paufferense* Plowman.

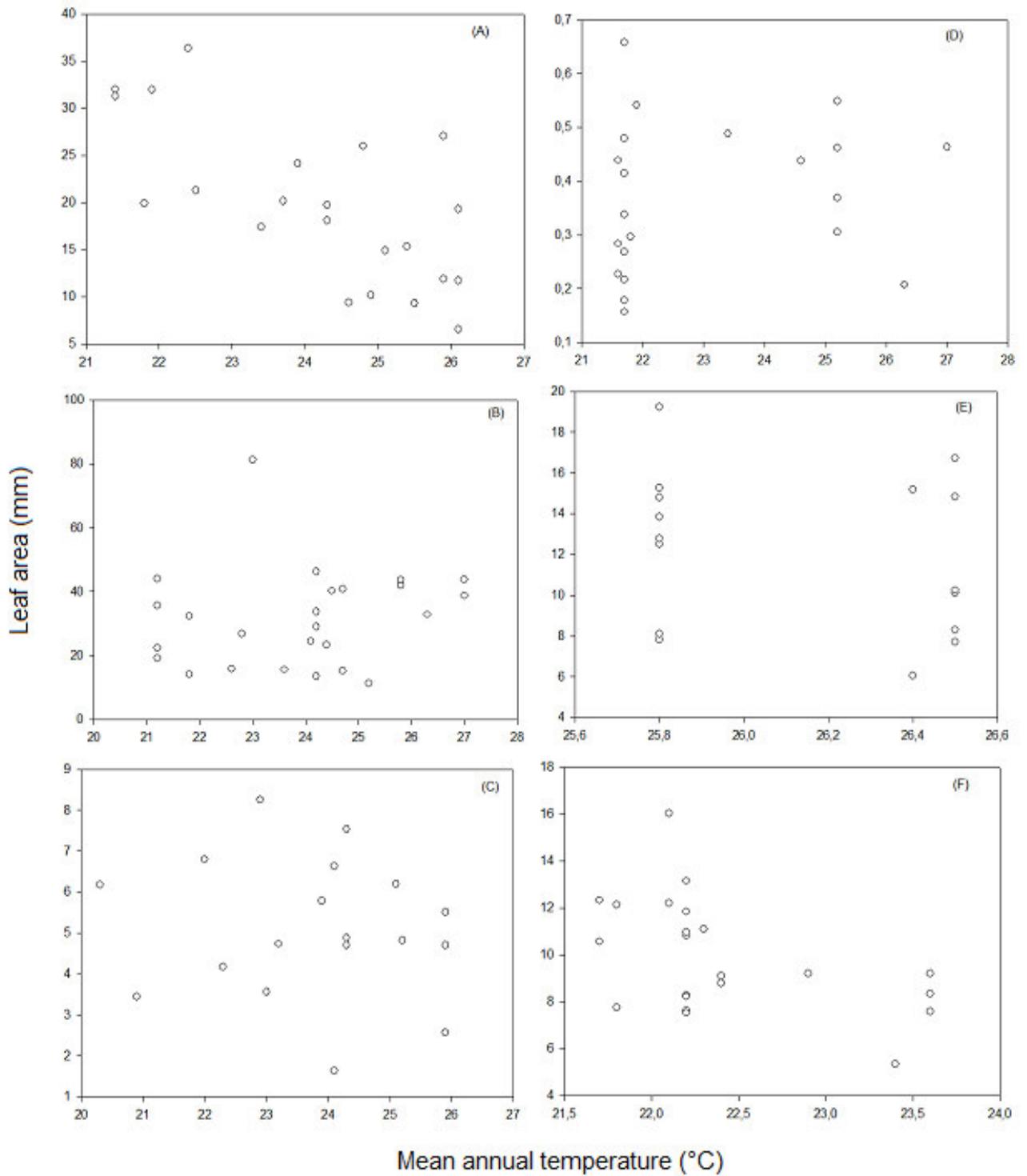


Figura 8. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar temperatura média anual para todas as espécies de *Erythroxylum*. –(A) *E. citrifolium* A.St.-Hil.; (B) *E. squamatum* Sw.; (C) *E. subrotundum* A.St.-Hil.; (D) *E. rosuliferum* O.E.Schulz; (E) *E. bezerrae* Plowman e (F) *E. paufferense* Plowman.

