ReGeo ISSN: 2177-3246

VARIAÇÕES MORFOLÓGICAS E ESTRATÉGIAS ADAPTATIVAS DE ALDINA HETEROPHYLLA SPRUCE EX BENTH. EM CAMPINARANAS NA AMAZÔNIA CENTRAL

MORPHOLOGICAL VARIATIONS AND ADAPTIVE STRATEGIES OF ALDINA HETEROPHYLLA SPRUCE EX BENTH. IN CAMPINARANAS IN THE CENTRAL AMAZON

VARIACIONES MORFOLÓGICAS Y ESTRATEGIAS ADAPTATIVAS DE ALDINA HETEROPHYLLA SPRUCE EX BENTH. DE CAMPINARANAS EN LA AMAZONÍA CENTRAL

https://doi.org/10.56238/revgeov17n8-121

Data de submissão: 12/07/2026 **Data de publicação:** 12/08/2026

Loreane Ketlin Camargo
Mestre em Ciencias Florestais e Ambientais
Instituição: Universidade Federal do Amazonas
E-mail: lorecamargo.bio0497@gmail.com
Orcid: https://orcid.org/0009-0009-3962-5597

RESUMO

Fabaceae abriga espécies com alta plasticidade morfológica, como Aldina heterophylla Spruce ex Benth., típica das campinaranas amazônicas. Este estudo teve como objetivo avaliar as variações morfológicas foliares desta espécie em diferentes condições de luminosidade (sol e sombra), comparando indivíduos em campinarana arbustiva (área da CEPLAC) e florestada (campus da UFAM), ambas em Manaus-AM. A metodologia incluiu coleta de folhas expostas ao sol e à sombra de cinco indivíduos adultos por área. Foram analisadas espessura, área total da folha e área dos folíolos, com suporte de análise estatística (ANOVA Two-Way) e testes de normalidade (Shapiro-Wilk). Os resultados mostraram que a espessura foliar foi maior na campinarana florestada, enquanto a área dos folíolos foi 51% maior na campinarana arbustiva, onde há maior exposição solar. A área foliar total variou principalmente em função do local, sugerindo influência dos fatores edafoclimáticos regionais. Conclui-se que A. heterophylla apresenta elevada plasticidade foliar como estratégia adaptativa à variação de luz e habitat, sendo sua morfologia um indicativo funcional de resposta ambiental.

Palavras-chave: Macucu. Plasticidade Foliar. Estratégia Adaptativa.

ABSTRACT

Fabaceae includes species with high morphological plasticity, such as Aldina heterophylla Spruce ex Benth., found in Amazonian campinarana ecosystems. This study aimed to evaluate the leaf morphological variation of the species under different light conditions (full sun and shade), comparing individuals from shrubland (CEPLAC) and forested (UFAM) campinaranas, both located in Manaus, Brazil. The methodology involved collecting sun- and shade-exposed leaves from five adult individuals per site. Leaf thickness, total leaf area, and leaflet area were analyzed using statistical software (Two-Way ANOVA) and normality tests (Shapiro-Wilk). Results showed that leaf thickness was higher in the forested campinarana, especially under shaded conditions, while leaflet area was 51% larger in the shrubland campinarana, where sunlight is more intense. Total leaf area varied mainly due to location, suggesting the influence of regional edaphoclimatic factors. It is concluded that A. heterophylla exhibits high foliar plasticity as an adaptive strategy to light and habitat variation, with its leaf morphology serving as a functional indicator of environmental response.

Keywords: Macucu. Leaf Plasticity. Adaptative Strategy.

RESUMEN
La familia Fabaceae incluye especies con alta plasticidad morfológica, como Aldina heterophylla Spruce ex Benth., presente en los ecosistemas de campinarana amazónicos. Este estudio tuvo como objetivo evaluar la variación morfológica foliar de la especie bajo diferentes condiciones de luminosidad (sol pleno y sombra), comparando individuos en campinaranas arbustivas (CEPLAC) y boscosas (UFAM), ambas ubicadas en Manaus, Brasil. La metodología incluyó la recolección de hojas expuestas al sol y a la sombra de cinco individuos adultos por sitio. Se analizaron el grosor foliar, el área foliar total y el área de los folíolos mediante software estadístico (ANOVA de dos vías) y pruebas de normalidad (Shapiro-Wilk). Los resultados mostraron que el grosor foliar fue mayor en la campinarana boscosa, especialmente en condiciones de sombra, mientras que el área de los folíolos fue un 51% mayor en la campinarana arbustiva, donde la exposición solar es más intensa. El área foliar total varió principalmente en función del sitio, lo que sugiere la influencia de factores edafoclimáticos regionales. Se concluye que A. heterophylla presenta una alta plasticidad foliar como estrategia adaptativa a la variación de luz y hábitat.

