

LEONARDO RIBEIRO

**ANATOMIA ECOLÓGICA DE FOLHAS DE *Ilex paraguariensis*
A. St.-Hil. NA MESORREGIÃO SERRANA DE SANTA
CATARINA**

Dissertação submetida ao Programa de Pós Graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais da Universidade Federal de Santa Catarina, para a obtenção do grau de Mestre em Ecossistemas Agrícolas e Naturais. Orientador: Prof. Dr. Paulo Cesar Poeta Fermino Junior.

**CURITIBANOS/SC
2018**

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Ribeiro, Leonardo Ribeiro
Anatomia ecológica de folhas de *Ilex*
paraguariensis A.St.-Hill na mesorregião serrana
de Santa Catarina / Leonardo Ribeiro Ribeiro ;
orientador, Paulo Cesar Poeta Fermino Junior ,
2018.

115 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de
Santa Catarina, Campus Curitibanos, Programa de Pós
Graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais,
Curitibanos, 2018.

Inclui referências.

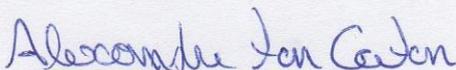
1. Ecossistemas Agrícolas e Naturais. 2.
Morfoanatomia foliar. 3. Ecofisiologia de folhas.
4. Espectrorradiometria . I. , Paulo Cesar Poeta
Fermino Junior . II. Universidade Federal de Santa
Catarina. Programa de Pós-Graduação em
Ecossistemas Agrícolas e Naturais. III. Título.

Leonardo Ribeiro

**“ANATOMIA ECOLÓGICA DE FOLHAS DE *Ilex paraguariensis*
A. St.-Hil. NA MESORREGIÃO SERRANA DE SANTA
CATARINA”**

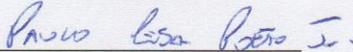
Esta dissertação foi julgada adequada para a obtenção do título de
“Mestre” e aprovada em sua forma final pelo Programa de Pós-
Graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais.

Curitiba, 05 de dezembro de 2018

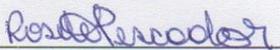


Prof^o Dr. Alexandre ten Catten
Coordenador do Curso

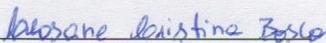
Banca Examinadora:



Prof^o Dr. Paulo Cesar Poeta Fermino Junior
Orientador



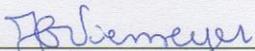
Prof^a Dr^a. Rosete Pescador
Membro I



Prof^a. Dr^a. Leosane Cristina Bosco
Membro II



Prof^o Dr. Magnos Alan Vivian
Membro Suplente



Prof^a. Dr^a. Julia Carina Niemeyer
Membro Suplente

Epígrafe
“La botánica no es una ciencia;
es el arte de insultar a las flores en griego y latín.”

(Alphonse Karr)

AGRADECIMENTOS

A Deus em primeiro lugar, que me deu força e persistência para vencer mais um desafio em minha vida. Às forças divinas que me ajudaram a seguir em frente mesmo diante de tantas dificuldades.

A minha família e meus amigos, que sempre acreditaram em mim, em especial meus pais e meu irmão, pelo incentivo e pela paciência.

Ao meu orientador professor doutor Paulo Cesar Poeta Fermino Junior, que contribuiu e enriqueceu minha pesquisa, sempre compreensivo e paciente em todos os momentos.

A todos que contribuíram para a realização deste trabalho, me ajudando a crescer como pessoa e como profissional. Em especial a meus colegas de turma, a primeira desse programa de Pós-Graduação, Gabriel, Karine e Valdeir. Aos profissionais do laboratório de biotecnologia, Aline Cardoso e Gabriel Olivo. A minha colega de pesquisa e laboratório Aline Bireahls. A Luiza Kreimeier pelo auxílio com gráficos e alguns equipamentos. E a todos os demais colegas que contribuíram de alguma forma para a realização desse trabalho.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais (PPGEAN) da Universidade Federal de Santa Catarina pela oportunidade de aprendizado e conhecimento.

Aos professores desse programa de Pós-Graduação, com quem tive o prazer e a oportunidade de aprender mais, pelas suas excelentes aulas.

Ao meu avô que aos 95 anos sempre foi e ainda é um grande entusiasta da educação, e um grande esperançoso de dias melhores. E que me ensinou desde criança a mergulhar no mundo dos livros.

Ao presidente Luís Inácio Lula da Silva, mantido hoje em Curitiba como preso político, por ter sido um visionário na área da educação e ter trazido para o interior de Santa Catarina um campus da Universidade Federal, onde eu tive o privilégio de poder estudar.

A todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desse trabalho.

RESUMO

A erva-mate (*Ilex paraguariensis*) é uma espécie presente em alguns países da América do Sul, incluindo a região sul e centro-oeste do Brasil. A espécie é utilizada como matéria prima para chás e chimarrão, sendo seu consumo muito popular. As espécies arbóreas podem aclimatar-se às variações das condições ambientais. A aclimação é adquirida através de mudanças morfo-fisiológicas. O objetivo do trabalho foi caracterizar a morfoanatomia foliar de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. em indivíduos localizados em ecossistemas distintos na mesorregião serrana de Santa Catarina, sendo na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) e no Sistema Agroflorestral (SAF), nos períodos sazonais de inverno e verão. Foram coletadas folhas saudáveis totalmente expandidas. Seções paradermicas de material fresco foram feitas para a determinação da densidade estomática, e dimensões do poro estomático. Amostras foram fixadas em FAA 70, desidratadas em etanol e infiltradas em parafina. Os blocos foram seccionados transversalmente e corados com safranina/fast-green, para descrição dos tecidos e determinação das espessuras da lâmina foliar. Discos foliares retirados foram usados para extração de pigmentos fotossintéticos com DMSO, e quantificados em espectrofotometria. Para a determinação das assinaturas espectrais de folhas foram utilizadas as reflectâncias dos comprimentos de onda do visível (400 a 690 nm) e do infravermelho (690 a 1300 nm) com auxílio de espectrorradiômetro. Os resultados mostraram diferenças na suculência foliar, que foi maior em plantas do SAF (1,65 g/cm²) que em plantas da floresta (0,99 g/cm²). As massas seca e fresca também apresentaram diferenças; em plantas do SAF a massa seca foi maior (0,57 g) do que em plantas da floresta (0,38 g). A massa fresca também foi maior em indivíduos do SAF (1,49 g) do que em indivíduos da floresta (0,99 g). O comprimento do poro estomático foi maior em indivíduos do SAF (30,6 µm) do que em indivíduos da floresta (15,8 µm). A largura do poro estomático também foi maior no SAF (6,88 µm) do que na floresta (4,07 µm). A espessura da cutícula adaxial em plantas do SAF (3,7 µm) foi maior do que em plantas da floresta (2,3 µm) e a espessura da lâmina foliar também, sendo maior no SAF (260,6 µm) e na floresta (218,9 µm). A espessura do parênquima paliádico também foi maior no SAF (72,1 µm) do que na floresta (54,9 µm) e a concentração de clorofila b foi menor no SAF (4,3 mg.cm²) do que na floresta (6,7 mg.cm²), essas foram as variações mais significativas em relação aos ecossistemas. Em relação à sazonalidade

observaram variações na massa seca que foi maior no verão (0,57 g) do que no inverno (0,42 g) em plantas do SAF, a densidade estomática também foi menor no verão (289,2 est./mm²) do que no inverno (561,2 est./mm²) em ambos os tratamentos. O comprimento estomático apresentou-se maior no verão (30,6 µm) do que no inverno (19,8 µm) em plantas do SAF, tendo apresentado resultado inverso em plantas da floresta; e a largura do poro seguiu o mesmo padrão, sendo maior no verão (6,88 µm) do que no inverno (5,38 µm) no SAF e mais um vez com resultado inverso na floresta. A espessura da cutícula adaxial foi maior no verão (3,7 µm) e menor no inverno (2,2 µm) em plantas do SAF. A espessura da lâmina foliar em plantas de floresta foi maior durante o inverno (277,7 µm) do que no verão (218,9 µm). A espessura do mesofilo foi maior no inverno (224,1 µm) do que no verão (162,7 µm) em ambos os tratamentos. A concentração de clorofilas a foi maior no inverno (19,2 mg.cm²) do que no verão (13,5 mg.cm²) em plantas da floresta, esse padrão se repetiu para clorofila b com (6,7 mg.cm²) no inverno e 4,3 mg.cm²) no verão e também na concentração de carotenoides, com (3,8 mg.cm²) no inverno e (2,4 mg.cm²) no verão. O maior índice de plasticidade fenotípica foi obtido para as concentrações de clorofilas totais (0,64). As características relacionadas aos estômatos (comprimento com 0,48, largura do poro estomático com 0,41 e densidade com 0,45) apresentaram os maiores índices de plasticidade dentre os parâmetros anatômicos avaliados. A assinatura espectral da reflectância demonstrou similaridade na comparação entre os ecossistemas e diferenças expressivas com relação à sazonalidade. A reflectância nas plantas durante o inverno ficou entre 60 e 70% e durante o verão essa reflectância foi superior a 90%, isso nos dois ambientes observados. Em *I. paraguariensis*, parâmetros estruturais e fisiológicos foliares sofrem variações significativas em diferentes ecossistemas e períodos sazonais na Floresta Ombrófila Mista, contribuindo para a aclimação da espécie.

Palavras chave: erva-mate, plasticidade estrutural, sazonalidade, respostas espectrais, aclimação.

ABSTRACT

Erva-mate (*Ilex paraguariensis*) is a species present in some South American countries, including the south and central-west region of Brazil. The species is used as raw material for teas and chimarrão, being its consumption very popular. Tree species can acclimate to variations in environmental conditions. Acclimatization is acquired through morpho-physiological changes. The objective of this work was to characterize the leaf morphoanatomy of *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. in individuals located in distinct ecosystems in the plateau mesoregion of Santa Catarina, being in the secondary Mixed Ombrophylous Forest (SF) and in the Agroforestry System (SAF), in the seasonal periods of winter and summer. Fully expanded healthy leaves were collected. Parathermic sections of fresh material were made for the determination of the stomatal density, and dimensions of the stomatal pore. Samples were fixed in FAA 70, dehydrated in ethanol and infiltrated in paraffin. The blocks were cross-sectioned and stained with safranin / fast-green, to describe the tissues and to determine the thickness of the leaf blade. Leaf discs removed were used for extraction of photosynthetic pigments with DMSO, and quantified in spectrophotometry. For the determination of the spectral signatures of leaves, the wavelength reflectances of the visible (400 to 690 nm) and the infrared (690 to 1300 nm) wavelengths were used with the aid of a spectroradiometer. The results showed differences in leaf succulence, which was higher in SAF plants (1.65 g / cm²) than in forest plants (0.99 g / cm²). The dry and fresh masses also presented differences; in SAF plants the dry mass (0.57 g) was higher than in forest plants (0.38 g). The fresh mass was also higher in SAF individuals (1.49 g) than in forest individuals (0.99 g). The stomatal pore length was higher in SAF individuals (30.6 μm) than in forest individuals (15.8 μm). The stomatal pore width was also higher in SAF (6.88 μm) than in forest (4.07 μm). The thickness of the adaxial cuticle in APS plants (3.7 μm) was higher than in forest plants (2.3 μm) and leaf blade thickness was also higher in SAF (260.6 μm) and forest (218.9 μm). The thickness of the palisade parenchyma was also higher in SAF (72.1 μm) than in forest (54.9 μm) and chlorophyll *b* concentration was lower in SAF (4.3 mg.cm²) than in forest (6, 7 mg.cm²), these were the most significant variations in relation to ecosystems. Regarding seasonality, variations in dry mass that were higher in summer (0.57 g) than in winter (0.42 g) in SAF plants, stomatal density was also lower in summer (289.2 est./ mm²) than in winter (561.2 stems / mm²) in both treatments. The stomatal length was

higher in summer (30.6 μm) than in winter (19.8 μm) in SAF plants, with an inverse result in forest plants; and the pore width followed the same pattern, being higher in summer (6.88 μm) than in winter (5.38 μm) in SAF and again with an inverse result in the forest. The thickness of the adaxial cuticle was higher in summer (3.7 μm) and lower in winter (2.2 μm) in SAF plants. Leaf thickness in forest plants was higher during winter (277.7 μm) than in summer (218.9 μm). The thickness of mesophyll was higher in winter (224.1 μm) than in summer (162.7 μm) in both treatments. The concentration of chlorophyll *a* was higher in winter (19.2 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2$) than in summer (13.5 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2$) in forest plants, this pattern was repeated for chlorophyll *b* with (6.7 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2$) in winter and 4.3 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2$) in the summer and also in the concentration of carotenoids, with (3.8 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2$) in the winter and (2.4 $\text{mg}\cdot\text{cm}^2$) in the summer. The highest phenotypic plasticity index was obtained for total chlorophyll concentrations (0.64). The characteristics related to stomata (length with 0.48, stomatal pore width with 0.41 and density with 0.45) presented the highest plasticity indices among the anatomical parameters evaluated. The spectral signature of the reflectance showed similarity in the comparison between the ecosystems and significant differences in relation to the seasonality. The reflectance in the plants during the winter was between 60 and 70% and during the summer this reflectance was superior to 90%, that in the two observed environments. In *I. paraguayensis*, structural and physiological foliar parameters undergo significant variations in different ecosystems and seasonal periods in the Mixed Ombrophilous Forest, contributing to the acclimatization of the species.