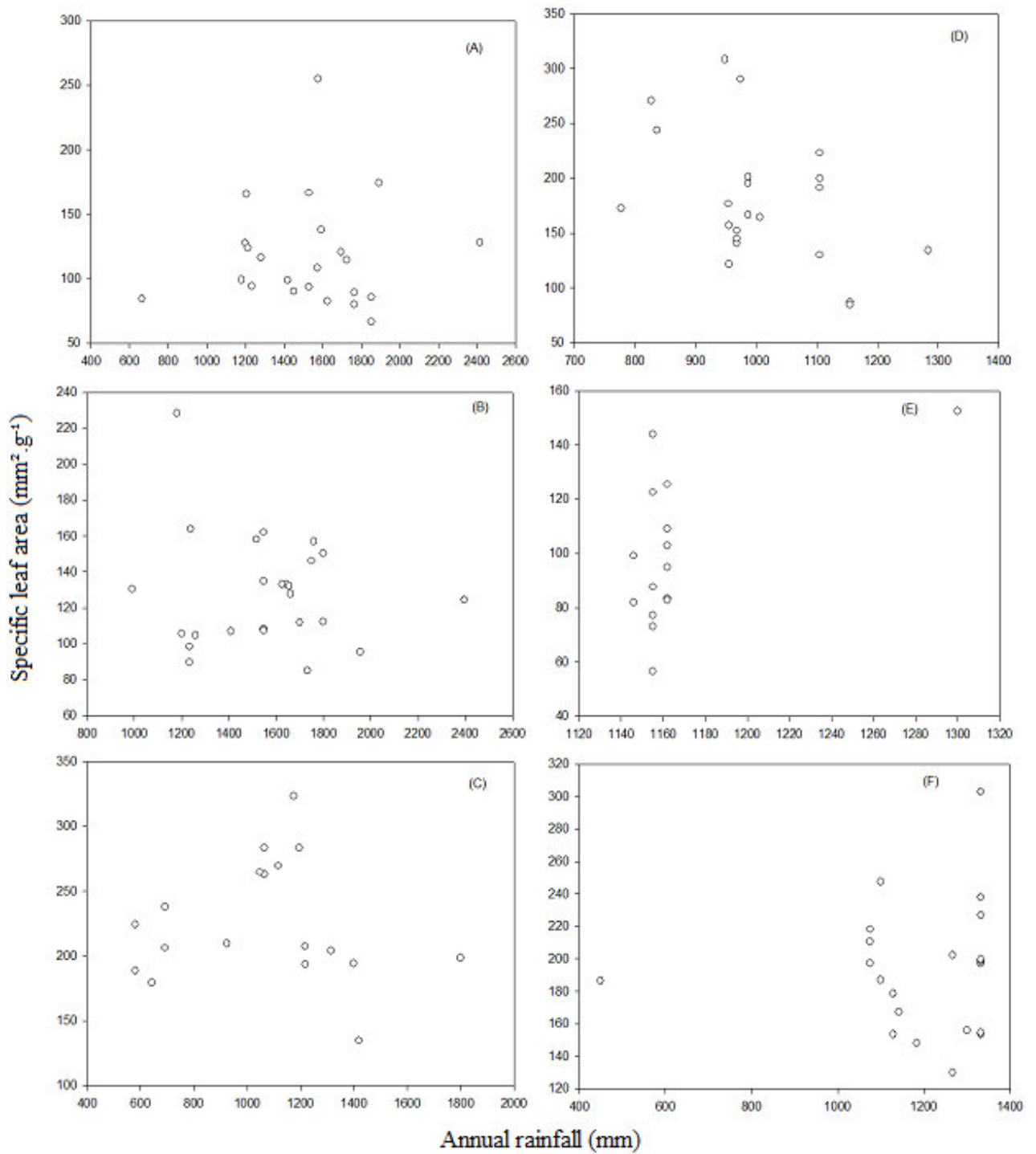


Figura 9. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar específica ($\text{mm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) e precipitação anual para todas as espécies de *Erythroxylum*. (A) *E. citrifolium* A.St.-Hil.; (B) *E. squamatum* Sw.; (C) *E. subrotundum* A.St.-Hil.; (D) *E. rosuliferum* O.E.Schulz; (E) *E. bezerrae* Plowman e (F) *E. paufferense* Plowman.