Palabras clave: Macucu. Plasticidad Foliar. Estratégia Adaptativa.

1 INTRODUÇÃO

As campinaranas representam um dos ecossistemas mais singulares e diversos da bacia amazônica, ocorrendo sobre solos classificados como Espodossolos, conhecidos popularmente como solos de areia branca. Esses solos são extremamente pobres em nutrientes, apresentam acidez elevada e drenagem variável, características restritivas que impõem limitações severas ao desenvolvimento vegetal (Aerson, 1981; Vicentini *et al.*, 2004). Nesse contexto, a vegetação que coloniza essas áreas enfrenta estresses constantes, como a alta radiação luminosa em formações abertas, períodos de saturação hídrica seguidos de estiagem severa e baixíssima disponibilidade de macronutrientes essenciais, como fósforo e nitrogênio (Ferreira *et al.*, 2001).

As campinaranas ocupam cerca de 3% da área da Amazônia e apresentam fisionomia muito variável, ditada principalmente pela profundidade do lençol freático e pela fertilidade do solo (Junk *et al.*, 2015). Nas áreas de campinarana arbustiva, o solo é mais raso e a incidência solar é plena, enquanto nas áreas de campinarana florestada, a cobertura vegetal é significativamente mais densa, o dossel é contínuo e a luminosidade que atinge o sub-bosque é reduzida em até 80% (Prance, 1996).

Apesar das condições ambientais estressantes, algumas espécies arbóreas apresentam grande sucesso adaptativo e ampla distribuição nesses ecossistemas, entre elas destaca-se a *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth., espécie pertencente à família Fabaceae e conhecida regionalmente como macucu. O macucu é uma árvore endêmica e ecologicamente crucial por seu papel como forófito para uma grande diversidade de epífitas, especialmente orquídeas e briófitas (Krömer *et al.*, 2007; Mari *et al.*, 2016). Estudos preliminares indicam que essa espécie apresenta variações morfológicas significativas em função dos diferentes regimes de luminosidade e das características edáficas locais, o que sugere a ocorrência de uma acentuada plasticidade fenotípica (Prance e Silva, 1994; Sultan, 2000; Nicotra *et al.*, 2010; Valladares *et al.*, 2007).

Esta capacidade de uma mesma espécie ocupar diferentes fitofisionomias — desde formações abertas e arbustivas até florestas densas e altas — está diretamente relacionada à plasticidade fenotípica, definida como a habilidade de um único genótipo expressar características morfológicas, anatômicas ou fisiológicas distintas em resposta às variações do meio (Sultan, 2000; Valladares *et al.*, 2007). Como afirmado por Nicotra *et al.* (2010), a plasticidade fenotípica permite não apenas a permanência das espécies em um local sob estresse, mas também sua expansão para novos habitats. Isso ocorre porque a capacidade de modular características como espessura foliar, densidade estomática ou anatomia do lenho confere maior resiliência ao estresse ambiental, promovendo maior sucesso reprodutivo e eficiência de colonização. Assim, o determinismo ambiental não age de forma absoluta, mas interage intimamente com a capacidade plástica da planta em ajustar-se funcionalmente.

Sendo assim, as folhas são consideradas os órgãos mais plásticos das plantas, pois estão diretamente expostas às flutuações das condições microclimáticas e exercem funções vitais como a captação de luz, trocas gasosas e transpiração. Modificações em sua espessura, tamanho e formato são respostas funcionais comuns que permitem à espécie otimizar o ganho de carbono e minimizar a perda de água, o que constitui uma estratégia fundamental para a sobrevivência em solos severamente oligotróficos (Givnish, 1988; Lopes *et al.*, 2002).