Key words: erva-mate, structural plasticity, seasonality, spectral responses, acclimatization.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1** – Área de coleta de folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Localização da área de estudo no Estado de Santa Catarina. B. Vista aérea das áreas de coleta em Curitiba/SC. Legenda: o círculo indica a área de Sistema Agroflorestal (SAF) e o retângulo indica a área de Floresta Ombrófila Mista secundária (FS)..... 60
- Figura 2** – Indivíduos adultos de erva mate (*Ilex paraguariensis*) na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Sistema Agroflorestal (SAF). B. Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). C. Exemplar de *Ilex paraguariensis*..... 62
- Figura 3** – Morfologia externa das folhas de *Ilex paraguariensis* de plantas adultas na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folha de indivíduo no Sistema Agroflorestal (SAF); B. Folha de indivíduo na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). 67
- Figura 4** – Vista frontal da epiderme da face abaxial de folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos adultos na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folhas de indivíduos no Sistema Agroflorestal (SAF); B. Folhas de indivíduos na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). Legenda: CE= complexo estomático..... 71
- Figura 5** – Secções transversais de folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folhas em Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) no verão; B. Face adaxial de folhas em Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) no inverno; C. Face adaxial de folhas no Sistema Agroflorestal (SAF) no verão; D. Face adaxial de folhas no Sistema Agroflorestal (SAF) no inverno. Legendas: CAD = cutícula na face adaxial; EAD= epiderme na face adaxial; EAB= epiderme na face abaxial; PP = parênquima paliçádico; PE= parênquima esponjoso. 74
- Figura 6** – Secções transversais da lâmina foliar de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folha de indivíduos no Sistema Agroflorestal (SAF); B. Folha de indivíduos na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). Legenda: PP= parênquima paliçádico; PE= parênquima esponjoso. 76
- Figura 7** – Respostas espectrais de folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina nos ecossistemas de Sistema Agroflorestal (SAF) e na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) nos períodos sazonais de inverno (2017) e verão (2018). 85

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Variáveis climáticas de 1976 a 2005 (30 anos) na região do município de Curitiba/SC, de acordo com as normas de organização meteorológica mundial (WMO).....	24
Tabela 2 – Média de precipitação pluviométrica, temperaturas, radiação solar e evapotranspiração, no período de análise das folhas de <i>Ilex paraguariensis</i>	68
Tabela 3 – Características de área e suculência foliar, massa fresca e massa seca de folhas de <i>Ilex paraguariensis</i> em diferentes condições ambientais e sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão	70
Tabela 4 – Densidade estomática e dimensões do poro estomático em folhas de <i>Ilex paraguariensis</i> em diferentes condições ambientais e sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.....	73
Tabela 5 – Espessura da cutícula e da epiderme de folhas de <i>Ilex paraguariensis</i> de indivíduos na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.....	76
Tabela 6 – Espessuras dos tecidos do mesofilo de folhas de <i>Ilex paraguariensis</i> de indivíduos na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.....	79
Tabela 7 – Teores de clorofilas e carotenoides em folhas de <i>Ilex paraguariensis</i> de indivíduos na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.....	82
Tabela 8 – Índice de plasticidade fenotípica (IP) em folhas de <i>Ilex paraguariensis</i> na mesorregião serrana de Santa Catarina nos ecossistemas de Sistema Agroflorestal (SAF) e na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) nos períodos sazonais de inverno e verão.....	84

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

SAF – Sistema Agroflorestal
FS – Floresta Secundária
FOM – Floresta Ombrófila Mista
RFA – Radiação Fotossinteticamente Ativa
AF – Área Foliar
MF – Massa Fresca
MS – Massa Seca
IP – Índice de Plasticidade
Inv. – Inverno
Ver. – Verão
CE – Complexo Estomático
CAD – Cutícula na Face Adaxial
EAD – Epiderme na Face Adaxial
EAB – Epiderme na Face Abaxial
PP – Parênquima Paliçádico
PE – Parênquima Esponjoso
REM – Radiação Eletromagnética

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	21
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	27
2.1 A FLORESTA OMBRÓFILA MISTA E OS SISTEMAS AGROFLORESTAIS	27
2.2 A ERVA-MATE.....	29
2.3 A INFLUÊNCIA DA LUMINOSIDADE NAS PLANTAS	37
2.4 A ANATOMIA E ECOFISIOLOGIA DE FOLHAS	46
2.5 ESPECTRORRADIOMETRIA.....	52
3 OBJETIVOS.....	57
3.1 OBJETIVO GERAL	57
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	57
4 MATERIAL E MÉTODOS.....	58
4.1 ÁREA DE ESTUDO	59
4.2 MATERIAL DE ESTUDO.....	61
4.3 PROCEDIMENTOS DE COLETA.....	62
4.4 ÁREA FOLIAR.....	63
4.5 PREPARAÇÃO DO MATERIAL PARA A MICROSCOPIA ÓPTICA.....	63
4.5.1 Análise dos Estômatos.....	64
4.5.2 Análise dos Tecidos da Lâmina Foliar.....	64
4.6 EXTRAÇÃO E DOSAGEM DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	65
4.7 ÍNDICES DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA (IP)	65
4.8 ANÁLISES ESPECTRAIS DE REFLECTÂNCIA DE FOLHAS	65
4.9 ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	66
5 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	67
5.1 MORFOANATOMIA FOLIAR	67
5.2. PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS	78

5.3. ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA	81
5.4 RESPOSTAS ESPECTRAIS DE FOLHAS	83
6 CONCLUSÃO.....	87
REFERÊNCIAS.....	89

1 INTRODUÇÃO

A Floresta Ombrófila Mista corresponde à região fitoecológica de maior extensão no Estado de Santa Catarina, cobrindo o planalto catarinense em altitudes que variam de 500 até aproximadamente 1.800 m. É constituída por elementos da flora tropical (afro-brasileira) e temperada (austral-antártica-andina), explicando sua denominação de floresta mista e o caráter ombrófilo, referindo-se ao regime elevado de chuvas bem distribuídas ao longo do ano. Nesta Floresta a *Araucaria angustifolia* destaca-se na paisagem por apresentar grande número de indivíduos de porte avantajado que constituem o dossel da floresta, sob o qual se encontram Lauraceae, Myrtaceae e Aquifoliaceae (Klein 1960; 1978; Reitz & Klein 1966; Leite e Klein 1990; Leite 2002; Waechter 2002; Backes 2009; Mähler Junior & Larocca 2009).

A FOM (Floresta Ombrófila Mista) é caracterizada como um ambiente estruturalmente complexo que abriga diversas comunidades biológicas (Nascimento; Longhi; Brena, 2001). Em florestas tropicais, a dinâmica e estrutura das comunidades e populações arbóreas se apresentam como um reflexo da perturbação histórica e das pressões antrópicas, uma vez que as mudanças na densidade de indivíduos são fortemente influenciadas por fatores ambientais bióticos e abióticos (Machado et al., 2010). A regeneração natural representa um mecanismo importante para a sobrevivência, desenvolvimento e manutenção dos ecossistemas florestais, indicando o potencial de recrutamento de novos indivíduos. Constitui um aspecto efetivo para diagnosticar a conservação do fragmento e a sua resposta frente a perturbações naturais ou antrópicas, sendo um elemento chave para a preservação, conservação e recuperação das florestas (Silva et al., 2007; Paludo; Mantovani; Reis, 2011). A partir do conhecimento de aspectos da regeneração, podem ser identificadas as potencialidades e possibilidades para a criação de estratégias de manejo em prol de um sistema sustentável (Van Groenendael; Bullock; Perez-Jimenez, 1996).

Os fragmentos da Floresta Ombrófila Mista podem encontrar-se em diferentes estágios sucessionais variando com o processo de dinâmica da floresta. Estudos dessa natureza têm sido intensificados na busca de entender a dinâmica desses ecossistemas. Um dos aspectos dinâmicos que se tem pesquisado é a sucessão florestal (Gandolfi, 1991). A sucessão florestal sempre inicia com etapas pioneiras e culmina com a de *clímax* (Daubenmire 1968).

Rodrigues (1995) descreve que as espécies pioneiras têm função cicatrizadora de ambientes perturbados. No outro extremo das pioneiras,

têm-se as *clímax* que são as espécies finais na substituição sequencial de espécies na sucessão. Entre os dois extremos, existe grande número de espécies com características ou adaptações ecológicas intermediárias. Quando as características são mais parecidas com as pioneiras, estas espécies são chamadas de secundárias iniciais; quando apresentam características mais próximas das espécies *clímax*, são denominadas secundárias tardias. De acordo com Rodrigues (1995), a classificação sucessional de espécies florestais tem sido um ponto muito polêmico em estudos de florestas tropicais, pois pouco se conhece da autoecologia das espécies, que forneceria os dados necessários para sua classificação mais adequada. Essa classificação das espécies auxiliaria na compreensão da dinâmica florestal e na adoção de práticas adequadas de manejo e recuperação de florestas.

Os remanescentes florestais poderiam encontrar-se melhor preservados caso a exploração de espécies de interesse econômico tivesse considerado a capacidade de regeneração natural, obtida através da análise da autoecologia das espécies e da estrutura e dinâmica das florestas (Narvaes et al. 2005). De acordo com Carvalho (1982), a avaliação da estrutura e composição da regeneração natural é fundamental para a elaboração e aplicação adequada de planos de manejo que permitam o uso racional da floresta. *Ilex paraguariensis* é uma das espécies que resiste nos remanescentes de FOM.

A erva-mate é uma espécie *clímax*, que cresce, preferencialmente, nas associações mais evoluídas dos pinhais. Regenera-se com facilidade quando o estrato arbóreo superior e, principalmente, os estratos arbustivo e herbáceo são raleados. É espécie característica da Floresta Ombrófila Mista Montana (Floresta com Araucária), sempre em associações, nitidamente evoluídas com pinheiro-do-paraná (Klein, 1969).

As folhas de *I. paraguariensis*, adequadamente preparadas, fornecem o “mate”, o mais popular dos chás consumidos no Brasil, na forma de bebida e do chimarrão, e exportado para todo o mundo (Lorenzi, 2014). Por esta razão é muito cultivada no sul do país, entretanto, a maior parte da produção ainda provém da exploração de ervais nativos. A árvore também é ornamental e poder ser empregada no paisagismo. Também pode ser utilizada no plantio misto de áreas degradadas destinadas à recomposição da vegetação.

Paralelamente à queda de sua produção, pela exploração contínua e avanço da agricultura, houve um aumento na demanda do produto. Desse modo tornou-se prática comum o plantio dessa espécie.

A região sul do Brasil corresponde por cerca de 97% da produção nacional (ufrgs.br/afeira).

A presença em abundância do pinheiro (*Araucaria angustifolia*) na FOM fornece ambiente adequado à formação de ervais. Calcula-se que a planta seja capaz de viver, em estado selvagem, algumas dezenas de anos, permitindo colheitas remuneradas, desde que sua exploração seja realizada de forma racional e com cuidados, pois existem indicações que a produção aumenta gradativamente até os 30 anos de idade. A primeira colheita é realizada a partir do 4º ou 5º ano de campo, após o plantio definitivo, sendo realizada a cada dois anos, ou anualmente em ervais plantados. O período ideal de corte é de maio a setembro, antes de ocorrer a brotação, pois nesta época as folhas estão maduras e a erva está em repouso fisiológico (ufrgs.br/afeira).