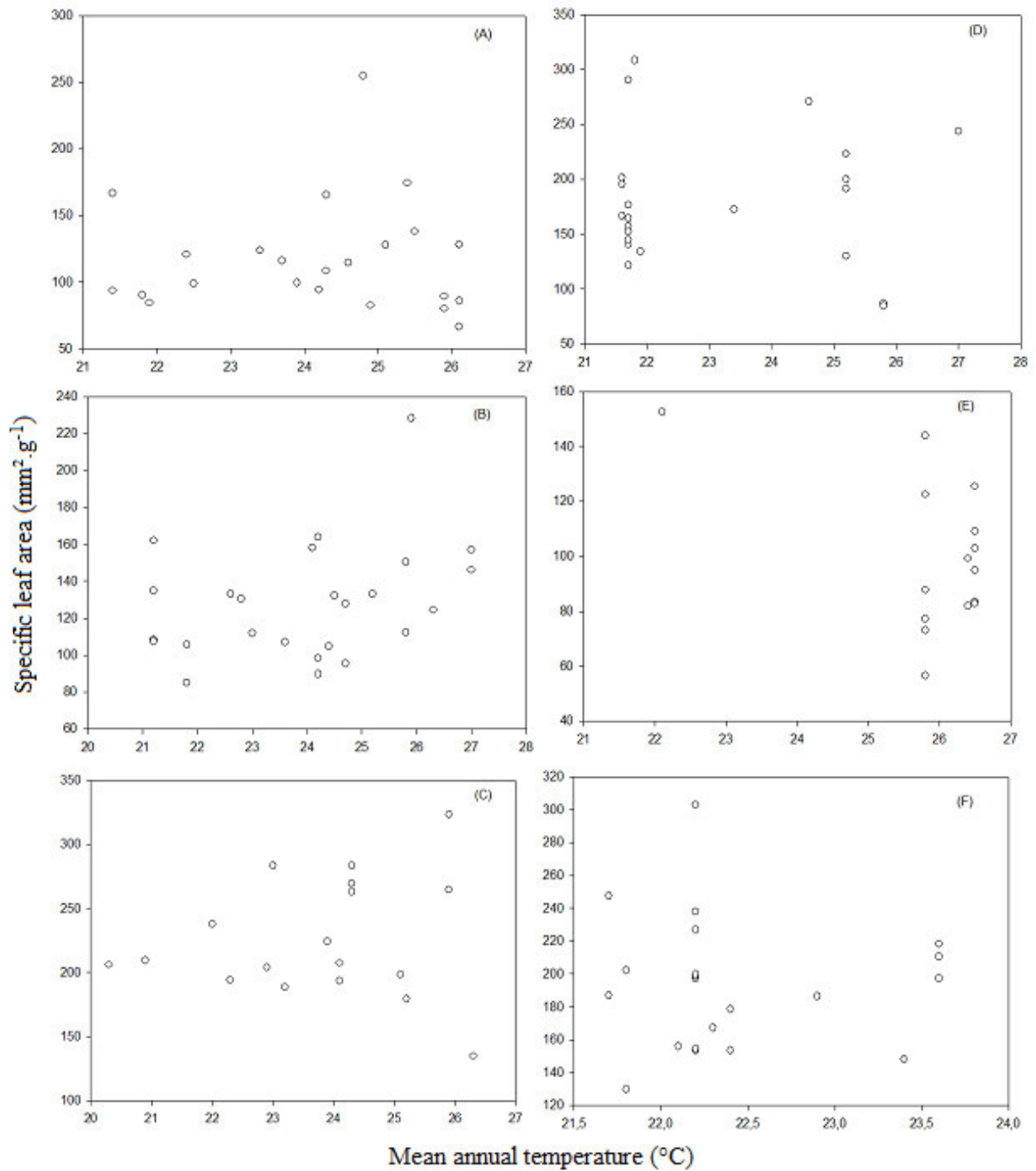


Figura 10. Resultado da análise de correlação de Spearman entre área foliar específica e temperatura média anual para *Erythroxylum*. (A) *E. citrifolium* A.St.-Hil.; (B) *E. squamatum* Sw.; (C) *E. subrotundum* A.St.-Hil.; (D) *E. rosuliferum* O.E.Schulz; (E) *E. bezerrae* Plowman e (F) *E. paufferense* Plowman.

