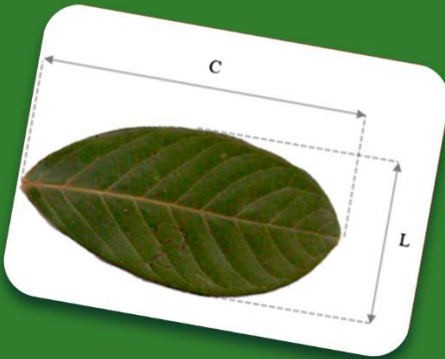
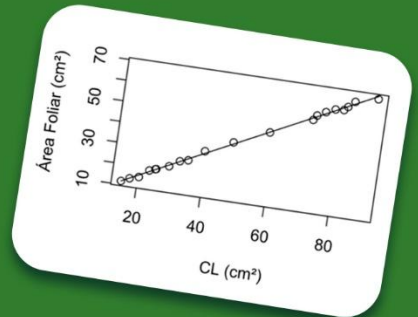


Edilson Romais Schimldt  
Vinicius de Souza Oliveira  
Sara Dousseau-Arantes



# MODELAGEM DA ÁREA FOLIAR INDIVIDUAL

1ª Edição



São José dos Pinhais  
BRAZILIAN JOURNALS PUBLICAÇÕES DE PERIÓDICOS E EDITORA  
2023



Edilson Romais Schmildt  
Vinicius de Souza Oliveira  
Sara Dousseau-Arantes  
Organizadores



**Modelagem da área  
foliar individual**

1º Edição

**Brazilian Journals Editora  
2023**

2023 by Brazilian Journals Editora  
Copyright© Brazilian Journals Editora  
Copyright do Texto© 2023 Os Autores  
Copyright da Edição© 2023 Brazilian Journals Editora  
Editora Executiva: Barbara Luzia Sartor Bonfim  
Diagramação: Sabrina Binotti Alves  
Edição de Arte: Os Autores  
Revisão: Os Autores

O conteúdo do livro e seus dados em sua forma, correção e confiabilidade são de responsabilidade exclusiva dos autores. Permitido o download da obra e o compartilhamento desde que sejam atribuídos créditos aos autores, mas sem a possibilidade de alterá-la de nenhuma forma ou utilizá-la para fins comerciais.

Conselho Editorial:

Profª. Drª. Fátima Cibele Soares - Universidade Federal do Pampa, Brasil.

Prof. Dr. Gilson Silva Filho - Centro Universitário São Camilo, Brasil.

Prof. Msc. Júlio Nonato Silva Nascimento - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Pará, Brasil.

Profª. Msc. Adriana Karin Goelzer Leining - Universidade Federal do Paraná, Brasil.

Prof. Msc. Ricardo Sérgio da Silva - Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.

Prof. Esp. Haroldo Wilson da Silva - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Brasil.

Prof. Dr. Orlando Silvestre Fragata - Universidade Fernando Pessoa, Portugal.

Prof. Dr. Orlando Ramos do Nascimento Júnior - Universidade Estadual de Alagoas, Brasil.

Profª. Drª. Angela Maria Pires Caniato - Universidade Estadual de Maringá, Brasil.

Profª. Drª. Genira Carneiro de Araujo - Universidade do Estado

da Bahia, Brasil.

Prof. Dr. José Arilson de Souza - Universidade Federal de Rondônia, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Maria Elena Nascimento de Lima - Universidade do Estado do Pará, Brasil.

Prof. Caio Henrique Ungarato Fiorese - Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Silvana Saionara Gollo - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Mariza Ferreira da Silva - Universidade Federal do Paraná, Brasil.

Prof. Msc. Daniel Molina Botache - Universidad del Tolima, Colômbia.

Prof. Dr. Armando Carlos de Pina Filho- Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil.

Prof. Dr. Hudson do Vale de Oliveira- Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Roraima, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Juliana Barbosa de Faria - Universidade Federal do Triângulo Mineiro, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Esp. Marília Emanuela Ferreira de Jesus - Universidade Federal da Bahia, Brasil.

Prof. Msc. Jadson Justi - Universidade Federal do Amazonas, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Alexandra Ferronato Beatrice - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Rio Grande do Sul, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Caroline Gomes Mâcedo - Universidade Federal do Pará, Brasil.

Prof. Dr. Dilson Henrique Ramos Evangelista - Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará, Brasil.

Prof. Dr. Edmilson Cesar Bortoletto - Universidade Estadual de Maringá, Brasil.

Prof. Msc. Raphael Magalhães Hoed - Instituto Federal do Norte de Minas Gerais, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Eulália Cristina Costa de Carvalho - Universidade Federal do Maranhão, Brasil.

Prof. Msc. Fabiano Roberto Santos de Lima - Centro Universitário Geraldo di Biase, Brasil.



Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Gabrielle de Souza Rocha - Universidade Federal Fluminense, Brasil.

Prof. Dr. Helder Antônio da Silva, Instituto Federal de Educação do Sudeste de Minas Gerais, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Esp. Lida Graciela Valenzuela de Brull - Universidad Nacional de Pilar, Paraguai.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Jane Marlei Boeira - Universidade Estadual do Rio Grande do Sul, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Carolina de Castro Nadaf Leal - Universidade Estácio de Sá, Brasil.

Prof. Dr. Carlos Alberto Mendes Moraes - Universidade do Vale do Rio do Sino, Brasil.

Prof. Dr. Richard Silva Martins - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Sul Rio Grandense, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ana Lúcia Tonani Tolfo - Centro Universitário de Rio Preto, Brasil.

Prof. Dr. André Luís Ribeiro Lacerda - Universidade Federal de Mato Grosso, Brasil.

Prof. Dr. Wagner Corsino Enedino - Universidade Federal de Mato Grosso, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Scheila Daiana Severo Hollveg - Universidade Franciscana, Brasil.

Prof. Dr. José Alberto Yemal - Universidade Paulista, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Adriana Estela Sanjuan Montebello - Universidade Federal de São Carlos, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Onofre Vargas Júnior - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Rita de Cássia da Silva Oliveira - Universidade Estadual de Ponta Grossa, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Leticia Dias Lima Jedlicka - Universidade Federal do Sul e Sudeste do Pará, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Joseina Moutinho Tavares - Instituto Federal da Bahia, Brasil

Prof. Dr. Paulo Henrique de Miranda Montenegro - Universidade Federal da Paraíba, Brasil.

Prof. Dr. Claudinei de Souza Guimarães - Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Christiane Saraiva Ogradowski - Universidade Federal do Rio Grande, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Celeide Pereira - Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Alexandra da Rocha Gomes - Centro Universitário Unifacvest, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Djanavia Azevêdo da Luz - Universidade Federal do Maranhão, Brasil.

Prof. Dr. Eduardo Dória Silva - Universidade Federal de Pernambuco, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Msc. Juliane de Almeida Lira - Faculdade de Itaituba, Brasil.

Prof. Dr. Luiz Antonio Souza de Araujo - Universidade Federal Fluminense, Brasil.

Prof. Dr. Rafael de Almeida Schiavon - Universidade Estadual de Maringá, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Rejane Marie Barbosa Davim - Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brasil.

Prof. Msc. Salvador Viana Gomes Junior - Universidade Potiguar, Brasil.

Prof. Dr. Caio Marcio Barros de Oliveira - Universidade Federal do Maranhão, Brasil.

Prof. Dr. Cleiseano Emanuel da Silva Paniagua - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Goiás, Brasil.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Ercilia de Stefano - Universidade Federal Fluminense, Brasil.

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)  
(Câmara Brasileira do Livro, SP, Brasil)**

Modelagem da área foliar individual / Edilson Romais Schmildt, Vinicius de Souza Oliveira, Sara Dousseau-Arantes. -- 1. ed. -- São José dos Pinhais, PR: Brazilian Journals, 2023.

Vários autores.

ISBN: 978-65-6016-001-9

DOI: 10.35587/brj.ed.0002124

1. Botânica - Estudo e ensino 2. Plantas - Anatomia 3. Plantas - Classificação 4. Plantas (Botânica) 5. Estatística – Análise de dados I. Schmildt, Edilson Romais. II. Oliveira, Vinicius de Souza. III. Dousseau-Arantes, Sara.

23-155234

CDD-581.4

Brazilian Journals Editora  
São José dos Pinhais – Paraná – Brasil  
[www.brazilianjournals.com.br](http://www.brazilianjournals.com.br)  
[editora@brazilianjournals.com.br](mailto:editora@brazilianjournals.com.br)

## APRESENTAÇÃO

A determinação da área foliar é utilizada em diversas pesquisas nas áreas das ciências agrárias, biológicas, ambientais e de saúde. Nem sempre a determinação pode ser feita por métodos destrutivos, principalmente quando se avalia o crescimento e o desenvolvimento de plantas. Assim, recorre-se a métodos não destrutivos e dentre esses, os que envolvem a modelagem da área foliar predominam na literatura. Em consequência disso, existem milhares de trabalhos científicos de modelagem da área foliar em diversas espécies.

Apesar da ampla gama de trabalhos científicos envolvendo a modelagem da área foliar, ainda é evidente que são escassos os trabalhos que trazem respostas à algumas perguntas sobre o tema, dentre os quais, enumeramos algumas: a) quais os recursos disponíveis para se medir a área foliar? b) os diferentes recursos têm a mesma eficiência? c) quais os modelos de regressão usar? d) qual o tamanho da amostra para se fazer a estimativa das equações? e) é necessário que seja feita validação? f) qual o tamanho da nova amostra para se fazer a validação? g) como fazer a implementação usando linguagem de computação?

Foi a necessidade das respostas às perguntas acima que motivou a escrita desse livro, intitulado *Modelagem da área foliar individual*. Foi escrito em seis capítulos: 1 – Área foliar: por que conhecer?; 2 – Morfologia das folhas e sua alometria; 3 – Recursos para se determinar a área foliar; 4 - Modelagem da área foliar: Obtenção das equações de estimativa por modelos lineares e não lineares utilizando o ambiente R; 5 - Modelagem: validação; 6 – Tamanho da amostra.

A linguagem de computação apresentada para as análises estatísticas apresentada no capítulo 4, é do ambiente R, que é de domínio público e de código fonte aberto.



Este livro com certeza poderá ser uma excelente fonte de consulta para aqueles que dependem dos trabalhos de modelagem de área foliar de forma não destrutiva.

Os organizadores

## ORGANIZADORES



### Edilson Romais Schmildt

Professor Titular na UFES desde 2016. Possui graduação em Agronomia pela UFES (1989), mestrado em Fitotecnia (1993) e doutorado em Genética e Melhoramento pela UFV (2000). Entre 2013 e 2014 realizou Pós-Doutoramento, passando pela UFV e Universidad de Almería, na Espanha. É professor nas disciplinas de Estatística Experimental, Genética na Agropecuária e Melhoramento de Plantas, atuando na graduação em Agronomia e Mestrado em Agricultura Tropical. A ênfase de pesquisa é em Análise de Dados e Melhoramento de Plantas.