A erva-mate geralmente chega a formar capões homogêneos e é naturalmente disseminada por pássaros, consumidores de seus frutos. Essa planta é considerada uma espécie ombrófila (Carpanezi, 1995), mas muitas características a colocam no grupo que evita a sombra, como é o caso da emissão de menor número de metâmeros (Rakocevic et al., 2011) e a formação de menor área foliar (Rakocevic et al., 2011) quando cultivada em sub-bosque comparada com a área aberta (monocultura). Estudos recentes relataram em análises morfológicas e arquiteturas, diferenças relacionadas à forma foliar e a distribuição de folhagem em dossel de erva-mate, cultivada em condições distintas quanto a disponibilidade de radiação solar (Rakocevic et al., 2011). Conhecer melhor a maneira como essa espécie se modela em ambientes distintos de mesma região para resistir às variações climáticas sazonais despertou interesse justamente por ser uma espécie nativa e de uso tão comum na região sul brasileira. A hipótese da presente pesquisa foi a de que as diferenças nas condições abióticas e sazonais que incidem sobre *Ilex paraguariensis* em diferentes ecossistemas, tais como em Sistema Agroflorestal (SAF) e Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) promovessem alterações na anatomia e fisiologia foliar.

Tem se falado na diferença de sabor da erva-mate e suas possíveis causas, mas até o momento poucas pesquisas chegaram a determinar os fatores promotores dessas diferenças. Resultados preliminares de pesquisas concluíram que a diferença nos teores de substâncias químicas vinculadas ao sabor é devido, principalmente, ao fator luminosidade aliado a época da poda (Rachwal et al., 1998). O cultivo em ambiente sombreado pode produzir uma erva-mate com sabor mais aceitável (suave) pelo público consumidor (Suertegaray, 2002).

Vários estudos têm mostrado que a vegetação sujeita a fatores estressantes expressa respostas funcionais por meio de ajustes estruturais que contribuem efetivamente para seu crescimento e sobrevivência (Boeger & Gluzezak, 2006; Rosado & Mattos, 2010; Melo Júnior & Boeger, 2016). A essas respostas é atribuído o conceito de plasticidade fenotípica, representando a capacidade de um mesmo genótipo produzir diferentes fenótipos para que o organismo possa ajustar seu desenvolvimento, fisiologia e história de vida em resposta às características do ambiente (Sultan 2000; Gratani 2014). Frequentemente os estudos sobre plasticidade fenotípica são realizados com vistas a buscar a relação entre a variação morfoanatômica em espécies de comunidades naturais e a intensidade luminosa do ambiente, a taxa de herbivoria e o grau de sucessão (Ré-Jorge 2007; Boeger et al., 2009; Anjos Silva, 2010; Sabbi et al., 2010).

Nesse trabalho de pesquisa foram considerados os diferentes ambientes em que as populações de *I. paraguariensis* se encontravam, incluindo as características climáticas da região. As populações de ervamate estão a 987m de altitude e se apresentam em diversos remanescentes na Floresta Ombrófila Mista. A região apresenta verão fresco e inverno frio, com pluviosidade significativa, conforme dados da Tabela 1.

Tabela 1 – Variáveis climáticas trimestrais de 1976 a 2005 (30 anos) de Curitiba/SC, de acordo com as normas de organização meteorológica mundial (WMO). Legenda: DJF= dezembro, janeiro e fevereiro; MAM= março, abril e maio; JJA= junho, julho e agosto; e SON= setembro, outubro e novembro.

Variáveis \ Meses do ano	DJF	MAM	JJA	SON	MÉDIA
Temperatura Média (°C)	20,5 °C	16,7 °C	12,4 °C	16,5 °C	16,5 °C
Radiação Solar Global (MJ/m ² /Dia ⁻¹)	19,1	14,0	11,5	17,5	15,5
Evapotranspiração (mm)/ trimestre	297	186	105	187	193,7

Fonte: Atlas Climático da Região Sul do Brasil: Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Pelotas: Embrapa Clima Temperado e Colombo: Embrapa Flores. 2011. 336p.

O presente trabalho de pesquisa se propôs a buscar novos conhecimentos a respeito da plasticidade morfoanatômica ocorrida nas folhas da erva-mate, planta nativa da região sul do Brasil e de grande interesse econômico. Existem alguns estudos e pesquisas já realizados, que analisaram as diferentes características de desenvolvimento da *Ilex paraguariensis* em diferentes condições. Portanto, esta pesquisa buscou contribuir na análise e detecção de possíveis alterações foliares na espécie citada.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 A FLORESTA OMBRÓFILA MISTA E OS SISTEMAS AGROFLORESTAIS

A floresta ombrófila mista (FOM) correspondia aproximadamente à 44% da superfície do estado de Santa Catarina (Klein, 1978), mas a atividade antrópica a reduziu significativamente. Considerando um conjunto de parâmetros estatísticos e o trabalho de campo realizado pela equipe do Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina, é possível afirmar que, a cobertura florestal remanescente em 2008 na Floresta Ombrófila Mista era de cerca de 24,4% de sua área original (Vibrans et al., 2010). Analisando a frequência dos fragmentos florestais por classe de tamanho na Floresta Ombrófila Mista no estado, percebe-se que a cobertura florestal atual está altamente fragmentada. Esse processo de fragmentação ocorreu de forma mais intensiva na Floresta Ombrófila Mista do que na média do estado. A fragmentação dos remanescentes da Floresta Ombrófila Mista é maior do que na média estadual, com fragmentos de até 50 hectares representando 82% do total dos fragmentos e 21% de toda a área coberta por florestas (De Gasper, 2013).

Em fragmentos florestais, principalmente os situados em malha urbana, o tamanho, o tempo de isolamento, o tipo de matriz em que se inserem e seu histórico de perturbação são variáveis que interferem nos elementos abióticos do meio alterando os nichos de regeneração disponíveis para a perpetuação das espécies. Mesmo ajustando-se a essas mudanças ambientais, as populações de espécies remanescentes em fragmentos florestais estão sujeitas a problemas estocásticos, de ordem genética e demográfica, que podem comprometer sua sobrevivência (Da Silva 2013). O fato do entendimento dos processos de regeneração natural da floresta é importante para o sucesso do seu manejo, o qual necessita de informações básicas em qualquer nível de investigação. Com essas informações, o silvicultor pode incentivar o crescimento e maximizar o volume natural das espécies desejáveis por unidade de área.

Dentre as regiões fitoecológicas com maior pressão antrópica em Santa Catarina, está a FOM com elevado grau de alteração de sua cobertura original (Leite & Klein 1990; Vibrans et al. 2013). Sua redução e descaracterização resultam da intensa exploração madeireira, bem como da conversão de áreas florestais em áreas de agricultura e pecuária (Nascimento et al. 2001; Sampaio & Guarino 2007; Vibrans et

al. 2011), além da contínua exploração, embora em escala decrescente, dos fragmentos remanescentes. Diante deste cenário, o conhecimento sobre a flora da FOM é imprescindível, não apenas para seu diagnóstico, mas também para direcionar estratégias de conservação (Vibrans et al. 2010).

A maioria dos estudos realizados na última década é restrita à análise do componente arbóreo da floresta (Nascimento et al. 2001; Randon Neto et al. 2002; Cordeiro e Rodrigues 2007; Lingner et al. 2007; Klauberg et al. 2010), sendo raros estudos do componente herbáceo (Citadini-Zanete et al. 2011), embora forneçam informações relevantes no estudo de comunidades florestais, principalmente relacionadas à compreensão dos mecanismos de regeneração da floresta.

Nesse sentido os sistemas agroflorestais (SAFs) têm sido amplamente promovidos como sistemas de produção agrícola sustentáveis e particularmente atraentes para regiões subdesenvolvidas, onde o uso de insumos externos é inviável (Bremen e Kessler, 1997). Existem os sistemas agroflorestais, que podem ser definidos como sendo a modalidade de uso integrado da terra para fins de produção florestal, agrícola e pecuário (Dubois, 1996; Santos, 2000). Os aspectos principais dos sistemas agroflorestais estão na presença deliberada de componentes florestais para fins de produção, de proteção ou visando a ambas situações simultaneamente (Passos e Couto, 1997).

Os SAFs apresentam inúmeras vantagens que contribuem para o estabelecimento de modelos de produção mais estáveis e que podem amenizar as adversidades encontradas pela agropecuária em diversas regiões. Esses sistemas proporcionam maior cobertura do solo, favorecem a preservação da fauna e da flora, promovem a ciclagem de nutrientes a partir da ação de sistemas radiculares diversos e propiciam um contínuo aporte de matéria orgânica (Bremen e Kessler, 1997; Araújo et al., 2001; Sánchez, 2001; Schroth et al., 2002). Possibilitam ainda, maior diversidade de produtos a serem explorados, o que alivia a sazonalidade, fenômeno comum no setor agropecuário (Izac e Sánchez, 2001).

Atualmente, os sistemas agroflorestais estão sendo vistos como alternativas promissoras para propriedades rurais dos países em desenvolvimento. Pela integração da floresta com culturas agrícolas e com a pecuária, esse sistema oferece uma alternativa quanto aos problemas de baixa produtividade, de escassez de alimentos e da degradação ambiental generalizada (Almeida et al., 1995; Santos, 2000). As combinações agroflorestais podem representar uma alternativa de estímulo econômico à recuperação florestal, levando à incorporação do

componente arbóreo em estabelecimentos rurais. A integração entre espécies arbóreas e culturas agrícolas não visa somente à produção, mas também à melhoria na qualidade dos recursos ambientais, graças às interações ecológicas e econômicas que acontecem nesse processo, uma vez que a presença de árvores favorece a ciclagem de nutrientes, confere proteção ao solo contra a erosão e melhora o microclima local (Valladares-Pádua et al., 1997).

Os sistemas agroflorestais (SAFs) são definidos como consórcios de culturas agrícolas com espécies arbóreas que podem recuperar florestas e áreas degradadas. Os quintais, sítios e pomares domésticos constituem exemplos de SAFs, onde são compostos por espécies agrícolas e árvores de múltiplos usos, permitindo a combinação dessas populações na mesma área reduzindo a deterioração ambiental e o aumento dessas espécies (Cunha, 2017).

Os sistemas agroflorestais destacam-se em função de sua importância no desenvolvimento de áreas agrícolas, revertendo em melhor uso da terra, buscando não somente o aumento da produtividade, mas, também, melhoria das condições ambientais e socioeconômicas da população (Salton et al., 2013).

2.2 A ERVA-MATE

A erva-mate é uma planta nativa da região subtropical da América do Sul, e ocorre de forma especial na região sul do Brasil, em parte do Mato Grosso do Sul, e ainda, na Argentina, Uruguai e Paraguai (Edwin e Reitz, 1967). É uma árvore da família das aquifoliáceas, que tem suas folhas amplamente consumidas no chimarrão e chás, seja quente ou gelado. É consumida no Brasil e nos países acima citados, fazendo parte das culturas locais.

Sua área de dispersão é de aproximadamente 540.000 km², dos quais 450.000 km² no Brasil (corresponde a 5% do território brasileiro), entre as latitudes de 21° e 30° sul, e longitudes de 48°30' e 56°10' oeste. O clima preferencial de ocorrência da erva-mate são os tipos Cfa e Cwa da classificação de Köppen, com temperatura média anual de 20 a 23° C, ocupando altitudes entre 500 a 1500m com precipitação média anual em torno de 1500 mm (Da Croce, 2003). A planta suporta sombra em qualquer idade, tolerando luz e frio na idade adulta. Em algumas regiões ocorre a presença de erva-mate com temperaturas muito baixas, podendo chegar até a temperatura mínima absoluta do ar a -12°C (Carvalho, 1994). Em especial em Santa Catarina, observa-se a presença de erva-mate em quase todo o território (Da Croce, 2000). A erva-mate foi um

dos principais produtos de exportação do Brasil durante o século XIX e início do século XX. De 1830 a 1930 houve o “ciclo da erva-mate”, especificamente nos estados do Paraná e de Santa Catarina, onde a erva era o principal produto da economia (Andrade, 1999; Da Croce; Floss, 1999). Neste período havia na região sul mais de 90 engenhos para beneficiamento dessa planta (Andrade, 1999).