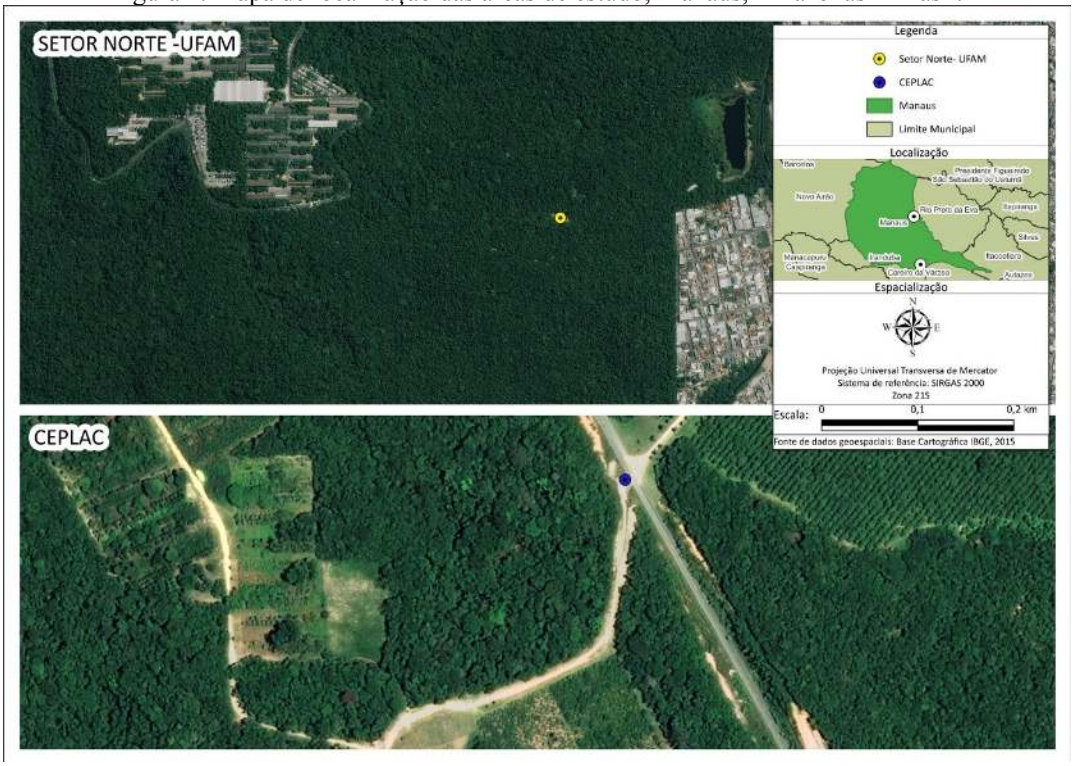
Diante do exposto, o objetivo deste estudo foi avaliar e comparar a morfometria foliar de *Aldina heterophylla* em duas fitofisionomias de campinarana na Amazônia Central, verificando como a variação na luminosidade microambiental influencia características como espessura e área foliar, discutindo as implicações adaptativas que garantem o sucesso ecológico desta espécie.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado em duas áreas representativas de campinarana, localizadas no município de Manaus, estado do Amazonas. A primeira área corresponde à Reserva da CEPLAC (Centro de Pesquisa Agropecuária do Trópico Úmido), caracterizada como Campinarana Arbustiva, caracterizada por uma fisionomia de vegetação aberta, predomínio de arbustos e árvores de pequeno porte, solo arenoso muito exposto e alta incidência de radiação solar direta. A segunda área localiza-se no Campus da Universidade Federal do Amazonas (UFAM - Manaus-AM), caracterizada como Campinarana Florestada, exibindo uma formação densa, árvores de maior porte, dossel contínuo e menor disponibilidade de luz no interior do sub-bosque.

Figura 1. Mapa de localização das áreas de estudo, Manaus, Amazonas – Brasil.



Fonte: Adaptado por Holanda, 2025.

O clima da região é equatorial úmido (Tipo Af de Köppen), com precipitação média anual de aproximadamente 2.300 mm, temperatura média anual de 26 °C e umidade relativa do ar superior a 80% durante todo o ano. Os solos de ambas as áreas são classificados como Espodossolos, apresentando textura eminentemente arenosa, acidez elevada e baixa saturação de nutrientes trocáveis (Santos *et al.*, 2018).