E-mail: [edilson.schmildt@ufes.br](mailto:edilson.schmildt@ufes.br)



### Vinicius de Souza Oliveira

Técnico Agrícola com habilitação em Agricultura formado pelo Instituto Federal de Educação, Ciências e Tecnologia do Espírito Santo (IFES) - Campus Itapina (2010). Engenheiro Agrônomo pelo IFES - Campus Itapina (2017). Participou do Programa de Iniciação Científica (PIBIC, 2013 - 2017). Mestre em Agricultura Tropical pela Universidade Federal do Espírito Santo (CEUNES/UFES) (2020). Atualmente doutorando em Agronomia pela Universidade Federal do Espírito Santo - Campus Alegre (CCAUE/UFES). Tem experiência na área de ciências agrárias

com ênfase em fitotecnia, fruticultura tropical, análise de dados e estatística aplicada à pesquisa agrícola.  
E-mail: souzaoliveiravini@gmail.com



### **Sara Dousseau-Arantes**

Possui graduação em Agronomia e Mestrado e Doutorado em Fisiologia Vegetal pela Universidade Federal de Lavras. É pesquisadora em fisiologia de plantas cultivadas no Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural e professora e orientadora no curso de Agronomia no Centro Universitário FAESA e nos programas de pós-graduação em Agricultura Tropical e Biologia Vegetal na Universidade Federal do Espírito Santo e em Ciência, Tecnologia e Educação, na Faculdade Vale do Cricaré. Atua nas linhas de pesquisa de Fisiologia do Crescimento e Desenvolvimento de Plantas, Ecofisiologia Vegetal e Anatomia Vegetal. Atualmente estuda os mecanismos de respostas das plantas aos estresses ambientais e os fatores que induzem o desenvolvimento vegetativo e reprodutivo, visando desenvolver estratégias de manejo para aumento da tolerância aos estresses ambientais e da produtividade e qualidade de frutos de culturas como abacaxizeiro, mamoeiro, cacaueteiro, pimenteira-do-reino e cafeeiro.  
E-mail: saradousseau@gmail.com

## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO 1</b> .....	<b>2</b>
<b>ÁREA FOLIAR: POR QUE CONHECER?</b>	
<b>DOI: 10.35587/brj.ed.0002125</b>	
1. Introdução: a folha no contexto do corpo vegetal .....	3
1.1 A especialização das folhas para a fotossíntese .....	6
1.2 A plasticidade fenotípica foliar e a heterofilia .....	9
1.3 Importância de se conhecer a heterofilia foliar .....	12
1.4 Heterofilia em função da luminosidade e da concentração de CO <sub>2</sub> .....	14
1.5 Heterofilia em função do estresse hídrico .....	17
1.6 Heterofilia em função da variação térmica (ou estresse térmico).....	22
1.7 Heterofilia em função das mudanças de estágio vegetativo para o reprodutivo .....	26
1.8 Heterofilia em função da produção de bioativos .....	31
1.9 Heterofilia em função da deficiência nutricional e ao excesso de metais.....	33
<b>CAPÍTULO 2</b> .....	<b>51</b>
<b>MORFOLOGIA DAS FOLHAS E SUA ALOMETRIA</b>	
<b>DOI: 10.35587/brj.ed.0002126</b>	
2.1 Conceitos de alometria .....	52
2.2 Alometria foliar .....	53
2.3 Variação na alometria foliar em função do genótipo .....	54
2.4 Variações na alometria foliar em função do ambiente ...	60
2.5 Modelos alométricos para estimar a área foliar .....	66
<b>CAPÍTULO 3</b> .....	<b>84</b>
<b>RECURSOS PARA A DETERMINAÇÃO DA ÁREA FOLIAR</b>	
<b>DOI: 10.35587/brj.ed.0002127</b>	
3.1 Determinação da área foliar de forma destrutiva ou não destrutiva.....	85
3.2 Diferentes métodos de medir a área foliar a ser usada nos estudos de modelagem .....	86
3.2.1 Papel milimetrado.....	86

3.2.2 Método gravimétrico .....	89
3.2.3 Discos foliares .....	90
3.2.4 Medidor de área foliar LI-COR (Li-Cor, Lincoln, NE, USA) .....	91
3.2.5 Medidor de área foliar AM (ADC BioScientific Ltd.®, Hoddesdon, Hertfordshire, England) .....	93
3.2.6 Medidor de área foliar Delta (Delta-T Devices Ltd.®, Burwell, Cambridge, England) .....	94
3.2.7 Folhas escaneadas .....	96
3.2.8 Foto digital .....	104
3.3 Comparação dos métodos de medição da área foliar .	111
3.4 Recomendações .....	116
<b>CAPÍTULO 4 .....</b>	<b>122</b>
MODELAGEM DA ÁREA FOLIAR: OBTENÇÃO DAS EQUAÇÕES DE ESTIMATIVA POR MODELOS LINEARES E NÃO LINEARES UTILIZANDO O AMBIENTE R	
<b>DOI: 10.35587/brj.ed.0002128</b>	
4.1 Introdução à modelagem .....	122
4.2 Modelo de regressão linear .....	124
4.2.1 Modelo de primeiro grau ou linear simples.....	124
4.2.2 Modelo de segundo grau ou quadrática .....	130
4.3 Modelo de regressão não linear .....	134
4.3.1 Modelo potência .....	135
4.3.2 Exponencial .....	139
<b>CAPÍTULO 5 .....</b>	<b>146</b>
MODELAGEM: VALIDAÇÃO	
<b>DOI: 10.35587/brj.ed.0002129</b>	
5.1 Introdução.....	146
5.2 Índice de erros.....	148
5.3 Coeficiente de correlação (r) de Pearson.....	150
5.4 Coeficiente de determinação (R <sup>2</sup> ).....	152
5.5 Índice de concordância (d) de Willmott.....	154
5.6 Índice de desempenho (c) de Carmago e Sentelha.....	156
5.7 Análise de coeficientes .....	157

5.8 Teste $t$ de Student.....	158
<b>CAPÍTULO 6 .....</b>	<b>163</b>

### TAMANHO DA AMOSTRA

**DOI: 10.35587/brj.ed.0002130**

6.1 Existe alguma orientação sobre o número de folhas a serem usados para se estimar as equações? .....	163
6.2 Por que se tem usado quantidades diferentes de folhas na estimativa das equações?.....	165
6.4 Determinação do tamanho da amostra .....	186
6.5 Recomendações .....	192

## CAPÍTULO 1

### ÁREA FOLIAR: POR QUE CONHECER?

#### **Sara Dousseau-Arantes**

Engenheira Agrônoma, Doutora em Agronomia/Fisiologia Vegetal, Pesquisadora no Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural (INCAPER), lotada no Centro de Pesquisa, Desenvolvimento e Inovação Norte (CPDI Norte).

Contato: saradousseau@gmail.com

Lattes: <http://lattes.cnpq.br/6966978781439168>

#### **Thiago Corrêa de Souza**

Biólogo, Doutor em Agronomia/Fisiologia Vegetal, Professor na Universidade Federal de Alfenas, estando lotado no Instituto Ciências da Natureza (ICN).

Contato: thiago.souza@unifal-mg.edu.br

Lattes: <http://lattes.cnpq.br/2834667104138232>

#### **José Augusto Teixeira do Amaral**

Engenheiro Agrônomo, Doutor em Fitotecnia, com concentração em Fisiologia de Culturas, Professor aposentado da Universidade Federal do Espírito Santo.

Contato: jftamaral@yahoo.com.br

Lattes: <http://lattes.cnpq.br/7472064868690386>

#### **José Altino Machado Filho**

Engenheiro Agrônomo, Doutor em Produção Vegetal na área de concentração de Fisiologia Vegetal, Pesquisador no Instituto Capixaba de Pesquisa, Assistência Técnica e Extensão Rural (INCAPER), lotado no Centro de Pesquisa, Desenvolvimento e Inovação Norte (CPDI Norte).

Contato: altino.incaper@gmail.com

Lattes: <http://lattes.cnpq.br/6970783359192931>

### **Thayanne Rangel Ferreira**

Bióloga, Mestre e Doutoranda em Biologia Vegetal na área de concentração de Fisiologia Vegetal.

Contato: [thayannerangel85@gmail.com](mailto:thayannerangel85@gmail.com)

Lattes: <http://lattes.cnpq.br/2774515498172723>

### **Basílio Cerri Neto**

Biólogo, Mestre e Doutorando em Biologia Vegetal na área de concentração de Fisiologia Vegetal.

Contato: [basiliocerri@yahoo.com.br](mailto:basiliocerri@yahoo.com.br)

Lattes: <http://lattes.cnpq.br/6972071879062017>

## **1. Introdução: a folha no contexto do corpo vegetal**

As plantas são organismos capazes de interagir com o ambiente e ajustar o seu crescimento e desenvolvimento para sobreviver as variações ambientais a que são expostas (DEBONO; SOUZA, 2019). As plantas vivem em ambientes em constante mudança que geralmente são desfavoráveis ou estressantes para o crescimento e desenvolvimento (ZHU *et al.*, 2015). Os órgãos vegetais, constituídos pela raiz, caule e folha, são os módulos básicos que formam as plantas terrestres vasculares, possuem origem evolutiva e se especializaram na exploração dos recursos ambientais (HARRISON, 2017).

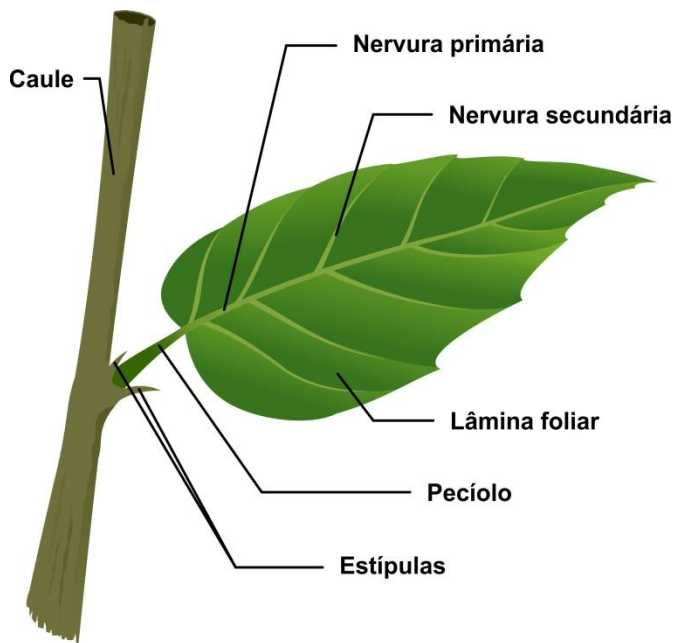
As raízes ancoram as plantas no chão e possuem padrões de crescimento que possibilitam a exploração do



solo, com morfologia e anatomia específicas adaptadas à captação eficiente e seletiva de água e nutrientes minerais (AUGSTEIN; CARLSBECKER, 2018). O caule possui forma bastante variada, podendo ser altamente ramificado ou em haste única, cujas funções principais são sustentar as folhas maximizando a arquitetura da parte aérea, efetuar o transporte de moléculas orgânicas e inorgânicas e mediar a sinalização entre folhas e raízes (PFAUTSCH; HÖLTTÄ; MENCUCCINI, 2015), além de sustentar a produção de frutos.