A erva-mate tem a seguinte taxonomia e descrição botânica: *Ilex paraguariensis* A. St. Hil., Reino *Plantae*, Subreino *Tracheobionta*, Superdivisão *Spermatophyta*, Divisão *Magnoliophyta* (Angiopermae); Classe *Magnoliopsida* (Dicotiledonae), Subclasse *Rosidea*, Ordem *Celastrales*, Família *Aquifoliaceae*, Gênero *Ilex* L., Espécies *Ilex paraguariensis* A. St. Hil. – mate (NRCS, 2005). Possui como sinônima botânica: *Ilex domestica* Reissek; *Ilex mate* Saint Hilaire. É um arbusto característico de plantas de sub-bosque, pertencente a um agrupamento vegetal típico do sul do Brasil, conhecido como “formação de araucária”, sendo característica de regiões com altitude acima de 500 m (Costa, 1995; Andrade et. al., 1999).

A erva-mate é uma planta dióica, apresentando flores masculinas e femininas, separadamente. As flores apresentam coloração branca, pouco vistosas e pequenas. As inflorescências geralmente são, fasciculadas nascidas sobre o lenho novo ou velho, de rebentos totalmente florais, axilares nas folhas. As flores femininas, tetrâmeras a heptâmeras, raramente hexâmeras e pediceladas. As flores masculinas, de 5,5 a 7,0 mm de diâmetro, estão dispostas como as femininas ou, às vezes, pedunculadas, pedúnculos ramificados, com três a cinco pedicelos e flores. O cálice com aproximadamente 3 mm de diâmetro, peteliforme ou subcupuliforme, os lobos ovados, obtusos, e ciliados são maiores que o tubo, pétalas com 2,0 a 2,5 mm de comprimento por 1,5 a 2,2 mm de largura, ovadas até suborbiculares, nervuras proeminentes; estames pouco mais curtos até iguais às pétalas no comprimento, anteras ovais mais curtas que os filamentos cilíndricos e engrossados; pistilo subgloboso até ovóide, estreitando no ápice, falta o estigma. As flores femininas, como as masculinas, quanto ao tamanho e perianto, têm estames mais curtos que as pétalas, anteras estéreis ovadas até cordadas, muito mais curtas que os filamentos achatados e engrossados na base; o ovário é ovóide na 1/5 parte superior estreitado até curto à semelhança do estilete, protuberância estigmática larga com aproximadamente $\frac{3}{4}$ do diâmetro do ovário (Reitz, 1967).

Estima-se que a erva-mate se mantêm em cerca de 80% em estado nativo e 20% em áreas plantadas no território catarinense, sendo uma cultura caracterizada como de pequena propriedade, com emprego

de mão-de-obra familiar, principalmente sem o uso da tecnologia preconizada pela pesquisa (Andrade, 1999).

A erva-mate, *Ilex paraguariensis*, pertence à família aquifoliaceae, esta família de plantas é representada por aproximadamente 660 espécies, a maioria do gênero *Ilex*, sendo que no Brasil ocorrem cerca de 60 espécies (Mazuchowski, 1989; Carvalho, 1994). Originária da região subtropical da América do Sul, particularmente frequente na mata dos pinhais dos três estados do sul do Brasil (Lorenzi, 2014). É uma planta perenifólia, esciófita, seletiva higrófita, que tem altura bastante variável, podendo chegar aos 25 m. O caule é cilíndrico, reto ou um pouco tortuoso, apresenta cor acinzentada, geralmente com 20 a 25 cm de diâmetro, podendo chegar aos 50 cm. Fuste geralmente curto, porém, na mata atinge até 11 m de comprimento. É racemosa, quase horizontal, copa baixa, densifoliada, com folhagem verde escura muito característica. A casca apresenta espessura de até 20 mm, sendo a casca externa cinza clara acastanhada, persistente, áspera à rugosa, com lenticelas abundantes formando às vezes linhas longitudinais e munida de cicatrizes transversais; a casca interna apresenta textura arenosa e cor branca-amarelada, que após a incisão escurece rapidamente em contato com o ar (Ferreira Filho, 1948).

A erva-mate floresce nos meses de setembro a dezembro, predominando em outubro, os frutos amadurecem entre janeiro e março. Em cada flor nota-se um cálice gamossépalo com quatro sépalas de cor verde clara a uma corola branca formada por quatro pétalas. Aparecem entre as pétalas, em número de quatro, os estames largos (Karas, 1982; Mass et al., 1998). Essa espécie possui folhas alternadas, simples, geralmente estipuladas, subcoriáceas até coriáceas, glabras, verde-escuras em cima e mais claras embaixo, limbo foliar obovado até largamente obovada, bordos irregularmente serreados-crenados, no terço da base geralmente lisos, ápice obtuso ou arredondado, frequentemente com um múcron curto ou largo, base aguda, longa aguda ou cuneada, às vezes decorrente pelo pecíolo; nervuras laterais pouco impressas por cima e salientes por baixo; o limbo mede comumente de 5 a 8 cm de comprimento por 3 a 4 cm de largura. O pecíolo é relativamente curto, medindo de 7 a 15 mm de comprimento (Reitz, 1967). Inflorescência masculina em aglomerado de dicásio e feminina em fascículos.

De acordo com Ferreira Filho (1948), o fruto da erva-mate é uma drupa carnosa, esférica ou elipsoide com dois lóculos, pirênios lenhosos, ósseos, fibrosos ou subcoriáceos, monospermicos. O fruto é definido como uma baga drupa, globoso e baciforme, de superfície lisa e

lustrosa que durante o processo de maturação muda sua coloração de verde para branca, roxa e quase preta quando maduro. Os frutos apresentam sementes duras e ainda apresentam quatro divisões e quatro grãos albinóides com tegumentos membranosos cobertos por endocarpo escleroso (Karas, 1982). A semente tem forma e tamanho variáveis e apresenta coloração amarelo-clara. Sua madeira é leve, mole, pouco compacta e de baixa durabilidade natural (Lorenzi, 2014).

Para plantas com a classificação de ombrófilas, cita-se que condições de maior luminosidade podem ser estressantes (Lovelock, et al., 1994, citado por Coelho et al., 2000). Segundo Larcher (1986), as plantas esciófitas são capazes de desenvolver formas adaptadas a níveis de luz extremamente baixos. Nos estratos em que ocorre erva-mate, a luz penetrante é difusa, devido às folhagens das copas que a interceptam, proporcionando períodos de diferentes intensidades, distribuição espectral e duração da luz. Assim, a erva-mate, pode ter seu crescimento e desenvolvimento afetado. Contudo independente de sua exigência lumínica, a erva-mate é submetida a diversas situações de luminosidade, em função do manejo das áreas em que são conduzidas ou plantadas (Andrade, 2013).

A região onde estão localizadas as plantas analisadas, mais especificamente a mesorregião serrana de Santa Catarina, no município de Curitiba era recoberta originalmente pela Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucárias). De acordo com Klein (1978) a região de Curitiba está numa área cujos pinhais se caracterizavam por apresentar maior densidade, agrupados em manchas, muitas vezes interrompidas pelos campos. Na submata predominava a canela lajeana, e destacavam-se também outras espécies tais como canela-amarela, canela-fedida, canela-guaicá, canela-fogo, camboatá, guamirim, pimenteira, guabiroba, erva-mate, araçá, entre outras (Saleh, 2007).

Característica da floresta com Araucária, a erva-mate (*Ilex paraguariensis*) figura como importante espécie para as populações humanas em sua área de ocorrência natural. Ela representa fonte de trabalho e renda para os agricultores, além da geração de empregos ao longo de sua cadeia produtiva (Daniel, 2009). Os sistemas de produção de erva-mate podem ser classificados basicamente como ervais nativos e ervais plantados. Os primeiros se referem a formações florestais com sua florística original, onde a erva-mate é conduzida sob regime de poda em meio a vegetação nativa; os outros se constituem em áreas plantadas com erva-mate em monocultivos, em condições de sombreamento ou a pleno sol (Mazuchowski, 1989).

A erva-mate ocupa um papel muito importante na economia das propriedades rurais da Região Sul. A maioria dos produtores têm nessa atividade uma fonte alternativa de renda, constituindo-se numa cultura permanente e de rendimento anual. Essas propriedades situam-se nos estratos que variam entre 10 e 50 ha. O conhecimento em profundidade da cadeia produtiva do agronegócio da erva-mate na região apontada aparece como um item importante no processo de desenvolvimento sustentável, pois assegura atendimento das demandas tecnológicas e da política agrícola deste produto, o qual tem um grande potencial de mercado, inclusive a nível mundial (Emater, 1999).

O sistema extrativista utilizado no início do ciclo da erva-mate aliado aos bons preços pagos aos grãos como soja e milho, desencadeou uma instabilidade econômica para a cultura. A exploração desse recurso natural, de forma desorganizada, sem técnica adequada e visão preservacionista, fez com que boa parte dos ervais nativos fossem erradicados, junto com as florestas nativas onde vegetavam, dando lugar às lavouras. Isto reduziu a oferta de matéria prima para a indústria ervateira, provocando uma elevação dos preços. Os produtores motivados por esta alta, começaram a fazer reflorestamentos com erva-mate, surgindo assim os monocultivos (Linhares, 1969). Nos anos 90 retomou-se o plantio de erva-mate como uma forma de enriquecimento de florestas, plantando a cultura consorciada com outras espécies florestais ou até mesmo com culturas anuais, buscando a melhoria da matéria prima produzida e maior rendimento econômico por unidade de área (Suertegaray, 2002).

Algumas pequenas propriedades rurais, responsáveis por 90% da produção de erva-mate, na Região Sul do Brasil, tiveram dificuldades na venda do produto originada do plantio homogêneo, tendo em vista o sabor diferenciado e o preço pago aos mesmos (Da Croce, 1996). Isso porque o preço foi diferenciado para o produto produzido a pleno sol e para a erva de sombra, que apresenta um gosto mais suave (Suertegaray, 2002). Compreender os fatores que levam a essa diferenciação na composição química da erva-mate cultivada a pleno sol e em ambientes sombreados é de grande importância econômica e também botânica.

No Brasil o cultivo da erva-mate ocorre a partir da porção centro-oeste do Rio Grande do Sul e adentra no estado de Santa Catarina. Avançando por esse estado chega ao Paraná, onde a área de ocorrência da produção ervateira se situa na região centro-sul e segue para as porções oeste e nordeste do estado paranaense, até atingir o sul do Mato Grosso do Sul e pequena porção da região sudoeste do estado de São Paulo (Oliveira & Rotta, 1985). Em ambos os estados a

economia ervateira destaca-se historicamente como atividade produtiva e comercial e pela sua relevância cultural. Devido às suas diversas utilizações como matéria-prima, representa uma das espécies arbóreas naturais de expressiva significância para o cenário socioeconômico de diversos municípios dos estados do Sul do Brasil, principalmente para os pequenos produtores rurais (Balzon et.al., 2004), os principais produtores de erva-mate.

Mesmo mantendo áreas de ervais nativos, a produção de erva-mate no Brasil sofreu alterações com a mecanização agrícola na década de 1970. Os subsídios e os preços mínimos de garantia para culturas anuais determinados pelo governo incentivaram o plantio de soja e trigo, e com isso, a erradicação dos ervais nativos. O sistema produtivo da erva-mate manteve-se então concentrada em pequenos produtores, utilizando-se da mão de obra familiar para a produção (Rucker & Ortigara, 2003). Esses pequenos produtores são atualmente os principais responsáveis pela produção da erva-mate, seja através de ervais cultivados a pleno sol, de ervais nativos ou da produção consorciada em sistemas agroflorestais.

Na cultura da erva-mate, folhas e ramos são colhidos sucessivamente a cada dois anos. Este procedimento tem por consequência intensa exportação foliar tanto de macro como de micronutrientes, requerendo a sua reposição. Com o emprego de técnicas específicas e controle do manejo é possível estimar estas perdas. A quantificação da biomassa, segundo Vogel et al. (2006), constitui a base para o conhecimento do estoque e dinâmica dos nutrientes na floresta e, também como manejar ecossistemas de forma sustentável.

As áreas produtivas de erva-mate podem estar dentro de sistemas agroflorestais (SAF's). O manejo dos sistemas agroflorestais é importante para a conservação da floresta nativa (Santos et al., 2011), e para a produção e extração da erva-mate é necessário garantir não apenas a cobertura do dossel para seu sombreamento, mas também a regeneração natural e o sub-bosque. Conforme Marques et al. (2012), o cultivo da erva-mate nativa confere valor monetário para a floresta “em pé”, contribuindo para a preservação da floresta com araucária por meio de manejo tradicional dos ervais nativos.