5 DISCUSSÃO

As espécies de *Erythroxylum* com ampla distribuição apresentaram maior habilidade de ocorrer em ambientes mais heterogêneos e essa heterogeneidade ambiental tem, aparentemente, influenciado a distribuição das espécies *Erythroxylum citrifolium*, *E. squamatum* e *E. subrotundum*. Segundo Geng *et al.* (2012), espécies de ampla distribuição geralmente são capazes de usar grande variedade de recursos e de tolerar diferentes condições ambientais ou estresses fisiológicos, desenvolvendo-se, assim, em uma área maior. O contrário é observado nas espécies de distribuição restrita, que se adaptam a ambientes relativamente homogêneos. Da mesma forma, Murray *et al.* (2002) enfatizaram que espécies com diferentes tamanhos de áreas de distribuição podem responder diferentemente às variações ambientais a que estão submetidas. Já de acordo com Kruckeberg e Rabinowitz (1985) uma provável explicação para esses resultados é que espécies raras ocupam somente uma pequena fração da florística regional ou de um domínio geográfico.

Os atributos funcionais normalmente variam numa ampla escala espacial e temporal e refletem características adaptativas ao meio em que as espécies estão inseridas. Como já demonstrado por vários autores (Ackerly *et al.* 2003; Cianciaruso *et al.* 2011; Carlson *et al.* 2016), a resposta de uma planta ao estímulo ambiental é variável dentro e entre as espécies.

A ocorrência da variação também é admitida pelo fato das espécies apresentarem nichos preferenciais distintos. Reich (1992) afirmou que a AFE, por exemplo, varia bastante entre as espécies e que essa variação pode representar uma adaptação para a heterogeneidade ambiental que existe, tanto em escala local quanto global.

É possível verificar que os atributos foliares individuais podem variar consideravelmente para diferentes ambientes. A variação encontrada na AF entre os indivíduos de diferentes distribuições reflete a plasticidade encontrada para as espécies de ampla distribuição aqui estudadas. Mostra ainda a adaptação que sofreram ao longo do tempo, favorecendo sua colonização em ambientes bastante distintos.

A relação do aumento direto do tamanho da folha com a precipitação mostra uma importante adaptação do vegetal à disponibilidade de água do ambiente. Essa

adaptação permite que os indivíduos de ambientes áridos mantenham uma folha de menor tamanho, prevenindo a perda de água durante a fotossíntese, através do ajuste fisiológico.

Esse resultado é corroborado com estudos que destacam que a medida de área foliar, em geral, tende a reduzir com a diminuição da precipitação (Parkhurst; Loucks 1972; Dolph; Dilcher 1980; Wright *et al.* 2001; Picotte 2009). Parkhurst e Loucks (1972) demonstraram que uma diminuição no tamanho da folha pode também estar associada ao aumento da taxa de transpiração sob algumas condições. Os autores ainda sugerem que taxas de transpiração altas funcionam como adaptação à restrição hídrica, pois tendem a reduzir a reprodução, pelo menos quando a captação de água estiver em declínio. Swaine (1996) igualmente verificou que o tamanho das folhas pode ser definido pelo regime de precipitação.

Como a precipitação é um dos principais fatores que refletem adaptação dos vegetais ao estresse hídrico, AFE baixa em ambientes com menores níveis de precipitação pode ser considerada uma adaptação funcional, conferindo às folhas menor perda hídrica por transpiração.