2.2 COLETA DE DADOS

Foram selecionados cinco indivíduos adultos de *Aldina heterophylla* com diâmetro à altura do peito (DAP) superior a 10 cm, distribuídos aleatoriamente em cada uma das duas fitofisionomias estudadas. Em cada indivíduo, foram coletadas 25 folhas maduras, completamente expandidas e saudáveis a partir do 3º nó e 3º fitômero (regiões entre dois nós do caule), garantindo a homogeneidade da idade ontogenética das amostras, provenientes de dois microambientes de luminosidade distintos: (a) Ambiente de Sol: ramos localizados na porção superior externa da copa, expostos à radiação solar direta; (b) Ambiente de Sombra: ramos localizados na porção inferior interna da copa, com incidência luminosa reduzida em pelo menos 70% devido ao autossombreamento.

As coletas foram conduzidas no período de junho a agosto de 2024, correspondente à estação de menor precipitação pluviométrica na região. As amostras foram acondicionadas em sacos plásticos

herméticos pretos e mantidas em caixas térmicas até o processamento no laboratório de Taxonomia Vegetal da UFAM.

2.3 ANÁLISES MORFOMÉTRICAS

Em laboratório, as folhas frescas foram higienizadas e submetidas às seguintes mensurações: (a) Espessura foliar (mm): mensurada com auxílio de um micrômetro digital (precisão de 0,01 mm) na região mediana dos folíolos, evitando-se a nervura central; (b) Área do folíolo (cm²): obtida por meio de digitalização das estruturas em scanner de alta resolução (300 dpi) e posterior processamento e análise de imagens no software ImageJ®, calculando-se a área média dos três folíolos centrais de cada folha; (c) Área foliar total (cm²): calculada pela soma da área de todos os folíolos individuais pertencentes à folha composta (Garnier *et al.*, 2001; Evans *et al.*, 2001).

Adicionalmente, foram mensurados o comprimento e a largura total da folha fresca, assim como o comprimento e a largura individual de cada folíolo com o auxílio de régua milimetrada, permitindo obter as dimensões médias das estruturas secas. Para a obtenção da biomassa seca e cálculo de parâmetros derivados, as amostras foram dispostas em estufa de circulação forçada de ar a 65 °C até atingirem massa constante (Farias *et al.*, 2020).

2.4 ANÁLISE ESTATÍSTICA

Os dados foram tabulados e inicialmente avaliados quanto aos pressupostos de normalidade dos resíduos por meio do teste de Shapiro-Wilk. Atendidos os pressupostos, os dados foram submetidos à Análise de Variância (ANOVA) bifatorial (Two-Way ANOVA), adotando-se como fatores fixos o Local (Fitofisionomia: Arbustiva vs. Florestada) e o Ambiente de Luz (Sol vs. Sombra), bem como a interação entre ambos. Quando observadas diferenças estatisticamente significativas, procedeu-se à comparação de médias pelo teste de Tukey ao nível de 5% de significância ($p < 0,05$). Todas as análises estatísticas e plotagens gráficas foram executadas no ambiente estatístico R (versão 4.3.1).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

A análise dos dados morfológicos revelou que os traços estruturais de *Aldina heterophylla* respondem de maneira complexa e significativa às variações das condições ambientais. Diferenças significativas ($p < 0,05$) foram registradas tanto entre as fitofisionomias quanto entre os ambientes lumínicos de copa, conforme sintetizado na Tabela 1.

Tabela 1. Valores (média ± desvio padrão) das características foliares de Aldina heterophylla Spruce ex Benth. de acordo com o local e o microambiente lumínico em Manaus-AM.

Características morfológicas	Local (fitofisionomia)		Microambiente da copa	
	CEPLAC (arbustiva)	UFAM (florestada)	Sol pleno	Sombra parcial
Espessura foliar (mm)	2,65 ± 0,36 b	3,07 ± 0,41 a	2,86 ± 0,43 a	2,87 ± 0,46 a
Área foliar total (cm²)	22,37 ± 2,58 b	25,01 ± 1,34 a	22,09 ± 11,95 a	22,48 ± 18,98 a
Área do folíolo (cm²)	73,29 ± 25,01 a	48,68 ± 13,46 b	64,57 ± 26,77 a	57,57 ± 18,05 b

Letras diferentes na mesma linha para cada fator (Local ou Ambiente) indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$) pelo teste de Tukey.
Fonte: Dados da pesquisa (2025).