Rodigheri (1988) coloca que o consórcio de erva-mate com culturas anuais é uma alternativa econômica viável à diversificação das atividades agrícolas, reduzindo os riscos de produção, melhorando a qualidade do produto e, ainda aumentando a renda dos produtores rurais.

A obtenção das sementes da erva-mate ocorre a partir da colheita dos frutos diretamente da árvore quando iniciam a queda. Em seguida é necessário deixá-los amontoados por alguns dias para iniciar a decomposição da polpa e facilitar a remoção das sementes. Isso é obtido manualmente lavando-se os frutos em água corrente dentro de uma peneira fina e deixando as sementes secarem à sombra (Lorenzi, 2014). A madeira da erva-mate pode ser empregada para a caixotaria e para a lenha.

Para a produção de mudas de erva-mate, as sementes devem ser submetidas, a um tratamento de estratificação antes da sementeira para aumentar a taxa de germinação; esse consiste em mantê-las durante 4 a 7 meses em meio úmido (areia ou terra), visando completar sua maturação fisiológica.

Após esse período podem ser semeadas em canteiros sombreados contendo substrato organo-argiloso; a emergência ocorre em poucos dias. Pode-se também semear diretamente os frutos, sem estratificação, como se fossem sementes, com a emergência demorando de 4 a 5 meses. Em ambos os casos as mudas demoram de 10 a 11 meses para ficarem prontas para o plantio (Lorenzi, 2014). O fato da erva-mate ser uma espécie florestal, com características de uma cultura agrícola, em função de algumas formas de condução, faz com que a planta tenha que se adaptar a condições bem diferentes do seu ambiente natural (Andrade, 2013).

A erva-mate compõe um dos sistemas agroflorestais mais antigos e característicos da região Sul do Brasil e foi por um longo período um dos primeiros produtos das exportações brasileiras (Penteado et al., 2000), sendo explorada na forma natural com plantio intercalar de culturas anuais como feijão, mandioca, milho e soja, dentre outros.

August de Saint Hilaire foi o primeiro cientista a classificar e publicar uma nomenclatura para a erva-mate, baseado em exemplares coletados na região de Curitiba, durante duas viagens ao sul do Brasil, em 1820. Esse cientista enviou amostras da planta para o Museu de História Natural de Paris, onde ocorreu uma mistura com outras amostras, havendo trocas de etiquetas de identificação e assim, a erva brasileira foi considerada idêntica à do Paraguai e ganhou o nome de *Ilex paraguariensis* (Anuário Brasileiro de Erva-Mate, 1999).

A erva-mate possui diversas denominações populares, entre elas no Brasil: chá-argentino, chá-do-brasil, chá-dos-jesuítas, chá-das-missões, chá-do-paraguai, chá-do-paraná, chá-mate, carvalho-branco, caúna, congoin, congonha, congonha, congonheira, congonhinha, congonha-das-

missões, congonha-de-mato-grosso, congonha-genuína, congonha-grande, congonha-mansa, congonha-verdadeira, erva, erva-congonha, erva-de-são-bartolomeu, erva-piriquita, erva-mate, erva-mate-peluda, erva-mate-de-talo-branco, erva-mate-de-talo-roxo, erva-senhorita, erva-verdadeira, erva, mate, mate-do-paraguai, mate-legítimo, mate-verdadeiro, orelha-de-burro e pau-de-erva. Outras denominações: Indígenas: caá, caá-caati, caá-emi, caá-ete, caá-guaçu, caá-meridui e caá-ti; Argentina: yerba mate; Paraguai: ka'a (Mazuchowski, 1991, Carvalho, 1994). Sua altura na floresta pode atingir até os 25 metros, mas quando a árvore recebe podas, não passa dos 7 metros.

Resende (1994) afirmou que a espécie prefere solos de baixa fertilidade natural – geralmente Latossolos. A espécie prefere solos medianamente profundos a profundos, praticamente não ocorrendo em solos rasos. Diante dessas condições poderá se estabelecer uma competição do cultivo da erva-mate com lavouras ou culturas em solos rasos como os Neossolos Litólicos (Silva, 2011). Em áreas nativas de erva-mate, encontramos indivíduos isolados e em agrupamentos com alta densidade, além da ocorrência simultânea de outras espécies florestais (Andrade, 1999).

Em sistemas agroflorestais é indiscutível a importância da luminosidade, temperatura e umidade do ar e do solo, sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas de erva-mate, principalmente pela competição por luz que se estabelece no ambiente. O crescimento de caules e folhas pode ser severamente limitado se ocorrer sombreamento excessivo por outras plantas mesmo porque ocorrerá também uma variação na temperatura do solo. Se uma parte da planta for capaz de emergir da sombra e alcançar a luz plena do sol, sem sombreamento, a fotossíntese naquela parte pode conseguir compensar o sombreamento e os fatores fisiológicos adversos que ocorrem no resto da planta, permitindo um desenvolvimento adequado (Gliessmann, 2000).

De acordo com a EMBRAPA (2005) a melhor época para o plantio definitivo da erva-mate é o inverno, de preferência no final da estação, em virtude de, nesse período, a planta encontrar-se em repouso vegetativo. O plantio do erval deve ser feito a partir de abril podendo estender-se até setembro. A partir de outubro, na maioria dos municípios começa-se a ter problemas com as chuvas o que ocasionará uma acentuada diminuição do ritmo de crescimento das plantas.

Em 2014 a produção de erva-mate concentrou-se basicamente nos três estados da região Sul do Brasil, sendo que o Rio Grande do Sul foi responsável por 45,8%, Santa Catarina por 16,4% e o Paraná por

37,4% da produção de erva. O estado do Paraná teve um pequeno acréscimo em sua produção ao longo das três últimas décadas, ao mesmo tempo em que o estado do Rio Grande do Sul apresentou uma pequena queda. Santa Catarina manteve-se estável nas taxas de produção da erva-mate (Chechi, 2016).

2.3 A INFLUÊNCIA DA LUMINOSIDADE NAS PLANTAS

Os efeitos da luz sobre o crescimento das plantas dependem de sua intensidade, qualidade espectral ou comprimento de onda e duração ou periodicidade (Mayer et al., 1970; Kramer & Kozlowski, 1972; Andrae 1978; Whatley & Whatley, 1982). A variação em qualquer destas características pode modificar o crescimento, quer quantitativamente quer qualitativamente. As plantas adaptam-se de muitas maneiras em seus metabolismos, forma e desenvolvimento à intensidade e qualidade predominantes de radiação que dispõem em seu lugar de crescimento (Larcher, 1977). A intensidade de luz afeta o desenvolvimento por seus efeitos diretos sobre a fotossíntese, a abertura estomática e a síntese de clorofila (Kramer & Kozlowski, 1972).

A quantidade de luz que penetra nos tecidos pode alterar as taxas de crescimento da planta, à medida que acentua ou reduz a produção fotossintética, (Volgemann, 1994) e influenciar no desenvolvimento de sua altura máxima (Falster & Westoby, 2005).

Em um SAF a copa da espécie florestal deve permitir a passagem de radiação suficiente para não limitar o crescimento e desenvolvimento da espécie que será implantada no sub-bosque. Esta deve manter seu desempenho produtivo em condições de sombreamento, ou, até mesmo, de luminosidade intensa, pois a baixa luminosidade pode interferir na produtividade e qualidade dessas plantas (Pilau et al., 2015; Elli et al., 2016). A radiação transmitida pela copa é aquela disponível às plantas no interior do dossel vegetativo, podendo ser em sua forma direta ou difusa. As interações da radiação solar transmitida condicionam o microclima interno da cobertura vegetal, e podem afetar características morfológicas, fisiológicas, anatômicas e a produção de matéria seca de espécies presentes no sub-bosque (Silva et al., 2012; Mendes et al., 2013; Tavares et al., 2015).

A folha é o principal órgão fotossintetizante da planta e a luz interfere diretamente no crescimento desse órgão que necessita da luminosidade para funcionar, mas isso as torna especialmente vulneráveis a extremos ambientais (Taiz e Zeiger, 2013). Esta diferença

fica mais nítida quando submetida a ambientes distintos. Estes ambientes diferenciados em relação à quantidade de luz, fazem com que as plantas utilizem estratégias distintas para absorver a quantidade suficiente de energia luminosa para transformar em energia química (Moraes et al., 2013), evitando ou minimizando efeitos de condições abióticas para as folhas tais como temperatura, luz, pressão e salinidade (Taiz e Zeiger, 2013).

As plantas desenvolveram ao longo do tempo estratégias para sobreviver em ambientes mais ou menos iluminados. Dessa forma, plasticidade fenotípica define-se como a habilidade do indivíduo em responder com mudanças em seu fenótipo a diferentes condições ambientais (Esposito-Polesi, *et al.*, 2011).

As estratégias para sobreviver em extremos incluem, dentre outros fatores, as mudanças na área foliar, sendo esta característica importante de ser determinada porque as folhas são as principais responsáveis pela captação da energia solar e pela produção de matéria orgânica por meio da fotossíntese (Paiva e Oliveira, 2014), assim pode auxiliar na avaliação do estado fisiológico da planta (Silva et al., 2011).

A anatomia da folha é altamente especializada para a absorção de luz, e as propriedades morfo-estruturais contrastantes entre os parênquimas paliçádico e lacunoso resultam numa absorção de luz mais uniforme através da folha (Taiz & Zeiger, 2004). De acordo com McCain et al. (1988), dentro de uma mesma copa, as folhas que estão sujeitas a diferentes regimes de luz apresentam diferenças anatômicas como, por exemplo, redução no comprimento das células do parênquima paliçádico, assim como na espessura do mesofilo nas folhas sombreadas.

A estabilidade do desenvolvimento é baseada na capacidade dos organismos em minimizar perturbações aleatórias durante seu desenvolvimento, enquanto a instabilidade do desenvolvimento é frequentemente usada como meio de avaliar os efeitos daquelas perturbações ambientais nos organismos (Freeman et al., 1993; Graham et al., 1993; Moller e Swaddlle 1997). Análises da estabilidade do desenvolvimento, realizadas através de experimentos por meio da análise da simetria foliar, revelou diferenças consideráveis entre plântulas desenvolvidas em ambiente sombreado e ambiente não sombreado.

A área foliar é um dos principais parâmetros utilizados na avaliação do crescimento vegetal em estudos agrônomicos e fisiológicos (Zucoloto, et al., 2008), por ser reconhecido como indicativo de produtividade, uma vez que o processo fotossintético depende da interceptação da energia luminosa pelo dossel e da sua conversão em

energia química (Favarin, et al., 2002; Silva, et al., 2011), que entre outros fatores é influenciado pelas características da arquitetura da copa e da dimensão do sistema fotoassimilador (Favarin et al., 2002).

A luz é um fator ecológico fundamental. Intervém em numerosos processos fisiológicos, dos quais o mais importante é a fotossíntese, com grande importância na produtividade dos ecossistemas (Carvalho, 1996). A radiação solar que incide sobre um vegetal, como fator limitante do crescimento e produção de matéria seca, é um dos principais fatores estudados na fisiologia vegetal, visto que interfere diretamente na produtividade decorrente do processo de fotossíntese. Quando uma árvore cresce em terreno aberto, como as pioneiras em geral, expande-se para cima e horizontalmente à medida que os ramos laterais se multiplicam. Enquanto há esse crescimento, as árvores alteram o ambiente circundante quanto à luz, umidade, oxigênio e demais elementos atmosféricos, bem como a textura e o teor de nutrientes e outros elementos do solo (Oliver; Larsson, 1996).

A capacidade de crescer rapidamente em ambiente com menor intensidade de luz é um mecanismo de adaptação, que compreende em uma valiosa estratégia para escapar do sombreamento (Dutra, et al., 2012). As plantas submetidas à baixa radiação solar tendem a direcionar o metabolismo para a síntese de carboidratos não estruturais, o que possibilita maior capacidade de sobrevivência, porém menor acúmulo de biomassa (Poorter e Kitajima, 2007). Maior área foliar implica em maior superfície de interceptação de luz, o que geralmente está associado a taxas fotossintéticas mais elevadas (Silva, et al., 2011), logo o comportamento esperado em espécies tolerantes a sombra para compensar a baixa disponibilidade de luz é o aumento da área foliar para aumentar a superfície fotossintética, assegurando um rendimento fotossintético mais eficiente em baixa intensidade de luz (Lacher, 2004).