Para este estudo, a variação encontrada para AFE e precipitação foi inversamente relacionada: quanto maior a precipitação, menor a AFE. Wright *et al.* (2004) sugeriram que uma provável explicação para AFE ser maior em ambientes de menor precipitação está relacionada à forma de crescimento do indivíduo. Esses autores verificaram, através de um levantamento de atributos foliares em mais de duas mil espécies, que a massa foliar por área pode ser maior em espécies que apresentam forma de crescimento arbustiva quando comparada às espécies herbáceas. Essa medida é o inverso de SLA, implicando que espécies arbustivas apresentem valores menores de SLA. Vale ressaltar que todas as espécies de *Erythroxylum* examinadas para este estudo têm forma de vida arbustiva ou arbórea. Pode ocorrer ainda que uma AFE mais alta esteja relacionada à esclerofilia. Reich *et al.* (1998) ao estudar seis biomas diferentes (de trópicos a tundra), encontraram que folhas mais delgadas ou menos densas (menor massa por volume) apresentaram valores de AFE menores.

A temperatura está intrinsecamente ligada à incidência de radiação e, de acordo com Poorter *et al.* (2010), folhas submetidas a maior incidência radiativa tendem a apresentar um esquema de respostas ecológicas característico, no qual se encontra menor área foliar específica. Segundo Poorter e Jong (1999) e Poorter *et*

al. (2009), espécies com alta AFE, geralmente, são encontradas em ambientes com forte competição por luz. Essas espécies exibem um retorno rápido dos investimentos da folha, mas têm baixa longevidade foliar. Em contrapartida, espécies com baixa AFE, normalmente, possuem lenta taxa metabólica, o que aumenta o tempo de vida foliar e maximiza o uso dos recursos adquiridos.

De acordo com Wright *et al.* (2001), espécies que se desenvolvem em solos de baixa fertilidade apresentam AFE mais baixa. Isso explica, portanto, os baixos valores de AFE encontrados nas espécies que se desenvolvem em latossolo amarelo distrófico. O latossolo amarelo distrófico caracteriza-se por ter textura cascalhenta, baixa fertilidade natural e ser bastante intemperizado; já os solos do tipo gleissolo háplico são hidromórficos e característicos de áreas alagadas (IBGE 2007).

O maior valor de AF foi encontrado em argissolo vermelho-amarelo distrófico. Os argissolos são solos pouco profundos e moderadamente drenados (IBGE 2007) e ocorrem quase sempre correlacionados ao ambiente de Mata Atlântica. Os menores valores de AF, assim como de AFE, estão relacionados ao latossolo amarelo distrófico.

É possível verificar que os atributos foliares individuais podem variar consideravelmente para diferentes ambientes. A variação encontrada na AF entre os indivíduos de diferentes distribuições reflete a plasticidade encontrada para as espécies de ampla distribuição estudadas. Mostra ainda a adaptação que sofreram ao longo do tempo, favorecendo sua colonização em ambientes bastante distintos.

6 CONCLUSÕES

Concluimos que Espécies de *Erythroxylum* com ampla distribuição em território brasileiro apresentaram variação significativa somente para o atributo área foliar, que a variação na precipitação e na altitude foi maior em espécies de ampla distribuição, mas para temperatura média anual a variação foi modesta. Em geral, a influência do clima nos atributos funcionais é modesta, apesar de que área foliar e área foliar específica possam ter mostrado pareamento substancial com a precipitação. Área foliar foi menor nos indivíduos ocorrentes em áreas savânicas. Os valores dos atributos variaram quanto ao tipo de solo em que as espécies se desenvolvem. Os menores valores de AF, AFE e os maiores valores de MFA estão relacionados ao latossolo amarelo distrófico; os maiores valores de AFE estão relacionados com gleissolo háplico, e o maior valor de AF foi encontrado em argissolo vermelho-amarelo distrófico.

7 PERSPECTIVAS FUTURAS

Alguns atributos foliares podem não responder, por si só, como as estratégias ecológicas atuam no favorecimento da distribuição dos indivíduos. Sendo assim, é primordial examinar mais respostas às condições ambientais a fim de compreender como os mecanismos de distribuição operam.

Estudos que abordem espécies de distribuição rara são importantes para se formar uma base científica capaz de desenvolver estratégias que busquem conservar as espécies ameaçadas de extinção, uma vez que estamos constantemente testemunhando o aumento no número de espécies cuja abundância e distribuição tem declinado.