As folhas, assim como todos os órgãos acima do solo se originam do meristema apical da parte aérea, durante o desenvolvimento pós-embrionário das plantas (DU; GUAN; JIAO, 2018). São geralmente compostas pelo pecíolo e pelo limbo (lâmina foliar) (Figura 1), mas suas características morfológicas e fisiológicas variam bastante, possibilitando adaptação à diferentes habitats (ICHIHASHI; TSUKAYA, 2015). Possuem um programa básico comum de desenvolvimento, ajustado de maneira flexível às espécies, estádios de desenvolvimento e ambientes (BAR; ORI, 2015).

**Figura 1** – Morfologia básica de uma folha evidenciando o pecíolo, lâmina foliar (limbo), nervuras e estípulas.



**Fonte:** Os autores

A pressão ambiental forçou a especialização das folhas como órgão otimizado para fotopercepção, trocas gasosas, regulação térmica, fotossíntese e transporte de compostos orgânicos e inorgânicos diversos (OGUCHI *et al.*, 2018). Além disso, em algumas espécies as folhas podem ser propágulos (órgãos de reprodução assexuada). Para produzir estruturas que possam cumprir de maneira ideal essas funções, as plantas controlam com precisão o início, a forma

e a polaridade das folhas (DU; GUAN; JIAO, 2018). Portanto, embora os papéis sejam os mesmos, a morfologia e sistemas de desenvolvimento das folhas variam significativamente (TSUKAYA, 2018).

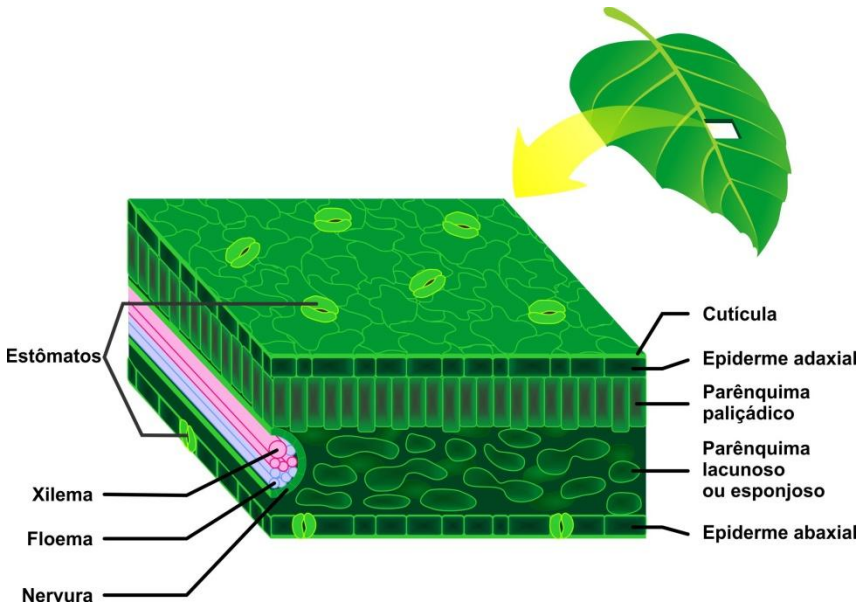
### 1.1 A especialização das folhas para a fotossíntese

As plantas adquirem a maior parte de sua energia da captura de luz pelas folhas e, por esse motivo, este órgão é especializado em fotossíntese (ICHIHASHI; TSUKAYA, 2015). As folhas evoluíram como órgãos fotossintéticos nas plantas terrestres, embora em algumas angiospermas perderam seu papel fotossintético, por exemplo, em alguns cactos e plantas parasitas (TSUKAYA, 2018). A forma da folha varia entre as espécies e pode ser influenciada por estresses bióticos ou abióticos (TSUKAYA, 2018). Na maior parte das espécies, as folhas são achatadas e funcionam como um painel solar, onde através do processo fotossintético, converte dióxido de carbono e água em carboidratos e oxigênio (DU; GUAN; JIAO, 2018).

O processo fotossintético ocorre dentro dos cloroplastos, organelas distribuídas em todas as partes verdes dos vegetais. Nas folhas estão presentes principalmente nos tecidos do mesofilo (ou clorênquima), que

em diversas espécies compreende os tecidos dos parênquimas paliçádico e esponjoso (Figura 2). A epiderme foliar não possui cloroplastos, exceto nas células guarda dos estômatos.

**Figura 2** – Esquema de uma secção transversal evidenciado os tecidos e estrutura anatômica básica de uma folha.



**Fonte:** Os autores

A primeira etapa da fotossíntese é denominada de fotoquímica e inicia com a interceptação da luz pelo limbo foliar e captura dos fótons pelos pigmentos fotossintéticos ancorados no tilacóide dos cloroplastos. Os fótons energizam os elétrons dos pigmentos fotossintéticos, na captação

fotossintética de luz, com subsequente oxidação fotoquímica da água e transporte de elétrons (OGUCHI *et al.*, 2018), gerando O<sub>2</sub>, ferredoxina reduzida, NADPH e ATP. Em seguida os produtos das reações fotoquímicas, ATP e NADPH, dissipam para o estroma dos cloroplastos onde são utilizados na redução enzimática do CO<sub>2</sub> atmosférico ao nível de carboidratos (TAIZ *et al.*, 2017).

A difusão interna do dióxido de carbono da atmosfera ocorre por meio de estruturas denominadas de estômatos (Figura 2), localizados na epiderme dos órgãos fotossintetizantes. A abertura dos poros estomáticos é controlada por células guarda responsivas aos sinais internos e externos, que permitem a regulação do influxo de dióxido de carbono.

Os pigmentos fotossintéticos possibilitam a absorção dos comprimentos de onda da luz que coincidem com o espectro do visível, mas a molécula da clorofila absorve fortemente luz nas regiões do azul (cerca de 430 nm) e do vermelho (cerca de 660 nm) do espectro, de modo que parte da luz verde é refletida o que dá às plantas a coloração verde (TAIZ *et al.*, 2017).

Grande parte da variação nas folhas pode ser explicada pela necessidade de maximizar sua eficiência

fotossintética para a sobrevivência sob determinadas restrições ambientais (TSUKAYA, 2018).

## 1.2 A plasticidade fenotípica foliar e a heterofilia

A capacidade das plantas de alterarem a morfologia e a fisiologia dos órgãos em resposta às condições ambientais é denominada de plasticidade fenotípica (BRADSHAW, 1965; FORSMAN, 2015). As condições ambientais adversas incluem estresse biótico, como infecção por patógenos e ataque de herbívoros, e estresse abiótico, como secas, calor, frio, deficiência de nutrientes e excesso de sal ou metais tóxicos como alumínio, arseniato e cádmio no solo (ZHU, 2016).

A resposta das plantas a estes fatores ambientais é mediada por mecanismos de sinalização que incluem mensageiros químicos e físicos, como moléculas de RNA, peptídeos e proteínas, fitormônios, sinais elétricos, pressão de turgor, cálcio, óxido nítrico e espécies reativas de oxigênio (CHOI *et al.*, 2017; GILROY *et al.*, 2016; TAKAHASHI; SHINOZAKI, 2019). Os mecanismos de sinalização permitem que as plantas modulem o seu desenvolvimento, respondendo e se adaptando aos fatores ambientais por meio de respostas de curto prazo para evitar danos graves e

adaptações de longo prazo para adquirir tolerância ao estresse em todo o nível da planta (TAKAHASHI; SHINOZAKI, 2019).

Para sobreviver às condições ambientais desfavoráveis, as plantas desenvolveram estratégias para permitir um equilíbrio entre crescimento, reprodução e sobrevivência (PRASCH; SONNEWALD, 2015). A plasticidade tem uma base genética, podendo favorecer a sobrevivência e a colonização de novos ambientes, no entanto, as respostas plásticas nem sempre são necessárias ou suficientes nesses contextos (HENDRY, 2016). Portanto, nem sempre a plasticidade fenotípica pode ser considerada uma vantagem adaptativa, pois além dos limites genéticos, os custos das alterações morfofisiológicas podem ser elevados. De uma maneira geral, quanto maiores as mudanças plásticas e quanto mais inéditas e estressantes forem as condições ambientais, maior o custo da plasticidade (HENDRY, 2016).

A forma dos órgãos das plantas é definida geneticamente, mas possuem plasticidade fenotípica em função das condições ambientais a que são sujeitas. Pode haver um ajuste ao seu ambiente alterando as características fisiológicas das células, a morfologia externa e a anatomia das folhas, caules e raízes, bem como o investimento relativo

da biomassa em cada um desses órgãos (POORTER; RYSER, 2015). No entanto, respostas coordenadas entre raízes e folhas em todo o nível da planta permanecem desconhecidas (TAKAHASHI; SHINOZAKI, 2019). Devido à necessidade de uma quantidade mínima de folhas, caules e raízes para funcionar corretamente, as plantas exibem maior capacidade de alterar sua morfologia do que sua alocação de biomassa (POORTER; RYSER, 2015).

A folha de diversas espécies é um órgão que possui elevada plasticidade, alterando a suas características morfológicas e fisiológicas para otimizar a utilização dos recursos ambientais (ICHIHASHI; TSUKAYA, 2015). Portanto, as folhas se adaptam às condições de desenvolvimento e por este motivo, verifica-se que existe um padrão de tamanho de folhas conforme a distribuição geográfica das plantas. As espécies de folhas grandes predominam em ambientes úmidos, quentes e ensolarados, enquanto as espécies de folhas pequenas são encontradas em altas latitudes e elevações e em ambientes áridos (WRIGHT *et al.*, 2017).

A plasticidade fenotípica exibida como alteração da forma da folha em resposta a condições ambientais é denominada heterofilia (NAKAYAMA; SINHA; KIMURA, 2017). Diversos genes, fitormônios e propriedades mecânicas



modulam o desenvolvimento das folhas (DU; GUAN; JIAO, 2018). Os principais fitormônios envolvidos na heterofilia são as auxinas, as giberelinas, o ácido abscísico e o etileno (NAKAYAMA; SINHA; KIMURA, 2017).

Variações de água, luz, temperatura e salinidade são os principais fatores ambientais que afetam a distribuição geográfica das plantas na natureza, limitam a produtividade das plantas na agricultura e ameaçam a segurança alimentar (ZHU, 2016). Dentre esses fatores, Nakayama, Sinha e Kimura (2017) citam que os mais relacionados com a heterofilia são a intensidade e qualidade da luz, a temperatura e a disponibilidade de água.