Nas plantas, as folhas consistem em órgãos especializados para a absorção de luz e transpiração (Evert, 2006). E existe grande variação na estrutura foliar entre as plantas, seja entre indivíduos ou entre espécies (Vilhalva; Appezzato-da-Gloria, 2006). Alterações na anatomia da folha constituem aspectos decisivos na capacidade de aclimação das espécies expostas a diferentes condições de ambiente (Hanba, *et al.*, 2002), (Schluter, *et al.*, 2003).

Da radiação solar que atravessa a atmosfera, somente 47% atinge as superfícies, inclusive a parte superior de um dossel. Desse percentual que representa 100% da luz incidente sobre o topo do dossel, a redução da luz pelas folhas e ramos é significativa, atingindo o percentual de 3 a 30% nas folhas inferiores das árvores, ou seja, 1,41% a

14,10% da radiação solar antes de atravessar a atmosfera e as folhas. Ao mesmo tempo, a temperatura e a velocidade do vento também diminuem, enquanto a umidade aumenta à medida que o dossel cresce. Em dependência desses fatores, a orientação e a morfologia das folhas se alteram nos diversos níveis da copa de uma árvore e, podem reduzir a intensidade da luz. Considerando que uma folha em posição perpendicular à radiação solar direta, estimulada pela luz, sofre um aumento de até 25% na taxa de fotossíntese e que sob iluminação 3 vezes menor à necessária para cada espécie em questão ocasiona uma taxa de respiração maior em relação à fotossíntese, com balanço energético negativo, esse fator continua sendo intensivamente estudado na fisiologia dos vegetais em decorrência das alterações ambientais por atividades antropogênicas. À medida que a parte aérea se desenvolve, as folhas expostas à radiação solar direta desenvolvem mecanismos que permitem a eficiência da fotossíntese, enquanto as torna resistentes ao calor e a desidratação, folhas denominadas como folhas de sol; as quais diferem significativamente das folhas de sombra, mais finas e menos resistentes ao estresse por calor e desidratação, com fotossíntese mais eficiente sob intensidade luminosa baixa (Oliver; Larson, 1996; Andrade, 2004).

As plantas podem sofrer estresses reversíveis ou irreversíveis (Larcher, 2004) causados por fatores bióticos ou abióticos (Ferreira, Milani, 2002); (Taiz, Zeiger, 2004). A reversibilidade pode ocorrer devido a capacidade elástica dos organismos para suportarem tensões, sendo as funções fisiológicas alteradas por determinado período, retornando à condição normal após a cessação do estresse. Porém, após níveis intensos pode surgir uma tensão plástica e, nesse caso, as alterações provocadas são permanentes, causando danos e até a morte (Pallardy, 1986, *apud* Silva, 2003). Como a lâmina foliar é a estrutura que mais se modifica em resposta às alterações ambientais e constitui o principal sítio na produção fotossintética, a anatomia foliar vem sendo objeto de estudos de vários trabalhos (Elias, *et al.*, 2003).

As pesquisas direcionadas à investigação dos efeitos do sombreamento nos vegetais, de acordo com a tolerância de cada espécie, demonstram que as plantas de sombra apresentam entre outras características: a) maior área foliar e menor espessura do mesófilo; b) menos matéria seca; c) mais clorofila *b* e menos clorofila *a*; d) menor relação de clorofila *a/b* e menor taxa de fotossíntese; e) menor intensidade respiratória e transpiração; f) menor taxa de fluxo de elétrons nos tilacóides ao longo do redox relacionado à clorofila; g) menor taxa de proteínas solúveis em relação à clorofila; h) conteúdo

total de compostos de nitrogênio maior na biomassa; i) maior taxa de fotossistema II/fotossistema I; j) cloroplastos maiores com formação de grana em maior quantidade (Larcher, 1986; Lüttge, 1997; Andrade, 2004).

O efeito da luz sobre as plantas depende de três propriedades que podem afetar separadamente o metabolismo e o desenvolvimento de uma planta: a intensidade, a qualidade espectral ou o comprimento de onda e, a duração e periodicidade (Kraemer; Kozłowski, 1979; Whatley; Whatley, 1982). A intensidade da luz tem sua importância na conversão em energia química, para alguns efeitos morfogênicos e para a distribuição das plantas. A qualidade espectral tem sua influência no fototropismo, no controle da germinação e no florescimento. A duração tem seu efeito no fotoperiodismo, que controla os padrões de desenvolvimento das plantas. Todos esses efeitos dependem da absorção da luz, por determinados pigmentos como clorofila e fitocromo (Whatley; Whatley, 1982; Andrade, 2013).

Um dos fatores ambientais de grande importância para o estabelecimento de uma espécie arbórea é a disponibilidade de luz. A habilidade de algumas espécies de manter populações de plântulas e plantas jovens no sub-bosque de florestas está associada à capacidade das mesmas de incrementar a sobrevivência sob baixas irradiâncias, ou seja, tolerar o sombreamento (Walters; Reich, 2000). Segundo estes autores, esta capacidade de sobrevivência aumenta com o tamanho da semente e pela expressão de caracteres morfológicos e fisiológicos que promovem crescimento sob reduzida disponibilidade luminosa. Dentre estes caracteres, cabe destacar o aumento das taxas fotossintéticas líquidas sob baixas irradiâncias, uma diminuição na razão da clorofila a/clorofila b, uma menor razão da massa entre raiz e parte aérea, uma maior área foliar específica, maiores razões de massa e área foliar, dentre outros, que funcionalmente resultariam em melhor aproveitamento da baixa radiação disponível (Boardman, 1977; Givnish, 1988; Lei; Lechoiwicz, 1988; Poorter, 1999). Um aumento na capacidade de crescimento sob baixa intensidade luminosa como um componente de tolerância ao sombreamento é apontado como lógico, uma vez que aumentaria a capacidade competitiva destas plantas (Walters; Reich, 1999). Tão importante é a influência da luminosidade que em experimento realizado com araucárias, constatou-se que o crescimento de novas mudas em ambiente sombreado, induziu ao menor acúmulo de massa seca total, tanto na parte aérea quanto no sistema radicular (Franco, 2007).

A adaptação das folhas ao sol e à sombra influencia a fotossíntese. Dentro de um intervalo de intensidade lumínica, as folhas de sombra têm um verde mais escuro do que as que estão na luz e, a absorvem mais eficientemente. Com o aumento da luz as folhas de sombra apresentam uma intensidade máxima da fotossíntese mais baixa e, uma saturação luminosa precoce (Kramer; Kozlowski, 1979). Na maioria das espécies, intensidades relativamente altas de luz originam entrenós mais curtos, plantas de menor porte e de folhas menores, mas com peso de matéria seca, sistema radical e uma produção de flores e frutos maiores do que sob intensidades mais baixas (Whatley; Whatley, 1982; Larcher, 1986). Quando a intensidade de luz vai aumentando até atingir 100% da luz do dia, muitas espécies mostram um correlato aumento de crescimento em termos de acréscimo de matéria seca, desde que nenhum outro fator seja limitante. Por outro lado, nas espécies tolerantes ao sombreamento, altas intensidades luminosas provocam reações de retardo, e estas só atingem seu máximo desenvolvimento sob condições consideravelmente inferiores as da plena luz do dia (Galvão, 1986).

Plantas umbrófilas de uma mesma espécie, quando crescem em condições de sombreamento apresentam maiores alturas, têm maior área foliar e menor peso de matéria seca, do que as que crescem sob luz solar plena. Assim, é que muitas plantas tropicais são espécies típicas de sombra e obtém seu máximo de desenvolvimento em níveis de luminosidade inferiores à radiação solar normal (Carvalho, 1996).

Goulet e Bellefleur (1986), observaram que espécies pioneiras e intermediárias, não têm a capacidade de formar folhas típicas de sol e sombra. Ao contrário, as espécies tolerantes à sombra têm a capacidade de se ajustar morfológicamente melhor ao ambiente de luz, formando folhas de sombra e de sol típicas. Uma planta usa mais eficientemente a luz, quando as suas folhas são uniformemente iluminadas com intensidades baixas, em relação às que ficam supersaturadas por intensidades altas, ou permanecem em profunda sombra (Carvalho, 1996).

O fato de a erva-mate ser uma espécie florestal, com características de uma cultura agrícola, em função de algumas formas de condução, faz com que a planta tenha que se adaptar a condições bem diferentes de seu ambiente natural. Nesse contexto observa-se a importância do estudo sobre a determinação de intensidade lumínica para a condução dos ervais. A luz, entre outras características do ambiente, poderá influenciar as plantas de erva-mate em aspectos como:

quantidade de biomassa; produção e concentração de clorofilas e composição química das folhas (Andrade, 2004).

A erva-mate é classificada por Carvalho (1994) como planta esciófila, aceita sombra em qualquer idade, tolerando mais luz na fase adulta; escio = sombra e filo = amigo, o termo esciófita também é aceito, (Larcher, 1986). Os trabalhos consultados sobre erva-mate, com relação à sua exigência lumínica, também classificam a planta como uma espécie umbrófila (umbro = sombra).

Nesse sentido, o objetivo do presente trabalho consistirá na caracterização da morfoanatomia de folhas de erva-mate (*Ilex paraguariensis*) em diferentes níveis de luminosidade, em dois ambientes distintos e considerando ainda estações do ano. A caracterização possibilitará compreender as bases estruturais adaptativas da erva-mate sob os efeitos citados, com implicações no seu crescimento e desenvolvimento. Quando cultivadas em locais abertos espécies umbrófilas ficam sujeitas à estresses fisiológicos, que predisõem as plantas ao aparecimento de pragas e doenças. Em estado natural, a erva-mate tem crescimento lento a moderado, é típica de florestas maduras e, cresce espontaneamente nas áreas com matas de araucárias, onde pode atingir densidade de centenas de indivíduos por hectare (Carpanezi, 1995; Andrade, 2013).

No interior das florestas, o efeito dos estratos superiores ao filtrarem a luz que penetra e, chega até a vegetação dos estratos médios e inferiores, tem um significado ecológico muito importante (Kramer; Kozlowski, 1979). Estes autores citam, com base em outros estudos científicos, a variação da intensidade da luz sob as copas das árvores que oscila de 0,1 a 20% da luz que atinge as copas.

A mata dos pinhais é a associação preferencial da erva-mate. A presença de araucárias (*Araucaria angustifolia*) e imbuías (*Ocotea porosa*), em geral garantem maior frequência desta planta. Além destas, citam-se outras espécies que promovem um bom ambiente para a formação das erva-mates, como o cedro (*Cedrela fissilis*), pau-marfim (*Balfourodendron riedelianum*), canjarana (*Cabrlea canjerana*), pinho bravo (*Podocarpus* sp.), alecrim (*Holocalyx balansae*), mirtáceas, lauráceas e leguminosas diversas. Em associações de araucária com canela-lageana (*Ocotea pulchella*) a ocorrência da erva-mate é menor (Oliveira; Rotta, 1985).

Estudos ao longo do tempo permitiram observar que, erva-mates expostas a elevados níveis de luminosidade sofrem alterações nos seus processos metabólicos (Kaspary, 1985; Coelho et al. 2000; Rachwall et al. 1998), tornando-se mais suscetíveis ao ataque das pragas e doenças,

além de gerarem um produto com qualidade organoléptica inferior. De acordo com Mazuchowski (2004), toda erva-mate que esteja em condições de sombreamento parcial por outras espécies arbóreas, ou submetida a níveis de radiação solar parcial devido ao tipo de cobertura, desenvolverá uma matéria prima que será transformada em produto comercial com padrão de bebida nativa ou mais suave.

Quando adulta a erva-mate tolera a luz direta, ou seja, suporta as condições de radiação direta e apresenta crescimento e desenvolvimento satisfatório para as condições. Esse fator é benéfico visto que a planta pode ser cultivada em diversas condições climáticas propiciando ao produtor rural mais opções de cultivo. Também são recomendados: a) plantio misto, com espécies pioneiras que lhe darão sombra, principalmente, durante a fase juvenil; b) em vegetação matricial, em mata secundária, capoeirões e capoeiras, com abertura de faixas e plantio em linha e c) é prática comum o adensamento em ervais nativos, seja pelo plantio de mudas no mato raleado, seja pelo favorecimento e condução da regeneração natural, nos casos em que ela é abundante como, por exemplo, em áreas de grandes remanescentes nativos (Carvalho, 1994)

Estudos ecofisiológicos com mudas de seis meses de idade da erva-mate mostraram melhor crescimento entre 15 e 50% da plena luz do dia, quando comparada com 75 e 100% da luminosidade. Tal comportamento foi verificado nas variáveis de sobrevivência, altura, peso de matéria seca total e área radicial (Inoue, 1983).