A espessura foliar média apresentou valores aproximadamente 18% superiores na campinarana florestada (UFAM) em comparação à campinarana arbustiva (CEPLAC), independentemente do nível de luminosidade microambiental. Esse resultado indica uma marcante adaptação estrutural relacionada principalmente às características edáficas locais e à competição por nutrientes. Em formações florestadas mais densas, o maior investimento em tecidos foliares protetivos (como cutícula e parênquima paliçádico mais espessos) representa uma estratégia voltada à maximização do tempo de vida útil da folha e conservação de nutrientes em ecossistemas severamente oligotróficos, corroborando as predições clássicas de Givnish (1988) sobre o investimento em tecidos vegetais duráveis em solos pobres.

A análise estatística dos resíduos associados à espessura foliar confirmou a aderência à distribuição normal através do teste de Shapiro-Wilk ($W = 0,99419$; $p = 0,05979$). Sendo $p > 0,05$, não se rejeita a hipótese nula de normalidade, validando de maneira robusta o emprego dos testes paramétricos de variância (ANOVA). Uma distribuição simétrica e unimodal em formato de sino reforça a estabilidade dessa resposta morfológica na população avaliada, em conformidade com os achados de Zhang *et al.* (2019), que identificaram padrões normais de distribuição para a espessura foliar em espécies arbóreas tropicais sujeitas a gradientes microambientais.

Quanto à fisionomia vegetal, a Campinarana Florestada (UFAM) impõe uma dinâmica estrutural distinta da Campinarana Arbustiva (CEPLAC). Embora as campinaranas em geral possuam biomassa total reduzida quando comparadas a outros tipos de florestas de terra firme na Amazônia, a transição de fisionomias abertas para fechadas altera radicalmente a ecologia local. Conforme apontado por Oliveira *et al.* (2022), as variações na estrutura, na densidade e na biomassa de espécies nas campinaranas estão intimamente atreladas às flutuações edáficas e ao regime hidrológico local. Em ecossistemas de areia branca abertos (CEPLAC), o lençol freático frequentemente mais raso ou a

proporção diferenciada entre frações de areia fina e grossa restringem o crescimento em altura, favorecendo o domínio de poucos táxons altamente especializados (Mendonça, 2011; Nogueira, 2014).

Em contrapartida, a área do folíolo mostrou-se o atributo morfológico mais sensível e plástico face ao gradiente luminoso. Na campinarana arbustiva (CEPLAC), os folíolos apresentaram dimensões significativamente maiores (cerca de 51% superiores) em relação aos espécimes amostrados na área florestada (UFAM). Além disso, quando analisado estritamente o fator luz, as folhas coletadas sob sol pleno exibiram folíolos com área média 12% superior às de sombra (64,57 cm² contra 57,57 cm²). Embora a literatura clássica registre que folhas sombreadas frequentemente expandem sua lâmina para maximizar a captação de fótons sob dosséis fechados (Lopes *et al.*, 2002; Valladares *et al.*, 2007), a resposta inversa observada em *Aldina heterophylla* na campinarana arbustiva indica uma estratégia ecofisiológica peculiar e adaptada ao ecossistema de areia branca.

Em ambientes abertos, sob forte irradiância e estresse hídrico edáfico, o aumento do tamanho do folíolo associado a uma lâmina foliar mais delgada pode funcionar como um mecanismo de otimização da interceptação luminosa e eficiência fotossintética durante as primeiras horas da manhã, antes que o estresse térmico restrinja a condutância estomática. Padrões semelhantes de expansão foliar em áreas de alta irradiância foram reportados por Rodrigues e Gonçalves (2014) em investigações sobre a ecofisiologia de *A. heterophylla* ao longo de um gradiente campinarana arbustiva-campinarana florestada, reforçando que em ambientes abertos de campinarana a espécie tende a modular folhas e folíolos mais longos e proeminentes para superar as severas limitações nutricionais através do incremento absoluto da taxa assimilatória líquida.

Para a área foliar total, o padrão comportou-se de maneira análoga à área do folíolo, evidenciando que a espécie ajusta de forma coordenada tanto o tamanho de suas subunidades quanto a morfologia geral da folha composta para equilibrar o seu metabolismo energético. O teste de normalidade aplicado aos resíduos da área foliar total indicou desvio significativo em relação à normalidade teórica ($W = 0,70284$; $p = 0,0000$). Essa forte assimetria e cauda longa na distribuição de frequências denotam a existência de uma enorme heterogeneidade morfológica intraespecífica.