### 1.3 Importância de se conhecer a heterofilia foliar

As folhas são fundamentais para a produção de assimilados e energia utilizados para o crescimento e o desenvolvimento das plantas e para a sobrevivência frente aos estresses ambientais. É compreender como as plantas percebem os sinais ambientais e se adaptam a condições adversas são questões biológicas fundamentais (ZHU, 2016). O entendimento dos processos morfológicos e fisiológicos foliares das plantas e como ela responde as condições ambientais auxiliam na definição de estratégias de manejo

mais eficientes, uma vez que possibilita a extrapolação para diferentes condições de cultivo. Além disso, melhorar a resistência ao estresse das plantas é fundamental para a produtividade agrícola e também para a sustentabilidade ambiental, porque as culturas com baixa resistência demandam mais insumos e, portanto, sobrecarregam o meio ambiente (ZHU, 2016). Ou seja, conhecendo as modificações morfofisiológicas das folhas (aqui, ressalta-se a heterofilia) podemos entender os mecanismos de tolerância e encontrar características-chaves para a fenotipagem de plantas a estresses ambientais.

Neste contexto, avaliar a heterofilia em estudos agrícolas e ecológicos auxilia na definição de estratégias de manejo eficiente na preservação ambiental, bem como possibilita estimar a produtividade e a plasticidade das plantas nas comunidades agrícolas ou naturais. A heterofilia foliar pode ser avaliada mediante a medição da área foliar, medida de fácil obtenção e que pode ser avaliada por diversos métodos e com custo reduzido. Com base na área foliar podem ser calculadas diversas relações para se determinar a heterofilia foliar, como área foliar específica (razão entre área da folha fresca e a massa seca da folha), índice de área foliar (razão entre a área foliar total por unidade de solo ocupada) e índice foliar (razão entre comprimento e largura da folha).

Como a estrutura e a função dos órgãos são interligadas, é possível compreender a heterofilia em função das variações ambientais, conhecendo-se as funções deste órgão.

#### 1.4 Heterofilia em função da luminosidade e da concentração de CO<sub>2</sub>

Além da fundamental importância da luz na fotossíntese, ela atua também como sinalizador ambiental que informa as plantas sobre o meio ambiente, gerando grandes mudanças no desenvolvimento, respostas como fotomorfogênese, indução fotoperiódica da floração, fototropismo e fuga do sombreamento (GELDEREN; KANG; PIERIK, 2018). Os comprimentos de onda na região do azul, vermelho e vermelho distante do espectro luminoso influenciam diretamente na fotomorfogênese, um processo reprimido e que proporcionam alterações morfológicas que garantem maior eficiência no uso da radiação (CASAL; CANDIA; SELLARO, 2013).

Os fotorreceptores foliares, principalmente os fitocromos e os criptocromos, percebem alterações na razão vermelho/vermelho distante e na região do azul do espectro de luz e induzem alterações na expressão gênica que

suprimem os genes envolvidos nas respostas fotomorfogênicas e as plantas expressam o fenótipo conhecido como “síndrome do estiolamento” (FRANKLIN, 2016). Dentre as características deste fenótipo, verifica-se que a restrição luminosa induz aumento na área foliar, como estratégia para otimizar a interceptação de fótons. As giberelinas são a principal classe hormonal que promove aumento na área foliar (DU; GUAN; JIAO, 2018).

O ambiente restritivo na radiação solar induz direcionamento dos recursos para investimento na expansão do limbo foliar e no crescimento da parte aérea, que pode ser uma estratégia adaptativa, mas que de longo prazo pode se tornar desvantajosa, pois reduz a capacidade reprodutiva. Este tipo de resposta ocorre nas plantas denominadas “plantas de sol”, que desenvolvem a estratégia de fuga ao sombreamento, ou seja, espécies que demandam luz apresentam maior plasticidade (YUAN *et al.*, 2016).

Liu *et al.* (2016) efetuaram um estudo para verificar se a plasticidade da área foliar ajuda as plantas a manter um alto desempenho quando sombreadas, e comprovaram que espécies com maior plasticidade foram menos capazes de manter a biomassa à sombra. Ou seja, houve um investimento em área foliar concomitante a redução da biomassa das plantas.

Em baixa intensidade luminosa, a fotossíntese e, conseqüentemente, o crescimento das plantas são reduzidos (YUAN *et al.*, 2016). Portanto, diversas espécies vegetais apresentam heterofilia em função de variações no ambiente luminoso, tanto a intensidade como a qualidade da radiação (NAKAYAMA; SINHA; KIMURA, 2017). Devido a resposta das plantas em função da radiação, a definição de estratégias de manejo como a densidade de plantio (XUE *et al.*, 2015), manejo de poda (D'ANGELO; BASTOS; CUQUEL, 2017), intensidade de pastejo (WANG *et al.*, 2017) e escolha de arranjos agroflorestais (ZHU *et al.*, 2015), utilizam avaliações dos atributos foliares como variáveis analisadas mostrando sua importância.

O cultivo sob malhas fotosseletivas também afeta as características foliares e, é uma estratégia de manejo utilizada para aumentar a produtividade de hortaliças, como por exemplo, no uso de malha vermelha melhora a produtividade e a qualidade dos frutos do *Solanum lycopersicum* 'Vedetta' (ILIC *et al.*, 2014) e *Capsicum annuum* L. (ILIC *et al.*, 2017).

Esse aumento na área foliar também é induzido pelo aumento na concentração de gás carbônico, também como estratégia para otimizar a captura e aumentar a eficiência da fotossíntese. Porém, da mesma maneira que o observado

pela redução na radiação, observa-se correlação inversamente proporcional entre área foliar e produtividade. Srinivasan, Kumar e Long (2017), citam que o aumento na concentração de gás carbônico devido as mudanças climáticas, faz com que as cultivares de soja atuais tenham maior área foliar e conseqüente menor produtividade. Portanto, sugerem que é necessário investimentos em bioengenharia para desenvolvimento de genótipos com áreas foliares reduzidas.

### 1.5 Heterofilia em função do estresse hídrico

Nas folhas também ocorre outro processo fisiológico importante para o crescimento e o desenvolvimento das plantas, que envolve as trocas gasosas de CO<sub>2</sub> e O<sub>2</sub>, incluindo a transpiração, que resulta na perda de água na forma de vapor. O déficit de pressão de vapor é a força motriz da transpiração nas plantas, portanto, temperaturas mais altas aumentam a demanda dos sistemas hidráulicos da planta para transportar água das raízes para os locais de evaporação nas folhas (BLACKMAN *et al.*, 2017).

A abertura estomática potencialmente desidrata a folha, e a capacidade dos estômatos de permanecer abertos para a fotossíntese depende da capacidade da planta de

substituir essa água (SCOFFONI *et al.*, 2016). Portanto, ambientes com limitação hídrica podem limitar severamente o crescimento e o desenvolvimento das plantas. Para se adaptar às condições de seca, as plantas desenvolveram evolutivamente diversas estratégias morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (BASU *et al.*, 2016).

Como a maior parte da transpiração da planta ocorre pela via estomática e a grande maioria dos estômatos estão distribuídos nas folhas, a regulação deste órgão é uma via importante de tolerância ao estresse hídrico. Diversas modificações anatômicas podem surgir como estratégias de adaptação das folhas das plantas que se desenvolvem sob limitação hídrica, citando-se as mudanças nas propriedades do xilema, como redução do diâmetro e aumento na densidade; redução no número e tamanho dos estômatos; alteração das propriedades da parede celular e aumento da lignificação das folhas (BASU *et al.*, 2016; BRESTA *et al.*, 2018; SCOFFONI *et al.*, 2016).

Na morfologia externa da folha podem acontecer respostas rápidas para reduzir a transpiração ou de longo prazo, variáveis conforme o genótipo, estágio de desenvolvimento, período e intensidade de estresse. A plasticidade foliar em função do estresse hídrico é de particular interesse, pois a flexibilidade dessas características

ajuda a prever a amplitude das variações climáticas na qual uma planta pode prosperar (CHIN; SILLETT, 2016).

Uma das estratégias de curto prazo é o movimento foliar, que mantém as folhas paralelas a incidência da radiação, reduzindo a temperatura foliar e, conseqüentemente a demanda evaporativa. A redução na área foliar também é uma das estratégias utilizadas para reduzir a transpiração sob déficit hídrico e o ácido abscísico (ABA) está envolvido nesse processo, que pode ser alcançada pela queda de folhas e/ou pela redução no crescimento da parte aérea, seja pelo menor número e tamanho de folhas e de ramos (BASU *et al.*, 2016). A expansão e crescimento celular nas plantas são altamente dependentes da disponibilidade de água, por esse motivo, a redução do turgor em função do déficit hídrico, promove redução no crescimento, principalmente na parte aérea.

Segundo Wolfe, Sperry e Kursa (2016) as folhas atuam como “fusíveis hidráulicos”, que se desprendem quando as plantas atingem um potencial hídrico criticamente baixo, retardando a perda de água, estabilizando o potencial hídrico da planta e protegendo contra a perda de condutividade hidráulica induzida por cavitação dos tecidos de custo mais elevado para a reposição, como o caule e os ramos. Esta queda de folhas também possibilita a eliminação das folhas



menos adaptadas e posterior renovação da copa com estruturas mais adaptadas ao déficit hídrico (FATHI; TARI, 2016). No entanto, essa estratégia também inibe as oportunidades de absorção de CO<sub>2</sub>, caso as condições hídricas se recuperem (MANZONI *et al.*, 2015).

Há evidências de que a redução na área foliar aumenta a eficiência do uso da água e, juntamente com outros mecanismos, contribui para uma maior tolerância ao déficit hídrico, conforme observado por He *et al.* (2017), com cultivares de soja [*Glycine max* (L.) Merr.]. Segundo esses autores, cultivares de alto rendimento, em condições de menor disponibilidade hídrica, tem área foliar reduzida e menor transpiração. Por esse motivo, avaliar a área foliar auxilia na definição do manejo hídrico da lavoura, bem como na identificação dos mecanismos de tolerância ao déficit hídrico.

Não só a escassez hídrica, mas também o excesso de água (alagamento ou encharcamento) afeta sobremaneira o crescimento e o desenvolvimento das plantas. As perdas de rendimento resultantes do alagamento dependem do genótipo, do estágio de desenvolvimento, do tipo do solo e da duração do estresse (MUTAVA *et al.*, 2014). A tolerância ao alagamento é complexa e depende de diversos mecanismos

bioquímicos, fisiológicos e morfológicos (LORETI; VEEN; PERATA, 2016).

O alagamento também é um fator de estresse determinante na heterofilia (NAKAYAMA; SINHA; KIMURA, 2017). Espécies de plantas, localizadas ao longo das margens dos rios, onde ocorrem inundações frequentes, possuem folhas estreitas, para que possam suportar a força destrutiva do elevado fluxo da água durante a cheia (TSUKAYA, 2018). A redução na área foliar pode ser considerada uma estratégia adaptativa para tolerar condições de alagamento intermitente. Por outro lado, algumas espécies de plantas podem induzir o movimento foliar através da mudança do ângulo da folha para uma posição mais vertical ou estimular o desenvolvimento da parte aérea para alcançar a superfície, evitando a submersão completa (MUSTROPH, 2018).