A erva-mate de região sombreada e/ou nativa apresenta-se mais suave e também melhor aceita pelo consumidor (Mazuchowski et.al., 2003), assim a erva-mate obtida em condições de sombreamento tem gerado melhores preços para o produtor. Nota-se também que o melhor crescimento e desenvolvimento da erva-mate ocorrem em maiores níveis de sombreamento (Poletto et.al., 2010). Aponta-se que, plantas sombreadas, apresentam maior teor de proteína bruta na lâmina foliar e maior relação lâmina foliar/colmo (Soares et.al., 2009).

Em folhas mais sombreadas de erva-mate, há um maior investimento em substâncias químicas de defesa, como a cafeína e a teobromina, contra fungos e insetos desfolhadores, o que pode permitir uma longevidade foliar maior (Coelho, 2000; Coelho et al., 2000; Floss et al., 2000). Assim, a assimilação fotossintética, teria uma duração mais longa e, seria capaz de compensar o investimento biológico necessário na formação do órgão (Coelho, 2000; Coelho et al., 2000). A erva-mate possui ainda seu comportamento fenológico associado às estações do ano, têm-se grandes diferenças, em especial quanto a maturação e

atributos organolépticos, entre a planta colhida no inverno e a planta colhida no verão. Essas diferenças podem afetar inclusive o rendimento industrial (Maccari Jr, 2017).

Coelho (2000), sugere que no caso da erva-mate, o grau de sombreamento necessário para gerar diferenças parece ser igual ou maior que 50% da luz natural. Por outro lado, a sobrevivência das plantas jovens aumenta significativamente em condições de sombreamento de 50%. Em estudo recente investigou-se a produção de metilxantinas em ervais cultivados sob diferentes níveis de luminosidade e sob a influência de fertilizantes. Rossa (2017) constatou que, a luminosidade aparente de 30% estabeleceu o melhor indicador para a obtenção de metilxantinas. Fisiologicamente para as plantas, as metilxantinas (MXT) e os compostos fenólicos (CFT) são metabólitos secundários com funções ecológicas importantes, como proteção contra herbívoros e patógenos, ação alelopática, além de agir como atrativo para animais polinizadores (Taiz; Zeiger, 2004). A metilxantina mais abundante na natureza é a cafeína, seguida pela teobromina, a teofilina e outros compostos que se encontram em pequenas quantidades, podendo ser intermediários da biossíntese e/ou catabolismo da cafeína (Ashihara; Suzuki, 2004).

O setor ervateiro tem necessidade de conversão dos ervais de pleno sol para ervais sombreados (Maccari Junior; Mazuchowski, 2000). Este procedimento é realizado visando elevar a agregação de valor à produção, uma vez que o produtor recebe maior valor pela erva-mate sombreada, em função de suas características organolépticas atribuídas ao produto industrializado (Nietsche, 2002). Pelas características de plasticidade da cultura da erva-mate, devido à sua grande diversidade de compostos químicos foliares, a espécie também é empregada na produção de medicamentos, produtos de higiene geral e de uso pessoal, insumo para outros alimentos, sendo excelente bactericida, esterilizante e antioxidante, podendo ser usada no tratamento de esgotos e reciclagem do lixo urbano (Maccari Junior; Mazuchowski, 2000). O consumo da erva-mate pelos povos tradicionais, bem como pesquisas científicas comprovam a influência das propriedades da folha dessa espécie no organismo humano, atuando nos sistemas nervoso central, cardiovascular, renal e digestivo, como diurético, antioxidante, eupéptico e colerético, entre outras (Gugliucci, 1996; Schinella et al., 2000). O conteúdo de fitoquímicos da erva-mate é suscetível às condições ambientais (por exemplo, solo, temperatura e intensidade da luz durante o cultivo) e à variabilidade genética (Coelho et al., 2007; Heck; Schmalko; De Mejia, 2008).

A composição química da erva-mate pode variar com o tipo de cultivo, clima, condições agronômicas, idade da planta e variabilidade genética (Mazzafera, 1994; Da Croce, 2002; Scherer et al., 2002). Diferentes formas de condução da cultura a campo podem modificar sua composição qualitativa e quantitativa e, conseqüentemente, a atividade dos constituintes bioativos como metilxantinas e compostos fenólicos. Gobbo-Netto e Lopes (2007) destacam os nutrientes e a luminosidade como fatores importantes de influência no conteúdo de metabólitos secundários das plantas. Resultados preliminares dos trabalhos de pesquisa concluíram que a diferença dos teores das substâncias químicas vinculadas ao sabor é devida, principalmente, ao fator luminosidade (Rachwal et al., 1998). Em 1944 foram identificados como constituintes da erva-mate os seguintes compostos: água, celulose, gomas, dextrina, mucilagem, glicose, substâncias graxas, resina aromática, legumina, albumina, cafeína, teofilina, cafearina, ácido metatânico, ácido fólico, ácido caféico, ácido verídico, clorofila, colesterolina e óleo essencial (Valduga, 1995). Com relação as suas propriedades terapêuticas, conforme afirma Valduga (1995), o mate é uma bebida estimulante, pois elimina a fadiga, estimula a atividade física e mental, atuando benéficamente sobre os nervos e músculos.

2.4 A ANATOMIA E ECOFISIOLOGIA DE FOLHAS

As alterações na anatomia da folha constituem aspectos decisivos na capacidade de aclimação das espécies expostas a diferentes condições de ambiente (Hanba et al., 2002; Schluter et al., 2003). Como a lâmina foliar é a estrutura que mais se modifica em resposta às alterações ambientais e constituem o principal sítio na produção de fotoassimilados, a anatomia foliar vem sendo objeto de estudo de vários trabalhos (Elias, et al., 2003).

A anatomia foliar varia em função da radiação solar, temperatura, quantidade de água disponível no ambiente e nutrientes do solo, conferindo assim características adaptativas para que a planta tenha um ótimo desenvolvimento (Rosolem; Leite, 2007), apresentando alterações nas espessuras dos parênquimas esponjoso e paliádico, e dimensões estomáticas (Baliza et al., 2012; Nascimento et al., 2006; Pinheiro et al., 2005). A epiderme, que reveste a folha, é um sistema de células com variações, em estruturas e funções (Esau, 1974; Fahn, 1978). Por estar em contato direto com o ambiente, segundo Cutter (1978), a epiderme pode apresentar modificações estruturais como resposta aos fatores ambientais, o que torna esse tecido mais relevante.

As condições de solo, água, luz e temperatura influenciam no desenvolvimento e produtividade das plantas, muitas expostas à alta intensidade luminosa e, por mutações, adquirem mecanismos morfológicos e fisiológicos que possibilitam sua sobrevivência (Silva; Alquini; Cavallet, 2005). Esses mecanismos compreendem, na folha, principalmente, a redução do tamanho, capacidade de enrolamento, alta densidade de tricomas, estômatos profundos, acúmulo de mucilagem e outros metabólitos secundários e aumento da compactação do mesófilo (Bosabalidis; Kofidis, 2002). Assim, a intensidade de luz promove alterações na estrutura das folhas, resultando em folhas denominadas folhas de sol e folhas de sombra (Cutter, 1978). A espessura do tecido epidérmico pode variar em relação à intensidade luminosa (Raven et al., 2000). O aumento na espessura da epiderme na face adaxial da parede celular e da cutícula, sob condições de alta luminosidade, pode desempenhar importante papel na manutenção dos níveis ótimos de temperatura foliar, para efetivação dos processos fisiológicos (Dickison, 2000).

De acordo com Boeger e Wisniewski (2003), as folhas de sol apresentam características xeromórficas, oriundas de uma maior intensidade luminosa, menor disponibilidade de água e nutrientes no solo ou mesmo pela baixa temperatura. As características observadas nessas folhas são a presença de abundante cutícula, paredes celulares mais espessas, endoderme mais espessa, além de se verificar folhas pequenas e compactas, parênquima paliádico mais desenvolvido que o parênquima lacunoso, grande frequência de estômatos, e algumas vezes, células menores e abundante esclerênquima. Geralmente, essas características não são observadas em folhas de sombra por receberem uma menor intensidade luminosa (Cutter, 1978).

Os estômatos são pequenas aberturas na epiderme delimitadas por duas células-guarda, que, por mudanças em seu formato, causam abertura e fechamento do poro. A função principal dos estômatos é regular a troca de vapor d'água e de CO_2 entre os tecidos internos da planta e a atmosfera (Hetherington e Woodward, 2003). Os estômatos ocorrem em todas as partes aéreas do corpo primário das plantas, porém são mais abundantes nas folhas (Esau, 2013). A densidade estomática varia nas folhas, sendo influenciada pelos fatores ambientais, como a luz e os níveis de CO_2 . Nas folhas os estômatos podem ocorrer em ambas as superfícies (folha anfiestomática) ou somente uma, tanto na superior (folha epiestomática) ou, mais comumente, na inferior (folha hipostomática).

As modificações no ambiente podem afetar processos-chave no metabolismo da planta, como a fotossíntese, metabolismo dos carboidratos na folha, a abertura estomática, bem como a expressão gênica (Pinheiro; Chaves, 2011). As folhas também se modificam frente ao ambiente que são expostas, variando sua área, espessura, forma, concentração de nutrientes e capacidade de trocas gasosas (Sack; Holbrook, 2006), de forma a ajustá-las de acordo com a fotossíntese líquida e assim garantir uma alta condutância hidráulica (Brodrribb et al., 2007). Em espécies como o cafeeiro verificou-se que diferentes níveis de adubação NPK também podem provocar alterações na anatomia foliar (Gama, 2017).

A epiderme designa a camada mais externa de células no corpo primário da planta. A epiderme, geralmente consiste de uma só camada de células em espessura. Em folhas, a camada mais externa de uma epiderme múltipla assemelha-se a uma epiderme unisseriada comum pela presença de cutícula; nas camadas mais internas, comumente, os cloroplastos estão ausentes ou em pequeno número. Uma das funções atribuídas às camadas mais internas da epiderme é o armazenamento de água (Esau, 2013). A cutícula é uma camada hidrofóbica extracelular que cobre a área da epiderme de todas as plantas terrestres, proporcionando a proteção contra a dessecação e tensões ambientais externas. Estudos recentes mostram que o papel fisiológico da cutícula vai além de sua função primária de atuar como barreira contra a transpiração, ela também desempenha papel importante que vão desde o desenvolvimento até à interação com micróbios. A cutícula da planta atua como uma barreira física para pragas e patógenos (Yeats e Rose, 2013). Nultsch (2000) comenta que as ceras cuticulares e epicuticulares têm função considerável na reflexão da irradiação solar.

A estrutura da folha pode ser grandemente influenciada pelo nível de luz durante o crescimento. O aumento do nível de luz proporciona aumentos na espessura da folha, na massa foliar específica, no desenvolvimento da epiderme e do parênquima, e no número total de células da folha (Voltan, 1992). Segundo Bjorkman (1981) a capacidade de alterar a estrutura das folhas em resposta a diferentes níveis de luz é um atributo comum em espécies que apresentam amplo potencial de aclimação. Esta capacidade de adaptação, além de estar relacionada com características genéticas, é influenciada pelas condições ambientais. Ambientes diferenciados em relação a quantidade de luz, fazem com que as plantas utilizem estratégias distintas para absorver a quantidade suficiente de energia luminosa para transformar em energia química (Moraes et al., 2013), evitando ou minimizando efeitos de condições

abióticas para as folhas tais como temperatura, luz, pressão e salinidade (Taiz e Zeiger, 2013). As estratégias para sobreviver nestes extremos incluem, dentre outros fatores, a mudança na área foliar, sendo esta característica importante de ser determinada porque as folhas são as principais responsáveis pela captação de energia e pela produção de matéria orgânica por meio da fotossíntese (Paiva e Oliveira, 2014), assim pode auxiliar na avaliação do estado fisiológico da planta (Silva et al., 2011). O mesofilo, formado pelos tecidos parenquimáticos das folhas das plantas, é constituído pelo parênquima paliçádico e pelo parênquima lacunoso. Esse mesofilo pode sofrer variações em virtude do habitat da planta.