Como não há registros de estudos que envolvam plasticidade fenotípica das espécies aqui estudadas e nem de outras espécies de *Erythroxylum*, seria interessante realizar mais estudos que averiguassem a plasticidade de cada espécie, bem com estudos genéticos e respostas anatômicas relacionadas aos atributos foliares e ao ambiente em que os indivíduos se encontram.

REFERÊNCIAS

REFERÊNCIAS

Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science* 164: 165-184.

Ackerly, D.D.; Cornwell, W.K. 2007. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within and among community components. *Ecology Letters* 10: 135-145.

Ackerly, D.D.; Dudley, S.A.; Sultan, S.E.; Schmitt, J.; Coleman, J.S.; Linder, C.R.; Sandquist, D.R.; Geber, M.A.; Evans, A.S.; Dawson, T.E. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *Bioscience* 50: 979-995.

Belo, R.M. 2013. Estudo da variação dos atributos foliares nos níveis intraindividual, intrapopulacional e interespecífico. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Boechat, S.C.; Longhi-Wagner, H.M. 2000. Padrões de distribuição dos táxons brasileiros de *Eragrostis* (Poaceae - Chloridoideae). *Revista Brasileira de Botânica* 23: 177-194.

Carlson, J.E.; Adams, C.A.; Holsinger, K.E. Intraspecific variation in stomatal traits, leaf traits and physiology reflects adaptation along aridity gradients in a South African shrub. *Annals of Botany*. 117: 195-207

Chiarello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropics. In: Medina, E.; Mooney, H.; Vazquez-Yanes, C. (Eds). *Physiological ecology of plants in the wet tropics*. Mexico: Springer. pp. 85-98.

Cianciaruso, M.V.; Silva, I.A.; Batalha, M.A.; Gaston, K.J.; Petchey, O.L. 2012. The influence of fire on phylogenetic and functional structure of woody savannas: moving from species to individuals. *Perspectives in Plant Ecology and Evolution Systematics*, 14: 205-216.

Cornelissen, J.H.C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D.E.; Reich, P.B.; ter Steege, H.; Morgan, H.D.; van der Heijden, M.G.A.; Pausas, J.; Poorter, H. 2003. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 51: 335-380

Costa-Lima, J.L.; Alves, M. Three new species in Brazilian *Erythroxylum* (Erythroxylaceae). *Phytotaxa* 192: 097-104.

- Daly, D. 2004. Erythroxylaceae, pp.143-145. In: Flowering Plants of Neotropics. (Smith, N., Mori, S.A., Henderson, A., eds.) Princeton University Press, New York.
- Danquah, J.A.; Appiah, M.; Ari, P. 2011. Eco-geographic Variation in Leaf Morphology of African Mahogany (*Khaya Anthotheca* and *Khaya Ivorensis*) Provenances in Ghana. *European Journal of Scientific Research* 51: 18-28.
- Diaz, S.; Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Dolph, G.E.; Dilcher, D.L. 1980. Variation in leaf size with respect to climate in the tropics of the Western Hemisphere. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 154-162.
- Fonseca, C.R.; Overton, J.M.; Collins, B.; Westoby, M. 2000. Shifts in trait combinations along rainfall and phosphorus gradients. *Journal of Ecology* 88: 964-977
- Freschet, G.T.; Cornelissen, J.H.C.; van Logtestijn, R.S.P.; Aerts, R. 2010. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology* 98: 362-373.
- Garnier, E; Laurent, G.; Bellmann, A.; Debain, S.; Berthelie, P.; Ducout, B.; Roumet, D.; Navas, M. L. 2001. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69-83.
- Geng, Y.; Wang, Z.; Liang, C.; Fang, J.; Baumann, F.; Kühn, P.; Scholten, T.; He, J.S. 2012. Effect of geographical range size on plant functional traits and the relationships between plant, soil and climate in Chinese grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 416-427.
- Givnish T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical trees, pp. 51–84. In *Physiological Ecology of Plants of the Wet Tropics* (Medina, E.; Mooney, H.A.; Vazquez-Yanes, C., eds.). *The Netherlands: Dr W. Junk, The Hague*.
- Givnish, T.L. 1987. Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 106: 131-160.
- Gratani, L. 1996. Leaf and shoot growth dynamics of *Quercus ilex* L. *Acta Oecologica*, 17: 17-27.
- Gratani, L. 2014. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany*, 2014: 1-17.
- Gratani, L.; Varone, L. 2004. Adaptive photosynthetic strategies of the Mediterranean maquis species according to their origin. *Photosynthetica*, 42: 551-558.
- Hammer, O.; Harper, D.A.T.; Rya, P.D. 2001. PAST: PaleontologicalStatistic software package for education and data analysis. *Paleontologia Eletronica*, 4: 1-9.