A avaliação da área foliar auxilia na identificação de espécies potenciais para serem utilizadas em recomposição da vegetação ribeirinha e outras áreas inundadas temporariamente, conforme Parad *et al.* (2015) observaram trabalhando com *Quercus castaneifolia* C. A. Meyer. Esses autores verificaram que embora tenha havido redução em 40 % na área foliar após 60 dias de alagamento, essa espécie apresentou recuperação para 23 % após 42 dias da

suspensão do alagamento, indicando ser uma espécie promissora para alagamento intermitente.

Diversas espécies de importância econômica apresentam baixa tolerância ao alagamento, com redução no crescimento e desenvolvimento e na produtividade (LORETI; VEEN; PERATA, 2016; MUSTROPH, 2018). Herzog *et al.* (2015) observaram que cultivares de trigo sob alagamento apresentam redução do crescimento da parte aérea, em função do menor perfilhamento, redução nas taxas de crescimento foliar e menor tamanho das folhas. Essa redução na parte aérea afeta o desenvolvimento radicular, forçando um investimento em recursos para a recomposição das raízes após a suspensão do estresse, o que limita o desenvolvimento da parte aérea e a produtividade.

### 1.6 Heterofilia em função da variação térmica (ou estresse térmico)

O crescimento e o desenvolvimento das plantas também dependem da temperatura, sendo que para cada espécie e estágio de desenvolvimento existe uma faixa de temperatura máxima, ótima e mínima (HATFIELD; PRUEGER, 2015). A temperatura é um fator determinante na heterofilia, sendo muito expressiva para algumas espécies,

como ocorre com *Rorippa aquática* (Eat.) Palmer & Steyermark, que desenvolve folhas profundamente dissecadas a 20 °C, e folhas simples com margens inteiras quando crescem a 25 °C (NAKAYAMA; SINHA; KIMURA, 2017). Em *Cucumis sativus* L. a expansão foliar não depende apenas da temperatura da folha, mas também da diferença entre a temperatura da gema e da folha (SAVVIDES *et al.*, 2017).

A formação das folhas é estimulada pelo aumento da temperatura até a faixa limite para cada espécie (HATFIELD; PRUEGER, 2015). No entanto, essa indução depende diretamente da disponibilidade hídrica e da radiação solar. Segundo Wright *et al.* (2017) diferenças de temperaturas diurnas e noturnas determinam o tamanho das folhas e explicam o padrão geográfico. E relatam que as espécies de folhas grandes predominam em ambientes úmidos, quentes e ensolarados, enquanto espécies de folhas pequenas tipificam ambientes quentes e ensolarados apenas em condições áridas, mas que também são encontradas em regiões frias de altitudes elevadas.

Controlar a temperatura interna da folha é essencial para manter o metabolismo das plantas. As temperaturas dos tecidos vegetais, e não apenas do ar, são vitais para o desenvolvimento das plantas. Por conseguinte, existem

diversos mecanismos de termorregulação foliar para maximizar o ganho de carbono foliar em ambientes variáveis (MICHALETZ *et al.*, 2016). Temperaturas elevadas podem causar danos no aparato fotossintético devido a fotoinibição, enquanto temperaturas baixas restringem as atividades enzimáticas podendo também inibir o processo fotossintético. De algum modo, as folhas possuem diversos mecanismos, que incluem movimento e heterofilia, para controlar a superfície que ficará em contato com o ar circundante, visando reduzir os danos pelos extremos térmicos. Segundo Michaletz *et al.* (2016) a área foliar e a massa seca parecem ser características térmicas centrais que mais influenciam no amortecimento das temperaturas foliares e nas taxas de assimilação.

Além disso, a transpiração foliar não só é a força motriz para a absorção de água e nutrientes, mas também tem a função primordial de regular a temperatura da folha (ADAMS; TERASHIMA, 2018). Condições ambientais que reduzem a abertura estomática, como a limitação hídrica e a elevação na concentração de gás carbônico, elevam substancialmente a temperatura foliar. Em ambientes áridos, as altas temperaturas diurnas associadas a limitação na transpiração devido a disponibilidade hídrica, impõem restrição no

tamanho da folha para evitar o superaquecimento (WRIGHT *et al.*, 2017).

A redução da temperatura induz as plantas a adotarem estratégias de crescimento mais conservadoras, como investir em menor área foliar e maior espessura (HENN *et al.*, 2018). Segundo Wright *et al.* (2017) as reduzidas temperaturas noturnas de ambientes de elevadas altitudes, restringem o tamanho das folhas para diminuir o risco de resfriamento e congelamento. Quando ocorrem as geadas os mesmos efeitos de estresse pelo frio ocorrem, porém de forma mais acentuada. Com a presença do gelo na superfície foliar esse pode se expandir para os espaços intercelulares ocasionando uma desidratação e até uma ruptura das membranas celulares (GUY, 1990). Populações de *Corymbia calophylla* (R. Br.) K.D. Hill & L.A.S. Johnson, adaptadas ao clima frio possuem maior vulnerabilidade hidráulica foliar à seca, em relação às populações de clima quente, indicando serem mais susceptíveis à falha hidráulica da folha (BLACKMAN *et al.*, 2017).

Tendo em vista os efeitos dos extremos térmicos no crescimento e desenvolvimento das plantas e conseqüentemente na redução da produtividade, estratégias agronômicas têm sido desenvolvidas para mitigar esses efeitos. A técnica mais eficiente para a melhoria da tolerância

térmica das plantas é a engenharia genética (LAVANIA *et al.*, 2015). No entanto, técnicas de manejo agrônomo, podem ser utilizadas para minimizar os efeitos de temperaturas elevadas, como o cultivo sob telas termorefletoras (RAMPAZZO *et al.*, 2014), estufas sombreadas (AHEMD; AL-FARAJ; ABDEL-GHANY, 2016) e os arranjos agroflorestais (LIU *et al.*, 2019).

Contudo, é fundamental que a eficiência das estratégias de manejo seja avaliada para as espécies de interesse agrônomo e neste contexto, avaliar a área foliar é uma medida eficiente devido a sua relação com a produtividade. Além disso, é importante correlacionar a área foliar com as temperaturas máximas e mínimas nos estudos agrônômicos, uma vez que auxilia na melhor interpretação e definição de estratégias de manejo. Possibilitando, ainda, que a definição do manejo seja extrapolada de uma maneira mais eficiente para outras regiões de climas distintos.

### 1.7 Heterofilia em função das mudanças de estágio vegetativo para o reprodutivo

Dada a importância das folhas na obtenção de energia e assimilação do carbono, muitas espécies evoluíram mecanismos de sinalização ligados a esses órgãos, para

controlar a mudança do programa do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo. No estágio vegetativo a energia e os esqueletos de carbono são alocados para formar caules, raízes e folhas, que irão compor o corpo da planta. Esses órgãos são formados com características adaptadas a cada condição de ambiente, de maneira que a planta possa otimizar a utilização dos recursos, como água, luz e nutrientes.

Quando as plantas mudam o programa do desenvolvimento vegetativo para o reprodutivo, os fotoassimilados passam a ser alocados prioritariamente para o florescimento e a frutificação. Assim, a maior parte das espécies não investe em estruturas vegetativas durante o estágio reprodutivo. Por esse motivo, garantir que a mudança de fase irá ocorrer quando as plantas tiverem porte adequado, ou seja, suficientes estruturas vegetativas, principalmente folhas, para sustentar o período reprodutivo, garantirá o sucesso reprodutivo e possibilitará a perpetuação da espécie no ambiente.

O florescimento é um processo complexo e as plantas desenvolveram muitos mecanismos que integram fatores internos e do ambiente, para controlar o momento ideal para que haja sucesso reprodutivo. O fotoperiodismo diz respeito à influência do fotoperíodo no desenvolvimento das plantas,



como por exemplo no controle do florescimento, ou seja, as respostas das plantas ao fotoperíodo. As plantas desenvolveram a capacidade de perceber a mudança do fotoperíodo para iniciar o processo de florescimento, alinhando a fase reprodutiva à estação mais favorável do ano (BRAMBILLA *et al.*, 2017).

De acordo com o fotoperíodo mais favorável ao florescimento, as plantas podem ser classificadas como plantas de dias curtos e de dias longos. Quando a duração do dia excede um limite crítico específico, a floração é promovida nas plantas de dias longos, enquanto as plantas de dias curtos (noites longas) florescem em resposta à redução da duração do dia abaixo de um limite crítico (BRAMBILLA *et al.*, 2017). Um sistema fotorreceptor está envolvido na percepção das mudanças sazonais do comprimento do dia, tendo sido identificado em *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., três classes de fotorreceptores que regulam positivamente a indução fotoperiódica, fitocromo A, criptocromos e FLAVIN-BINDING, KELCH REPEAT, F-BOX 1 (FKF1) (PAIK; HUQ, 2019).

O importante nas respostas fotoperiódicas é o comprimento da noite e não somente do dia. Assim, as plantas de dias longos são na verdade plantas de noites curtas, enquanto que plantas de dias curtos são plantas de noites longas. Deve-se destacar, ainda, que as folhas são o

órgão perceptivo do fotoperíodo, de modo que uma planta desfolhada antes da indução floral, não floresce. Em resposta ao comprimento da noite a folha transmite um sinal por via floema que determina a indução floral nas gemas. As gemas, então, ficam evocadas, i. e., determinadas a se transformarem em flores (TAIZ *et al.*, 2017).

A indução fotoperiódica pode ser explicada pelo modelo da coincidência externa, no qual estabelece que deva haver coincidência entre as flutuações de um sinal interno com o sinal fotoperiódico externo para induzir a floração (PAIK; HUQ, 2019). Esse processo é finamente regulado por rotas moleculares e bioquímicas, ligadas ao relógio circadiano (BRAMBILLA *et al.*, 2017). Fatores de transcrição controlados pelo relógio circadiano induzem a produção de um sinal interno nas folhas (SEATON *et al.*, 2015). Os fotorreceptores devem ser ativados para estabilizar esse sinal interno, o que ocorre dependendo do fotoperíodo (PAIK; HUQ, 2019). Esse sinal interno induz a expressão de genes do tipo FLOWERING LOCUS T (FT), que codificam um sinal sistêmico transportado pelo floema para as gemas onde irá induzir a floração (SONG *et al.*, 2015). O processo é semelhante nas plantas de dias curtos e de dias longos, diferindo quanto aos tipos de fatores de transcrição, genes e proteína móvel (BRAMBILLA *et al.*, 2017).

Com relação a heterofilia, como a percepção fotoperiódica acontece nas folhas, quanto maior o número de folhas, menor a necessidade de fotoperíodo indutivo. Este mecanismo de sinalização permite que o florescimento ocorrerá quando as plantas tiverem a capacidade de produzir fotoassimilados suficientes para sustentar minimamente o período reprodutivo. Diversos autores utilizam, portanto, o número de folhas para estudar o florescimento induzido pelo fotoperíodo em plantas. Segundo Zhang *et al.* (2011), o número de folhas pode ser usado como o mais estável e representativo indicador de sensibilidade ao fotoperíodo no milho. No entanto, não é usual correlacionar esse efeito com a área foliar, e tendo em vista a grande plasticidade que este órgão possui, seria importante verificar a sua interação com a resposta fotoperiódica.