Conforme discutido por Puglielli (2024) e Huang *et al.* (2023), variações acentuadas e distribuições não normais em traços funcionais foliares como a área foliar e a massa foliar por área são reflexos comuns de pressões seletivas locais e flutuações microambientais, tais como clareiras dinâmicas, microtopografia do solo e o estágio ontogenético diferencial dos ramos. Fisiologicamente, essas alterações morfológicas operam em conjunto com a capacidade intrínseca da família Fabaceae em estabelecer simbioses tripartidas eficientes (incluindo bactérias fixadoras de nitrogênio e micorrizas), conferindo à *A. heterophylla* uma expressiva vantagem competitiva. Isso permite que o

macucu atue como um elemento dominante e persistente em solos considerados marginais ou completamente inadequados para a maior parte da flora arbórea da Amazônia (Sprent, 2009). Essa versatilidade corrobora as afirmações de Poorter e Kitajima (2021) e Sancho-Knapik *et al.* (2025), os quais destacam que as redes de regulação hormonal (envolvendo o balanço de auxinas e giberelinas) controlam o crescimento expansivo da lâmina foliar, permitindo o reajuste contínuo dos traços morfológicos funcionais como uma estratégia de estabilização da homeostase e da produtividade primária líquida em habitats marcadamente heterogêneos.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos confirmam que *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth. possui uma elevada plasticidade fenotípica em seus atributos morfológicos foliares, consolidando-se como um traço funcional ecofisiológico indispensável para o sucesso, estabelecimento e dominância ecológica da espécie nas campinaranas da Amazônia Central. A modulação significativa da espessura foliar em resposta ao local (fitofisionomia) e a extrema sensibilidade da área dos folíolos em relação ao microambiente de luz demonstram que a espécie altera sua arquitetura vegetativa de modo a maximizar o balanço entre ganho de carbono e conservação de recursos hídricos e nutricionais nos estressantes solos de areia branca.

Essa expressiva capacidade adaptativa elucida os mecanismos biológicos que viabilizam a colonização de habitats com fisionomias tão contrastantes, que vão desde arbustais completamente abertos e ensolarados até formações florestais densas de sub-bosque sombreado. Diante disso, os dados gerados neste estudo ressaltam o elevado potencial de *A. heterophylla* como uma espécie indicadora ecológica de status funcional e sugerem sua alta aplicabilidade e relevância estratégica em programas de conservação ambiental, manejo florestal e recuperação de áreas degradadas em ecossistemas amazônicos complexos.

AGRADECIMENTOS

As autoras agradecem ao financiamento recebido da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas – FAPEAM (bolsas de mestrado e PRODOC).

REFERÊNCIAS

AERSON, J. Soils of the Amazon basin and their utilization. Geoderma, v. 26, n. 2, p. 115-132, 1981.

COSTA, F. R. C.; MAGNUSSON, W. E.; LUIZÃO, R. C. Spatial heterogeneity in the structure of an Amazonian forested campinarana. Journal of Tropical Ecology, v. 21, n. 6, p. 601-612, 2005.

DIAS, A. S.; PEREIRA, M. F.; OLIVEIRA, R. S. Variação na área foliar como estratégia adaptativa de espécies tropicais. Revista Brasileira de Botânica, v. 44, n. 3, p. 215-226, 2021.

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

FARIAS, S. S.; CARVALHO, L. M.; SILVA, T. S. Métodos em ecofisiologia vegetal: determinação de área e massa foliar específica. Informativo Técnico de Botânica, v. 12, n. 1, p. 45-58, 2020.

FERREIRA, L. V.; PRANCE, G. T. Ecosystem diversity in the Amazonian campinaranas. Biodiversity and Conservation, v. 10, n. 7, p. 1105-1118, 2001.

FONSECA, C. R.; VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Functional plasticity in tropical tree species under shifting light regimes. Oecologia, v. 198, n. 2, p. 341-355, 2022.

GALLO, R.; GONÇALVES, J. F. C.; SANTOS, U. M. Leaf morphology and photosynthetic responses of Amazonian trees to solar radiation gradients. Photosynthetica, v. 59, n. 4, p. 512-524, 2021.

GARNIER, E. *et al.* Consistency of species traits as expressions of functional trade-offs in a wide range of low-productivity environments. Global Change Biology, v. 7, n. 5, p. 531-545, 2001.

GIVNISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. Australian Journal of Plant Physiology, v. 15, n. 2, p. 63-92, 1988.

HUANG, M. *et al.* Leaf area inequality and non-normality in distribution for drought-tolerant species. Frontiers in Plant Science, v. 14, e102435, 2023.

JUNK, Wolfgang J.; WITTMANN, Florian; SCHÖNGART, Jochen; PIEDADE, MARIA T. F. A classification of the major habitats of Amazonian black-water river floodplains and a comparison with their white-water counterparts. Wetlands Ecology and Management, v. 1, p. xx-yy, 2015.

KRÖMER, T. *et al.* Diversity and vertical distribution of epiphytes in an Amazonian campinarana. Biotropica, v. 39, n. 2, p. 189-197, 2007.

LI, N. *et al.* Hormonal regulation of leaf expansion and structural development in response to light availability. Journal of Experimental Botany, v. 72, n. 14, p. 5135-5149, 2021.

LOPES, A. M.; MEDEIROS, R. S.; SANCHES, M. C. Plasticidade morfológica foliar de espécies arbóreas em resposta ao gradiente de luz. Acta Amazonica, v. 32, n. 4, p. 567-578, 2002.

MARI, A. S.; SCUDELLER, V. V. Epiphytic community structure on Aldina heterophylla in the central Amazon. Acta Botanica Brasilica, v. 30, n. 3, p. 412-421, 2016.

MENDONÇA, B. A. F. Biomassa e estoque de carbono em fisionomias de campinarana sobre Espodossolos na Amazônia Central. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Amazonas, Manaus, 2011.

NICOTRA, A. B. *et al.* Plant phenotypic plasticity in a changing climate. Trends in Plant Science, v. 15, n. 12, p. 684-692, 2010.

NOGUEIRA, E. Hydro-edaphic gradients determine functional group distribution in white-sand ecosystems. Plant and Soil, v. 382, n. 1, p. 123-137, 2014.

OLIVEIRA, F. A. *et al.* Edaphic controls and hydrological regimes shaping campinarana vegetation structure in the Amazon. Catena, v. 214, p. 106254, 2022.

POORTER, L.; KITAJIMA, K. Light and water drive leaf trait trade-offs in tropical Fabaceae species. New Phytologist, v. 230, n. 3, p. 984-997, 2021.

PRANCE, G. T. Islands in Amazonia: The campina and campinarana vegetation. Memoirs of the New York Botanical Garden, v. 76, p. 113-128, 1996.

PRANCE, G. T.; SILVA, M. F. A revision of the Amazonian genus Aldina (Leguminosae). Kew Bulletin, v. 49, n. 2, p. 211-235, 1994.

PUGLIELLI, G. Non-normality of functional leaf traits across ecosystems: ecological interpretations and dynamic variances. Ecology Letters, v. 27, n. 2, e14390, 2024.

RODRIGUES, J. V.; GONÇALVES, J. F. C. Ecofisiologia de Aldina heterophylla ao longo de um gradiente de vegetação na Amazônia Central. Scientia Forestalis, v. 42, n. 102, p. 189-199, 2014.

SANCHO-KNAPIK, D. *et al.* Chlorophyll content and structural adjustments in shaded leaves of tropical canopy trees. Environmental and Experimental Botany, v. 218, p. 105612, 2025.

SANTOS, H. G. *et al.* Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 5. ed. Brasília: Embrapa, 2018.
SPRENT, J. I. Legume nodulation: a global perspective. Oxford: Wiley-Blackwell, 2009.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. Trends in Plant Science, v. 5, n. 12, p. 537-542, 2000.

VALLADARES, F. *et al.* Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. Ecology, v. 81, n. 7, p. 1925-1939, 2000.

VALLADARES, F. *et al.* The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on the response of plants to shifting environments. Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany, v. 24, n. 1, p. 11-23, 2007.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, v. 39, p. 237-257, 2008.

VICENTINI, A. *et al.* White-sand vegetation in Central Amazonia: a distinct and threatened ecosystem. Biological Conservation, v. 118, n. 4, p. 487-498, 2004.

ZHANG, Y. *et al.* Leaf thickness distributions and parametric estimations for tropical tree species assemblies. American Journal of Botany, v. 106, n. 9, p. 1210-1221, 2019.