Disponível em: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm. Acesso em 16 Jan. 2016.

Hijmans, R.J.; Cameron, S.E.; Parra, J.L.; Jones, P.G.; Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978.

Instituto brasileiro de geografia e estatística (IBGE). 2015. Disponível em: http://geoftp.ibge.gov.br/mapas_tematicos. Acesso em 21 Jan 2016.

Instituto brasileiro de geografia e estatística (IBGE). 2007. Manual técnico de pedologia, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 2. Ed. Rio de Janeiro: Disponível em http://www.ibge.gov.br/home/geociencias/recursosnaturais/sistematizacao/manual_pedologia.shtm. Acesso em 05 Fev. 2016.

Instituto brasileiro de geografia e estatística (IBGE). 2012. Manual técnico da vegetação brasileira, Coordenação de Recursos Naturais e Estudos Ambientais. 2. Ed. Rio de Janeiro. Disponível em: ftp://geoftp.ibge.gov.br/documentos/recursos_naturais/manuais_tecnicos/manual_tecnico_vegetacao_brasileira.pdf. Acesso em 05 Fev. 2016.

Kruckeberg, A. R.; Rabinowitz, D. 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 447-479.

Loiola, M.I.B.; Agra, M.F.; Baracho, G.S.; Queiroz, R.T. 2007. Flora da Paraíba, Brasil: Erythroxylaceae Kunth. *Acta Botanica Brasilica*, 21: 473-487.

Loiola, M.I.B.; Costa-Lima, J.L. 2014. Erythroxylaceae in: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB111>. Acesso em: 15 Out. 2015.

Loiola, M.I.B. 2001. *Revisão taxonômica de Erythroxylum P. Browne sect. Rhabdophyllum O.E.Schulz (Erythroxylaceae Kunth)*. 238p. Tese de Doutorado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife.

Mark R (2004) Evolution. 3^a Ed. Blackwell Science, London

McGill, B.J.; Enquist, B.J., Weiher, E.; Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21: 178-185.

Murray, B.R.; Thrall, P.H.; Gill, A.M.; Nicotra, A.B. 2002. How plant life-history and ecological traits relate to species rarity and commonness at varying spatial scales. *Austral Ecology*, 27: 291-310.

Parkhurst, D.F.; Loucks, O.J. 1972. Optimal leaf size in relation to the environment. *Ecology*, 60: 505-537.

Pérez-Harguindeguy, N.; Díaz, S.; Garnier, E.; Lavorel, S.; Poorter, H.; Jaureguiberry, P.; Bret-Harte, M.S.; Cornwell, W.K.; Craine, J.M.; Gurvich, D.E.; Urcelay, C.; Veneklaas, E.J.; Reich, P.B.; Poorter, L.; Wright, I.J.; Ray, P.; Enrico, L.; Pausas, J.G.; Vos, A.C.de; Buchmann, N.; Funes, G.; Quétier, F.; Hodgson, C.J.G.; Thompson, K.; Morgan, H.D.; Steege, H.T.; Van-Der-Heijden, M.G.A.; Sack, L.; Blonder, B.; Poschlod, P.; Vaieretti, M. V.; Conti, G.; Staver, A. C.; Aquino, S.; Cornelissen, J.H.C. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167-234.

Phillips, S.J.; Anderson, R.P.; Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190: 231-259

Picotte, J.J.; Rhode, M.J.; Cruzan, B.M. 2009. Leaf morphological responses to variation in water availability for plants in the *Piriqueta caroliniana* complex. *Plant Ecology*, 200: 237-275.

Plowman, T. 1986. Four new species of *Erythroxylum* (Erythroxylaceae) from Northeastern Brazil. *Brittonia*, 38: 189-200.