Vários fatores externos e internos são integrados à regulação transcricional do FT nas folhas (SONG; ITO; IMAIZUMI, 2013). A duração do dia e as mudanças diurnas da temperatura se combinam para modular o FT e o tempo de floração (KINMONTH-SCHULTZ *et al.*, 2016). O estágio de desenvolvimento e a giberelina também convergem para regular a expressão de FT (SONG; ITO; IMAIZUMI, 2013). Além disso, algumas plantas começam a florescer para produzir sementes para a próxima geração ou atrasam a

floração, retardando seu metabolismo, em função de outros estresses ou estímulos, como nutrientes, seca, salinidade, hormônios, produtos químicos aplicados exogenamente e micróbios patogênicos (CHO; YOON; AN, 2017).

### 1.8 Heterofilia em função da produção de bioativos

O metabolismo vegetal pode ser classificado em primário e secundário, sendo o primeiro referente as reações metabólicas comuns generalizada entre as plantas, como o metabolismo dos carboidratos, proteínas e lipídeos; enquanto o segundo, diz respeito a produção de metabolitos específicos a determinadas espécies, de natureza constitutiva ou induzível por fatores ambientais. Os metabolitos secundários são produzidos a partir dos primários, existindo, portanto, intrínseca relação entre as vias. A função destes compostos é promover adaptação das plantas ao ambiente, melhorando a tolerância aos estresses ambientais (VERMA; SHUKLA, 2015) e favorecendo as interações ecológicas entre os organismos vivos (PIASECKA; JEDRZEJCZAK-REY; BEDNAREK, 2015).

O tipo e a quantidade de metabolitos secundários produzidos são específicos para determinado grupo de plantas, mas variam em função do órgão, do estágio de

desenvolvimento e dos fatores ambientais (YANG *et al.*, 2018). O conhecimento de como as plantas induzem a produção destes metabólitos, possibilita o desenvolvimento de estratégias para otimizar a quantidade produzida, bem como para direcionar o metabolismo para grupos de compostos de interesse (VERMA; SHUKLA, 2015). Os principais fatores abióticos que influenciam na síntese desses compostos são luz, temperatura, água, fertilidade e salinidade (YANG *et al.*, 2018). São produzidos também como estratégia de defesa química aos fatores bióticos como ataque de patógenos e herbívoros (ZAYNAB *et al.*, 2018).

Os metabólitos secundários são sintetizados por células especializadas como os tecidos secretores (VERMA; SHUKLA, 2015) ou em organelas específicas, como o vacúolo (SHITAN, 2016). As estruturas secretoras internas, como dutos de resina e laticíferos, são geralmente encontradas em conjunto com feixes vasculares, enquanto cavidades secretoras subepidérmicas e tricomas glandulares epidérmicos geralmente apresentam padrões de distribuição de tecidos mais complexos (LANGE, 2015).

As folhas são importantes locais de produção e/ou acúmulo de diversos metabólitos secundários, quais sejam, os terpenos, alcaloides e compostos fenólicos, que são de interesse na indústria alimentícia, farmacêutica, cosmética e

agrária. Muitos estresses ambientais tem a folha como o órgão mais afetado, por esse motivo as plantas investiram em estratégias morfológicas e químicas diversas (MASON *et al.*, 2016). Tendo em vista que as folhas são órgão extremamente plásticos, estudos que visem caracterizar os efeitos do ambiente na produção dos metabólitos secundários, devem quantificar também a área e a biomassa foliar, além dos compostos bioativos, como efetuado por Dörr *et al.* (2019). Neste estudo, verificaram que a luz azul aumentou a espessura das folhas de *Plectranthus scutellarioides* (L.) R. Br. e levou a um maior acúmulo de ácido rosmarínico por área foliar.

### 1.9 Heterofilia em função da deficiência nutricional e ao excesso de metais

A caracterização da área foliar também é importante em ensaios de manejo nutricional. Na natureza verifica-se que o tamanho das folhas varia em função dos teores dos elementos minerais do solo. Fatores de estresse como deficiência de nutrientes, salinidade e metais pesados promovem redução na área foliar e limitam o desenvolvimento da maioria das espécies cultivadas.

Como exemplo, em solos com baixo teor de nutrientes são caracterizados por espécies de folhas menores. Por outro

lado, o aumento na concentração de nutrientes, até certo limite, em especial o nitrogênio, induz o desenvolvimento da parte aérea, pelo aumento no número de folhas e na área foliar. Mas de um modo geral, o desbalanço nutricional, tanto de macronutrientes quanto micronutrientes, compromete o crescimento e o desenvolvimento das plantas (EPSTEIN; BLOOM, 2006).

## REFERÊNCIAS

ADAMS, W. W.; TERASHIMA, I. **The Leaf: A Platform for Performing Photosynthesis**. Springer, v. 44, 2018. DOI: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-93594-2>. Disponível em: [https://link.springer.com/book/10.1007 %2F978-3-319-93594-2](https://link.springer.com/book/10.1007%2F978-3-319-93594-2). Acesso em: 17 dezembro de 2019.

AHEMD, H. A.; AL-FARAJ, A. A.; ABDEL-GHANY, A. M. Shading greenhouses to improve the microclimate, energy and water saving in hot regions: A review. **Scientia Horticulturae**, [s.l.], v. 201, p. 36-45, mar. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2016.01.030>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0304423816300310>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

AUGSTEIN, F.; CARISBECKER, A. Getting to roots: a developmental genetic view of root anatomy and function from Arabidopsis to Lycophytes. **Frontiers in Plant Science**, [s.l.], v. 9, p.1-15, set. 2018. DOI: 10.3389/fpls.2018.01410. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.01410/full>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

BAR, M.; ORI, N. Compound leaf development in model plant species. **Current Opinion in Plant Biology**, [s.l.], v. 23, p. 61-69, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2014.10.007>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369526614001411>. Acesso em: 17 dezembro de 2019.

BASU, S.; RAMEGOWDA, V.; KUMAR, A.; PEREIRA, A. Plant adaptation to drought stress [version 1; referees: 3]. **F100Research**, [s.l.], jun. 2016. DOI: 10.12688/f1000research.7678.1. Disponível em: [https://www.researchgate.net/profile/Supratim\\_Basu/publication](https://www.researchgate.net/profile/Supratim_Basu/publication)



/304661911\_Plant\_adaptation\_to\_drought\_stress/links/5783b64e08aee45b8442daae.pdf. Acesso em: 22 outubro de 2019.

BLACKMAN, C. J.; ASPINWALL, M. J.; TISSUE, D. T.; RYMER, P. D. Genetic adaptation and phenotypic plasticity contribute to greater leaf hydraulic tolerance in response to drought in warmer climates. **Tree Physiology**, [s.l.], v. 37, n. 5, p. 583-592, mai. 2017. DOI: 10.1093/treephys/tpx005.

Disponível em:

<https://academic.oup.com/treephys/article/37/5/583/2979206>.

Acesso em: 22 outubro de 2019.

BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in genetic**, [s.l.], v. 13, p. 155-155, 1965. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60048-6](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60048-6). Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0065266008600486>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

BRAMBILLA, V.; GOMEZ-ARIZA, J.; CERISE, M.; FORNARA, F. The importance of being on time: regulatory networks controlling photoperiodic flowering in cereals. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, [s.l.], p. 1-8, abr. 2017. DOI:

<https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00665>. Disponível em:

<https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.00665/full>.

Acesso em: 22 outubro de 2019.

BRESTA, P.; NIKOLOPOULOS, D.; STAVROULAKI, V.; VAHAMIDIS, P.; ECONOMOU, G.; KARABOURNIOTIS, G.

How does long-term drought acclimation modify structure-function relationships? A quantitative approach to leaf phenotypic plasticity of barley. **Functional Plant Biology**, [s.l.], v. 45, n. 12, p. 1181-1194, jun./jul. 2018. DOI:

<https://doi.org/10.1071/FP17283>. Disponível em:

<http://www.publish.csiro.au/FP/FP17283>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

CASAL, J. J.; CANDIA, A. N.; SELLARO, R. Light perception and signalling by phytochrome A. **Journal of Experimental Botany**, [s. l.], v. 65, n. 11, p. 2835-2845, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1093/jxb/ert379>. Disponível em: <https://academic.oup.com/jxb/article/65/11/2835/2877369>. Acesso em: 17 de dezembro de 2019.

CHIN, A. R.; SILLETT, S. C. Phenotypic plasticity of leaves enhances water-stress tolerance and promotes hydraulic conductivity in a tall conifer. **American journal of botany**, [s.l.], v. 103, n. 5, p. 796-807, mai. 2016. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.1600110>. Disponível em: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/ajb.1600110>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

CHO, L. H.; YOON, J.; AN, G. The control of flowering time by environmental factors. **The Plant Journal**, [s. l.], v. 90, n. 4, p. 708-719, set./dez. 2017. DOI: 10.1111/tpj.1346. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/tpj.13461>. Acesso em: 17 de dezembro de 2019.

CHOI, W. G.; MILLER, G.; WALLACE, I.; HARPER, J.; MITTLER, R.; GILROY, S. Orchestrating rapid long-distance signaling in plants with Ca<sub>2</sub><sup>+</sup>, ROS and electrical signals. **The Plant Journal**, [s.l.], v. 90, n. 4, p. 698-707, jan./jan. 2017. DOI: 10.1111/tpj.13492. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/pdf/10.1111/tpj.13492>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

D'ANGELO, J. W. D. O.; BASTOS, M. C.; CUQUEL, F. Maintenance pruning in physalis commercial production. **Bragantia**, Campinas, v. 76, n. 2, p. 214-219, abr./jun. 2017. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/1678-4499.128>. Disponível em: [http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0006-87052017005006104&script=sci\\_arttext](http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0006-87052017005006104&script=sci_arttext). Acesso em: 22 outubro de 2019.

DEBONO, M. W.; SOUZA, G. M. Plantas as electronic plastic interfaces: a mesological approach. **Progress in Biophysics and Molecular Biology**, Pelotas-Brasil, v.146, p. 123-133, set. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbiomolbio.2019.02.007>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0079610718302256>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

DÖRR, O. S.; ZIMMERMANN, B. F.; KÖGLER, S.; MIBUS, H. Influência da temperatura das folhas e da luz azul no acúmulo de ácido rosmarinico e outros compostos fenólicos em *Plectranthus scutellarioides* (L.). **Botânica Ambiental e Experimental**, [s.l.], v. 167, p. 1-11, nov. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103830>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S009884721930694X>. Acesso em: 18 dezembro de 2019.

DU, F.; GUAN, C.; JIAO, Y. Molecular mechanisms of leaf morphogenesis. **Molecular Plant**, [s.l.], v. 11, n. 9, p. 1117-1134, set. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.molp.2018.06.006>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S167420521830193X>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas**. 2. ed. Londrina: Planta, 2006. 402 p.

FATHI, A.; TARI, D. B. Effect of drought stress and its mechanism in plants. **International Journal of Life Sciences**, [s.l.], v. 10, n. 1, p. 1-6, 2016. DOI: <https://doi.org/10.3126/ijls.v10i1.14509>. Disponível em: <https://www.nepjol.info/index.php/IJLS/article/view/14509>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

FORSMAN, A. Rethinking phenotypic plasticity and its consequences for individuals, populations and

species. **Heredity**, [s.l.], v. 115, n. 4, p. 276-2015, agos./out. 2015. DOI: 10.1038/hdy.2014.92. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/hdy201492>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

FRANKLIN, K. A. Photomorphogenesis: plants feel blue in the shade. **Current Biology**, [s.l.], v. 26, n. 24, p. 1275-1276, dez. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.10.039>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960982216312659>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

GELDEREN, K. V.; KANG, C.; PIERIK, R. Light signaling, root development, and plasticity. **Plant physiology**, [s.l.], v. 176, n. 2, p. 1049-1060, fev. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.17.01079>. Disponível em: [http://www.plantphysiol.org/content/176/2/1049?utm\\_source=TrendMD&utm\\_medium=cpc&utm\\_campaign=Plant\\_Physiol\\_TrendMD\\_1](http://www.plantphysiol.org/content/176/2/1049?utm_source=TrendMD&utm_medium=cpc&utm_campaign=Plant_Physiol_TrendMD_1). Acesso em: 22 outubro de 2019.

GILROY, S.; BIALASEK, M.; SUZUKI, N.; GÓRECKA, M.; DEVIREDDY, A. R.; KARPINSKI, S.; MITTLER, R. ROS, calcium, and electric signals: key mediators of rapid systemic signaling in plants. **Plant physiology**, [s.l.], v. 171, n. 3, p. 1606-1615, jul. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1104/pp.16.00434>. Disponível em: <http://www.plantphysiol.org/content/171/3/1606.short>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

GUY, C. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular**, v. 41, p. 187-223, 1990.

HARRISON, J. C. Development and genetics in the evolution of land plant body plans. **Philosophical Transactions B**, [s.l.], v. 372, n. 1713, p. 1-12, fev. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1098/rstb.2015.0490>. Disponível em:

<https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2015.0490>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

HATFIELD, J. L.; PRUEGER, J. H. Temperature extremes: effect on plant growth and development. **Weather and Climate Extremes**, [s.l.], v. 10, p. 4-10, dez. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.wace.2015.08.001>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2212094715300116>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

HE, J.; DU, Y. L.; WANG, T.; TURNER, N. C.; YANG, R. P.; JIN, Y.; XI, Y.; ZHANG, C.; CUI, T.; FRANG, X. W.; LI, F. M. Conserved water use improves the yield performance of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) under drought. **Agricultural Water Management**, [s.l.], v. 179, p. 236-245, jan. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.07.008>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0378377416302542>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

HENDRY, A. P. Key questions on the role of phenotypic plasticity in eco-evolutionary dynamics. **Journal of Heredity**, [s.l.] v. 107, n. 1, p. 25-41, ago. 2016. DOI: [10.1093/jhered/esv060](https://doi.org/10.1093/jhered/esv060). Disponível em: <https://academic.oup.com/jhered/article/107/1/25/2622828>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

HENN, J. J.; BUZZARD, V.; ENQUIST, B. J.; HALBRITTER, A. H.; KLANDERUD, K.; MAITNER, B. S.; MICHALETZ, S. T.; POTSCH, C.; SELTZER, L.; TELFORD, R.; YANG, Y.; ZHANG, L.; VANDVIK, V. Intraspecific trait variation and phenotypic plasticity mediate alpine plant species response to climate change. **Frontiers in Plant Science**, [s.l.], v. 9, p. 1-11, nov. 2018. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01548>. Disponível em: [https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.01548/full?utm\\_source=Email\\_to\\_authors&utm\\_medium=Email&utm\\_content=T1\\_11.5e1\\_author&utm\\_campaign=Email\\_publication&](https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2018.01548/full?utm_source=Email_to_authors&utm_medium=Email&utm_content=T1_11.5e1_author&utm_campaign=Email_publication&)

ield=&journalName=Frontiers\_in\_Plant\_Science&id=408249.  
Acesso em: 22 outubro de 2019.

HERZOG, M.; STRIKER, G. G.; COLMER, T. D.; PEDERSEN, O. Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat—a review of root and shoot physiology. **Plant, Cell & Environment**, [s.l.], v. 39, n. 5, p. 1068-1086, nov. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12676>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12676>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

ICHIHASHI, Y.; TSUKAYA, H. Behavior of leaf meristems and their modification. **Frontiers in plant science**, [s.l.], v. 6, p. 1-8, 2015. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01060>. Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2015.01060/full>. Acesso em 17 dezembro de 2019.

ILIĆ, Z. S.; MILENKOVIĆ, L.; ŠUNIC, L.; BARAĆ, S.; MASTILOVIĆ, J.; KEVREŠAN, Ž.; FALLIK, E. Effect of shading by coloured nets on yield and fruit quality of sweet pepper. **Zemdirbyste-Agriculture**, [s.l.], v. 104, n. 1, p. 53-62, 2017. DOI: 10.13080/z-a.2017.104.008. Disponível em: [https://scholar.google.com.br/scholar?hl=pt-BR&as\\_sdt=0%2C5&q=Effect+of+shading+by+coloured+nets+on+yield+and+fruit+quality+of+sweet+pepper&btnG=](https://scholar.google.com.br/scholar?hl=pt-BR&as_sdt=0%2C5&q=Effect+of+shading+by+coloured+nets+on+yield+and+fruit+quality+of+sweet+pepper&btnG=). Acesso em: 22 outubro de 2019.

ILIĆ, Z. S.; MILENKOVIĆ, L.; ŠUNIC, L.; FALLIK, E. Effect of coloured shade-nets on plant leaf parameters and tomato fruit quality. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, [s.l.], v. 95, n. 13, p. 2660-2667, nov. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1002/jsfa.7000>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/jsfa.7000>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

KINMONTH-SCHULTZ, H. A.; TONG, X.; LEE, J.; SONG, Y. H.; ITO, S.; KIM, S. H.; IMAIZUMI, T. Cool night-time temperatures induce the expression of *CONSTANS* and *FLOWERING LOCUS T* to regulate flowering in *Arabidopsis*. **New Phytologist**, [s. l.], v. 211, n. 1, p. 208-224, fev./jul. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13883>. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13883>. Acesso em: 17 de dezembro de 2017.

LANGE, B. M. The evolution of plant secretory structures and emergence of terpenoid chemical diversity. **Annual Review of Plant Biology**, [s. l.], v. 66, abr. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114639>. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/full/10.1146/annurev-arplant-043014-114639>. Acesso em: 18 dezembro de 2019.

LAVANIA, D.; DHINGRA, A.; SIDDIQUI, M. H.; AL-WHAIBI, M. H.; GROVER, A. Current status of the production of high temperature tolerant transgenic crops for cultivation in warmer climates. **Plant Physiology and Biochemistry**, [s.l.], v. 86, p. 100-108, 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.11.019>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0981942814003611>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

LIU, Q.; PENG, P. H.; WANG, Y. K.; XU, P.; GUO, Y. Microclimate regulation efficiency of the rural homegarden agroforestry system in the Western Sichuan Plain, China. **Journal of Mountain Science**, [s.l.], v. 16, n. 3, p. 516-528, mar. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11629-018-5112-1>. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11629-018-5112-1>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

LIU, Y.; DAWSON, W.; PRATI, D.; HAEUSER, E.; FENG, Y.; KLEUNEN, M. V. Does greater specific leaf area plasticity help

plants to maintain a high performance when shaded?. **Annals of botany**, [s.l.], v. 118, n. 7, p. 1329-1336, set./dez. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcw180>. Disponível em: <https://academic.oup.com/aob/article/118/7/1329/2669382>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

LORETI, E.; VEEN, H. V.; PERATA, P. Plant responses to flooding stress. **Current Opinion in Plant Biology**, [s.l.], v. 33, p. 64-71, out. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2016.06.005>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369526616300887>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

MANZONI, S.; VICO, G.; THOMPSON, S.; BEYER, F.; WEIH, M. Contrasting leaf phenological strategies optimize carbon gain under droughts of different duration. **Advances in water resources**, [s.l.], v. 84, p. 37-51, out. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2015.08.001>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0309170815001682>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

MASON, C. M.; BOWSHER, A. W.; CROWELL, B. L.; CELOY, R. M.; TSAI, C. J.; DONOVAN, L. A. Macroevolution of leaf defenses and secondary metabolites across the genus *Helianthus*. **New Phytologist**, [s.l.], v. 209, n. 4, p. 1720-1733, mar. 2016. DOI: 10.1111/nph.13749. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13749>. Acesso em: 18 dezembro 2019.

MICHALETZ, S. T.; WEISER, M. D.; MCDOWELL, N. G.; ZHOU, J.; KASPARI, M.; HELLIKER, B. R.; ENQUIST, B. J. The energetic and carbon economic origins of leaf thermoregulation. **Nature Plants**, [s.l.], v. 2, n. 9, p. 1-9, ago. 2016. DOI: 10.1038/NPLANTS.2016.129. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nplants2016129>. Acesso em: 17 dezembro de 2019.



MUSTROPH, A. Improving flooding tolerance of crop plants. **Agronomy**, [s.l.], v. 8, n. 9, p. 160, ago./ago. 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/agronomy8090160>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/2073-4395/8/9/160>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

MUTAVA, R. N.; PRINCE, S. J. K.; SYED, N. H.; SONG, L.; VALLIYODAN, B.; CHEN, W.; NGUYEN, H. T. Understanding abiotic stress tolerance mechanisms in soybean: A comparative evaluation of soybean response to drought and flooding stress. **Plant Physiology and Biochemistry**, [s.l.], v. 86, p. 109-120, jan. 2014. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2014.11.010>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S098194281400343X>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

NAKAYAMA, H.; SINHA, N. R.; KIMURA, S. How do plants and phytohormones accomplish heterophylly, leaf phenotypic plasticity, in response to environmental cues. **Frontiers in plant science**, [s.l.], v. 8, p. 1-7, out. 2017. DOI: [10.3389/fpls.2017.01717](https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01717). Disponível em: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2017.01717/full>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

OGUCHI, R.; ONODA, Y.; TERASHIMA, I.; THOLEN, D. Leaf anatomy and function. In: ADAMS, W. W.; TERASHIMA, I. **The leaf: a platform for performing photosynthesis**. v. 44, Springer, 2018. cap. 5, p. 97-139. Disponível em: <http://www.springer.com/series/5599>. Acesso em 17 de dezembro de 2019.