Plowman, T.C.; Hensold, N. 2004. Names, types and distribution of neotropical species of *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), *Brittonia* 56: 1-53.

Poorter, H.; de Jong, R. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats of differing in productivity. *New physiology*, 143: 163-176

Poorter H.; Garnier E. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components, pp. 81-120. In: Handbook of functional Plant Ecology. New York: Marcel Dekker, Inc.

Poorter, H.; Niinemets, Ü.; Poorter, L.; Wright, I. J.; Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 82: 565-588.

Poorter, H.; Niinemets, Ü.; Walter, A.; Fiorani, F.; Schurr, U. 2010. A method to construct dose–response curves for a wide range of environmental factors and plant traits by means of a meta-analysis of phenotypic data. *Journal of Experimental Botany*, 61: 2043-2055.

Puglielli, G.; Crescente, M.F.; Frattaroli, A.R.; Gratani, L.; 2015. Leaf mass per area (LMA) as a possible predictor of adaptive strategies in two species of *Sesleria* (Poaceae): analysis of morphological, anatomical and physiological leaf traits. *Annales Botanici Fennici*, 52:135-143.

Rasband, W.S. 2012. ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA. Disponível em: <http://imagej.nih.gov/ij/>. Acesso em: 10 Set. 2014

R Development Core Team. 2010. R: A Language And Environment For Statistical Computing. *R. Foundation For Statistical Computing*. Vienna, Austria. Disponível em: <http://www.r-project.org>. Acesso em: 12 Set. 2015.

Reich, P.B.; Ellsworth, D.S.; Walters, M.B. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis–nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 12: 948-958.

Reich, P.B.; Walters, M.B.; Ellsworth, D.S. 1992. Leaf Life-Span in Relation to Leaf, Plant, and Stand Characteristics among Diverse Ecosystems. *Ecological monographs*, 62: 365-392.

Rodriguez, D.; Keltjens, W.G.; Goudriaan, J. 1998. Plant leaf area expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L) growing under low phosphorus conditions. *Plant and Soil*, 200: 227–240.

Schulz, O.E. 1907. Erythroxyllaceae. In: A. Engler. *Das Pflanzenreich* 4 134: 1-164.

SPECIESLINK – Sistema De Informação Distribuído Para Coleções Biológicas. 2016. Disponível em: www.splink.cria.org.br. Acesso em: 10 Set. 2015.

Swaine, M.D. 1996. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. *Ecology*, 84: 419-428.

Torrez, V.; Jørgensen, P, M.; Zanne, A.E. 2013. Specific leaf area: a predictive model using dried samples. *Australian Journal of Botany*. Publicação online. Disponível em: <http://www.publish.csiro.au/paper/BT12236.htm>. Acesso em: 20 Out 2015.

Thiers, B. 2015 [continuously updated]. *Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. Acesso em 20 Out. 2015.

Villar R.; Ruiz-Robledo J.; Ubera J.R.; Poorter H. 2013. Exploring variation in leaf mass per area (LMA) from leaf to cell: An anatomical analysis of 26 woody species. *American Journal of Botany*, 100: 1969-1980.

Weiher, E.; van der Werf, A.; Thompson, K.; Roderick, M.; Garnier, E.; Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, 10: 609-620.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and soil*, 199: 213-227.

Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M.; Ackerly, D.D.; Baruch, Z.; Bongers, F.; Cavender-Bares, J.; Chapin, T.; Cornelissen, J.H.C.; Diemer, M.; Flexas, J.; Garnier, E.; Groom, P.K.; Gulias, J.; Hikosaka, K.; Lamont, B.B.; Lee, T.; Lee, W.; Lusk, C.; Midgley, J.J.; Navas, M.L.; Niinemets, Ü.; Oleksyn, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Poot,

P.; Prior, L.; Pyankov, V.I.; Roumet, C.; Thomas, S.C.; Tjoelker, M.G.; Veneklaas, E. J.; Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428: 821-827.

Wright, I.J.; Reich, P.B.; Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15: 423-434.

Wright, I.J.; Westoby, M. 2002. Leaves at low versus high rainfall: coordination of structure, lifespan and physiology. *New Phytologist*, 155: 403-416.