PAIK, I.; HUQ, E. Plant photoreceptors: Multi-functional sensory proteins and their signaling networks. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, [s.l.], v. 92, p. 114-121, ago. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2019.03.007>. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2019.03.007>. Acesso em: 17 dezembro de 2019.

PARAD, G. A.; KOUCHAKSARAEI, M. T.; STRIKER, G. G.; SADATI, S. E.; NOURMOHAMMADI, K. Growth, morphology and gas exchange responses of two-year-old *Quercus castaneifolia* seedlings to flooding stress. **Scandinavian Journal of Forest Research**, [s.l.], v. 31, n. 5, p. 458-466, mar./jul. 2015. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/02827581.2015.1072240>. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02827581.2015.1072240>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

PFAUTSCH, S.; HOLTTA, T.; MENCUCCINI, M. Hydraulic functioning of tree stems-fusing ray anatomy, radial transfer and capacitance. **Tree Physiology**, [s.l.], v. 35, n. 7, p. 706-722, abr./jul. 2015. DOI: 10.1093/treephys/tpv058. Disponível em: <https://academic.oup.com/treephys/article/35/7/706/1621530>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

PIASECKA, A.; JEDRZEJCZAK-REY, N.; BEDNAREK, P. Secondary metabolites in plant innate immunity: conserved function of divergent chemicals. **New Phytologist**, Poznan – Polônia, v. 206, n. 3, p. 948-964, nov./jan. 2015. DOI: 10.1111/nph.13325. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13325>. Acesso em: 18 dezembro de 2019.

POORTER, H.; RYSER, P. Os limites da plasticidade das folhas e das raízes: o que há de tão especial no comprimento específico da raiz?. **New Phytologist**, [s.l.], v. 206, n. 4, p. 1188-1190, jun. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13438>. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13438>. Acesso em: 17 de dezembro de 2019.

PRASCH, C. M.; SONNEWALD, U. Signaling events in plants: stress factors in combination change the picture. **Environmental and Experimental Botany**, [s.l.], v.

114, p. 4-14, jun. 2015. DOI:  
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.020>. Disponível em:  
<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0098847214001701>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

RAMPAZZO, R.; SEABRA JUNIOR, S.; NUNES, M. C. M.; ALVES, A. M.; FERREIRA, R. F. Eficiência de telas termorefletoras e de sombreamento em ambiente protegido tipo telado sob temperaturas elevadas. **Revista Engenharia na Agricultura-Reveng**, Viçosa-MG, v. 22, n. 1, p. 33-42, jan./ fev. 2014. DOI: 10.13083/1414-3984.V22N01A04. Disponível em: <https://periodicos.ufv.br/reveng/article/view/326>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

SAVVIDES, A.; LEPEREN, W. V.; DIELEMAN, J. A.; MARCELLIS, L. F. Phenotypic plasticity to altered apical bud temperature in *Cucumis sativus*: more leaves-smaller leaves and vice versa. **Plant, cell & environment**, [s.l.], v. 40, n. 1, p. 69-79, jan. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1111/pce.12835>. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/pce.12835>. Acesso em: 17 dezembro de 2019.

SCOFFONI, C.; CHATELET, D. S.; PASQUET-KOK, J.; RAWLS, M.; DONOGHUE, M. J.; EDWARDS, E. J.; SACK, L. Hydraulic basis for the evolution of photosynthetic productivity. **Nature Plants**, [s.l.], v. 2, n. 6, p. 1-8, jun. 2016. DOI: 10.1038/NPLANTS.2016.72. Disponível em: <https://www.nature.com/articles/nplants201672>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

SEATON, D. D.; SMITH, R. W.; SONG, Y. H.; MACGREGOR, D. R.; STEWART, K.; STEEL, G.; HALLIDAY, K. J. Linked circadian outputs control elongation growth and flowering in response to photoperiod and temperature. **Molecular systems biology**, [s. l.], v. 11, n. 1, jan. 2015. DOI:

<https://doi.org/10.15252/msb.20145766>. Disponível em:  
<https://www.embopress.org/doi/full/10.15252/msb.20145766>.  
Acesso em: 17 dezembro de 2019.

SHITAN, N. Secondary metabolites in plants: transport and self-tolerance mechanisms. **Bioscience, biotechnology, and biochemistry**, [s.l.], v. 80, n. 7, p. 1283-1293, jan./mar. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1080/09168451.2016.1151344>. Disponível em: <https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/09168451.2016.1151344>. Acesso em: 18 dezembro de 2019.

SONG, Y. H.; ITO, S.; IMAIZUMI, T. Flowering time regulation: photoperiod-and temperature-sensing in leaves. **Trends in plant science**, [s.l.] v. 18, n. 10, p. 575-583, 2013. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.05.003>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138513001040>. Acesso em: 17 dezembro de 2019.

SONG, Y. H.; SHIM, J. S.; KINMONTH-SCHULTZ, H. A.; IMAIZUMI, T. Photoperiodic flowering: time measurement mechanisms in leaves. **Annual Review of Plant Biology**, [s.l.], v. 66, p. 441-464, abr. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-115555>. Disponível em: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-arplant-043014-115555>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

SRINIVASAN, V.; KUMAR, P.; LONG, S. P. Decreasing, not increasing, leaf area will raise crop yields under global atmospheric change. **Global change biology**, [s.l.], v. 23, n. 4, p. 1626-1635, jul./ago. 2017. DOI: 10.1111/gcb.13526. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/gcb.13526>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MOLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. 858p.

TAKAHASHI, F.; SHINOZAKI, K. Long-distance signaling in plant stress response. **Current opinion in plant biology**, [s.l.], v. 47, p. 106-111, fev. 2019. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2018.10.006>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S136952661830075X>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

TSUKAYA, H. Leaf shape diversity with an emphasis on leaf contour variation, developmental background, and adaptation. **Seminars in Cell & Developmental Biology**, [s.l.], v. 79, p. 48-57, jul. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.11.035>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1084952117304664>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

VERMA, N.; SHUKLA, S. Impact of various factors responsible for fluctuation in plant secondary metabolites. **Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants**, [s. l.] v. 2, n. 4, p. 105-113, abr./set. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jarmap.2015.09.002>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2214786115300152?via%3Dihub>. Acesso em: 18 dezembro de 2019.

WANG, D.; Du, J.; ZHANG, B.; BA, L.; HODGKINSON, K. C. Grazing intensity and phenotypic plasticity in the clonal grass *Leymus chinensis*. **Rangeland ecology & management**, [s.l.], v. 70, n. 6, p. 740-747, nov. 2017. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.rama.2017.06.011>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1550742417300672#!>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

WOLFE, B. T.; SPERRY, J. S.; KURSAR, T. A. Does leaf shedding protect stems from cavitation during seasonal

droughts? A test of the hydraulic fuse hypothesis. **New Phytologist**, [s./], v. 212, n. 4, p. 1007-1018, jul. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.14087>. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.14087>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

WRIGHT, I. J.; DONG, N.; MAIRE, V.; PRENTICE, I. C.; WESTOBY, M.; DÍAZ, S.; GALLAGHER, R. V.; JACOBS, B. F.; KOOYMAN, R.; LAW, E. A.; LEISHMAN, M. R.; NIINEMETS, U.; REICH, P. B.; SACK, L.; VILLAR, R.; WANG, H.; WILF, P. Global climatic drivers of leaf size. **Science**, [s./], v. 357, n. 6354, p. 917-921, out. 2017. DOI: 10.1126/science.aal4760. Disponível em: <https://science.sciencemag.org/content/357/6354/917.abstract>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

XUE, H.; HAN, Y.; LI, Y.; WANG, G.; FENG, L.; FAN, Z.; DU, W.; YANG, B.; CAO, C.; Mao, S. Spatial distribution of light interception by different plant population densities and its relationship with yield. **Field Crops Research**, [s./], v. 184, p. 17-27, dez. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.09.004>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0378429015300484>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

YANG, Li.; WEN, K. S.; RUAN, X.; ZHAO, Y. X.; WEI, F.; Wang, Q. Response of plant secondary metabolites to environmental factors. **Molecules**, [s. /], v. 23, n. 4, p. 762, mar. 2018. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules23040762>. Disponível em: <https://www.mdpi.com/1420-3049/23/4/762>. Acesso em 18 dezembro de 2019.

YUAN, C. M.; WU, T.; GENG, Y. F.; CHAI, Y.; HAO, J. B. Phenotypic plasticity of lianas in response to altered light environment. **Ecological research**, Japão, v. 31, n. 3, p. 375-384, fev. 2016. DOI: 10.1007/s11284-016-1343-1. Disponível em: <https://esj->

journals.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1007/s11284-016-1343-1. Acesso em: 22 outubro de 2019.

ZAYNAB, M.; FATIMA, M.; ABBAS, S.; SHARIF, Y.; UMAIR, M.; ZAFAR, M. H.; BAHADAR, K. Role of secondary metabolites in plant defense against pathogens. **Microbial pathogenesis**, [s. l.], v. 124, p. 198-202, ago./nov. 2018. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2018.08.034>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0882401018312786>. Acesso em 18 dezembro de 2019.

ZHANG, X.; TANG, B.; LIANG, W.; ZHENG, Y.; QIU, F. Quantitative genetic analysis of flowering time, leaf number and photoperiod sensitivity in maize (*Zea mays* L.). **Journal of Plant Breeding and Crop Science**, [s.l.], v. 3, n. 9, p. 168-184, jun./set. 2011. Disponível em: [https://www.researchgate.net/profile/Xiaobo\\_Zhang13/publication/267236688\\_Quantitative\\_genetic\\_analysis\\_of\\_flowering\\_time\\_leaf\\_number\\_and\\_photoperiod\\_sensitivity\\_in\\_maize\\_Zea\\_mays\\_L/links/56ef8d3c08aed17d09f87ace/Quantitative-genetic-analysis-of-flowering-time-leaf-number-and-photoperiod-sensitivity-in-maize-Zea-mays-L.pdf](https://www.researchgate.net/profile/Xiaobo_Zhang13/publication/267236688_Quantitative_genetic_analysis_of_flowering_time_leaf_number_and_photoperiod_sensitivity_in_maize_Zea_mays_L/links/56ef8d3c08aed17d09f87ace/Quantitative-genetic-analysis-of-flowering-time-leaf-number-and-photoperiod-sensitivity-in-maize-Zea-mays-L.pdf). Acesso em: 17 de dezembro de 2019.

ZHU, J.; WERF, W. V. D.; ANTEN, N. P. R.; VOS, J.; EVERS, J. B. The contribution of phenotypic plasticity to complementary light capture in plant mixtures. **New Phytologist**, [s.l.], v. 207, n. 4, p. 1213-1222, abr. 2015. DOI: <https://doi.org/10.1111/nph.13416>. Disponível em: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13416>. Acesso em: 22 outubro de 2019.

ZHU, J.K. Abiotic stress signaling and responses in plants. **Cell**, [s.l.], v.167, n. 2, p. 313-324, out. 2016. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0092867416310807>. Acesso em 19 de dezembro de 2019.