O aumento da área foliar por folha individual nos maiores níveis de sombreamento é uma das maneiras da planta aumentar sua superfície fotossintetizante, assegurando maior aproveitamento de baixas intensidades luminosas (Pedroso e Varela, 1995; Pacheco et al., 2013). A redução no nível de radiação pode fazer com que as plantas aumentem a proporção investida no crescimento em área foliar. Este aumento pode decorrer do aumento na expansão celular ao longo da lâmina foliar (Gobbi et al., 2011).

Geralmente, plantas que crescem em ambientes com maior luminosidade apresentam taxas maiores de fotossíntese. Entretanto, em sombreamento onde capturam menos raios de luz podem ser mais produtivas, devido a menor taxa respiratória e foto-respiratória, principalmente quando ambientes com maior quantidade de luz causam a diminuição da condutância estomática, diminuindo a capacidade de controle térmico e perda de água (Berry e Björkman, 1980; Chambers et al., 2004).

As características fotossintéticas geralmente variam em resposta a diferentes regimes de irradiância (Boardman, 1977). Folhas de árvores crescendo num ambiente de sombra apresentam modificações nas características fotossintéticas, bioquímicas, organização de células do mesofilo e frequência estomática quando comparadas com folhas crescendo num ambiente de maior irradiância (Sims et al., 1998; Schluter et al., 2003). Estudos apontaram diferenças entre as paredes das células dos parênquimas paliçádico e esponjoso de certo tipo de planta, submetida a diferentes níveis de sombreamento (De Castro et al., 2006). As paredes das células de ambos os tecidos foram mais espessas em folhas de plantas crescidas a pleno sol, em comparação com as cultivadas sob 70% de sombreamento.

O entendimento das relações anátomo-ecológicas ocorrente nos vegetais, é uma das principais abordagens para o conhecimento do grau

de adaptação das espécies aos nichos ecológicos ou de seus comportamentos sob condições ambientais extremas (Luttge, 1997). Em análise da estrutura anatômica de folhas de *Theobroma speciosum*, por exemplo, foi possível observar que ocorreu variação na estrutura anatômica, de acordo com o ambiente em que cresceu. A espécie demonstrou capacidade adaptativa diante de diferentes condições de luminosidade (De Freitas, 2017).

Frequentemente os estudos sobre plasticidade fenotípica são realizados com vistas a buscar a relação entre variação morfoanatômica entre espécies de comunidades naturais e a intensidade luminosa do ambiente, a taxa de herbivoria e o grau de sucessão (Ré-Jorge, 2007; Boeger et al., 2009; Anjos Silva, 2010; Sabbi et al., 2010). O que contribui para o melhor entendimento da anatomia de folhas.

De maneira geral, as folhas de plantas que se desenvolvem em ambientes ensolarados são menores, mais espessas e mais pesadas por unidade de área em relação as cultivadas à sombra (Craven et al., 2010). O aumento da área foliar com o sombreamento é uma das adaptações que permitem às plantas investirem em crescimento e alongamento da superfície foliar fotossintetizante, com extrema eficiência para captar a RFA – Radiação fotossinteticamente ativa (Lenhard et al., 2013).

A luminosidade apresenta efeito direto sobre a estrutura e anatomia das folhas (Rodríguez-Calcerrada et al., 2008). Essas variações estruturais estão relacionadas com a regulação da radiação luminosa e a difusão de CO₂, proporcionando maior eficiência fotossintética à planta (Flexas et al., 2012). Assim, nas folhas a pleno sol o mesófilo é mais espesso, compacto, com espaços intercelulares reduzidos (Fernandes et al., 2014). O aumento da espessura foliar em plantas expostas a condições de sol pleno é uma característica de proteção dos fotossistemas (Niinemets et al., 1998).

De acordo com Yano & Terashima (2001), o arranjo irregular das células do parênquima esponjoso conduz à dispersão da RFA no mesófilo em uma trajetória mais efetiva, aumentando a quantidade de RFA interceptada por unidade de clorofila nas células da folha. Além disso, as folhas de sombra são mais finas e essa característica permite que os cloroplastos estejam presentes em todas as camadas celulares em que a luz consegue penetrar, pois cada camada sombreia efetivamente a próxima. Dentro da folha, a radiação que não é absorvida pelo parênquima esponjoso será redistribuída. Desta forma, espaços mais amplos neste tecido tornam possível a interface entre o ar e a água, aumentando a reflectância interna da luz, resultando num aumento considerável do processo fotossintético. Por outro lado, esse arranjo

especial das células do mesófilo facilita a difusão de CO₂ no interior das folhas e aumenta a assimilação fotossintética do carbono (Fini et al., 2010).

As alterações da anatomia foliar são resultantes da plasticidade fenotípica, que aumenta a eficiência de captura da radiação fotossinteticamente ativa e a realização da fotossíntese, resultando em melhor desempenho da planta (Valladares & Niinemets, 2008). A verificação das modificações que ocorrem na planta, em função da aclimação ao sombreamento, auxilia na seleção de espécies forrageiras adequadas para sistemas agroflorestais (Schmidt, 2017).

Mudanças na temperatura podem influenciar a fisiologia dos vegetais. Temperaturas altas diminuem a condutância estomática e consequentemente reduzem a fotossíntese e o crescimento das plantas. Afetam também a produção de metabólitos secundários, pois fotossistema II apresentando diminuição na eficiência fotoquímica causando aumento no estresse das plantas (Verma, Sukla, 2015).

As espécies apresentam diversas respostas frente às condições ambientais de acordo com a amplitude fenotípica que possuem. A amplitude fenotípica de uma espécie vegetal comumente se revela nas estratégias desenvolvidas pelas plantas, representadas por alterações morfoanatômicas que ocorrem de acordo com a condição ambiental em que se encontram (Westoby et al., 2002). Em relação à luz, as adaptações da planta dependem do ajuste no aparelho fotossintético, principalmente localizado nas folhas dos vegetais (Lewis, 1972; Smith et al., 1997).

A folha é o órgão da planta que possui estrutura grandemente influenciada pelo nível de luz durante o seu crescimento e que mais sofre alterações em resposta ao ambiente (Thompson, Kriedemann, Craig, 1992; Dickison, 2000; Hlwatika, Bhat, 2002). Folhas que se desenvolvem em um ambiente mais ensolarado, comumente denominadas folhas de sol, apresentam, geralmente, algumas características anatômicas que lhes são peculiares como, por exemplo: paredes das células epidérmicas mais retas, maior número de estômatos, mesófilo mais espesso e sistema vascular mais denso (Medri, Lleras, 1980; Marques, Garcia, Fernandes, 1999). Frequentemente, as folhas expostas ao sol, são pequenas e estreitas, portanto possuem menor área foliar (Clabby, Osborne, 1997). Em contrapartida, folhas que se desenvolvem em um ambiente mais sombreado, comumente denominadas folhas de sombra, tendem a apresentar estômatos em menor quantidade por unidade de área (Knecht, O'leary, 1972; Klich,

2000), menor espessura do mesofilo (Milaneze-Gutierrez, Mello, Delaporte, 2003) e maiores áreas foliares (Hinsberg, Tienderen, 1997).

A anatomia vegetal pode indicar características que atribuem tolerância a diferentes condições ambientais para os vegetais, como tolerância ao déficit hídrico (Batista et al., 2010; Grisi et al., 2008) e características de radiação, tais como a qualidade e a intensidade da radiação que incidem sobre as folhas das plantas (Santiago et al., 2001) ou mesmo demais estresses (Souza et al., 2007; Souza et al., 2010) promovendo modificações na espessura do mesofilo, nos tecidos vasculares, na espessura da epiderme, na espessura da cutícula, na densidade e demais características estomáticas para a tolerância a essas condições.

2.5 ESPECTRORRADIOMETRIA

O sensoriamento remoto, em sua explicação mais simplificada, pode ser definido como a forma de se obter informações a respeito de um objeto sem que ocorra contato físico com o mesmo. Isto é possível porque os sensores realizam o registro da Radiação Eletromagnética (REM), que pode ser oriunda de fontes naturais (Sol e a Terra) ou por fontes artificiais, como o radar, e sua interação com a superfície terrestre (Machado, 2014). Em sensoriamento remoto as faixas do espectro eletromagnético mais utilizadas são: visível (0,38 a 0,76 μm), infravermelho (0,8 a 3,0 μm) e micro-ondas (1 a 100 cm). No entanto, os limites e amplitudes dos intervalos, podem variar entre autores.

Dados espectrais de um alvo podem ser obtidos no nível terrestre, utilizando sensores denominados espectrorradiômetros (de campo ou laboratório), os resultados fornecem informações importantes sobre como os objetos em análise podem ser identificados e interpretados em imagens geradas por sensores orbitais; em nível aéreo, com sensores a bordo de aeronaves; e orbital, com sensores a bordo de satélites (Machado, 2014). A interação do fluxo de radiação eletromagnética com a superfície de um alvo leva a ocorrência de três fenômenos: reflectância, absorvância e transmitância, que são a razão entre o fluxo de REM (refletido, absorvido e transmitido) e o fluxo incidido sobre a superfície (Novo, 2010).

A radiometria espectral é uma das mais importantes, senão a mais fundamental área do conhecimento do sensoriamento remoto. Isso porque, é por meio das medidas radiométricas de laboratório ou de campo que se descobrem com qual intensidade cada material, seja um solo, um tipo de rocha ou uma vegetação, reflete a radiação

eletromagnética nos diferentes comprimentos de onda do espectro e isso nos permite explicar e entender como cada um desses objetos irá aparecer nas imagens (Meneses, 2001).

A reflectância é o processo que se mostra mais importante em sensoriamento remoto. Pela medida da reflectância de um objeto ao longo do espectro eletromagnético, torna-se possível a discriminação de alvos e a interpretação de imagens obtidas por sensores orbitais. O conceito de reflectância é definido como “uma propriedade de um determinado objeto em refletir a radiação eletromagnética sobre ele incidente” (Ponzoni; Shimabukuro, 2007). Os comprimentos de onda medidos com a aplicação desta técnica são representados em um gráfico conhecido como curva de reflectância espectral. Dados obtidos pela espectrorradiometria são tabulados a partir das regiões mais apropriadas do espectro da RAM. As faixas do vermelho e do infravermelho próximo detêm cerca de 90 % da variação da resposta espectral da vegetação e são utilizadas em estudo da biomassa, índice de área foliar e percentual de cobertura vegetal (Resposta espectral).

Quando a radiação solar atinge uma planta na superfície terrestre, interage com a mesma, sendo que, parte dessa radiação é absorvida pelos pigmentos contidos na folha, parte é refletida pelas folhas e, por último, a radiação é transmitida. A quantidade de energia absorvida, refletida ou transmitida diferem de uma planta para outra porque além das propriedades ópticas da planta, existem os fatores ambientais que influenciam direta ou indiretamente na interação (Moreira, 2001).

De acordo com Guyot (1990), a reflectância no infravermelho próximo é, geralmente, afetada pela estrutura anatômica das folhas, pois depende dos estratos celulares, do tamanho das células e da espessura do mesofilo esponjoso. Assim, as folhas de dicotiledôneas possuem reflectância maior do que as de monocotiledôneas, para uma mesma espessura, porque as primeiras têm um mesofilo esponjoso mais desenvolvido. As propriedades ópticas de uma folha mudam significativamente ao longo do ciclo de desenvolvimento e crescimento da planta. Durante a fase juvenil a folha apresenta uma reflectância, quando a folha atinge o estágio de maturação, ela apresenta um decréscimo da reflectância na região do visível e um aumento da região do infravermelho próximo (Bauer, 1975).

A resposta espectral depende também de uma série de fatores bioquímicos do vegetal, além das características físicas do dossel. Normalmente, esses fatores estão condicionados à arquitetura do dossel, química foliar, parâmetros agronômicos e condições atmosféricas

(Abdel-Rahman et.al., 2008). Além disso, essa resposta espectral também é influenciada pelos pigmentos presentes na folha, tais como a clorofila *a* e *b*, carotenos, xantofilas e antocianinas, que provocam a absorção da radiação eletromagnética (REM) ou influenciam nos processos fisiológicos associados ao desenvolvimento do vegetal.

Em geral, o padrão espectral da vegetação sadia na região do visível é caracterizado por duas bandas de absorção bem definidas, explicadas pela ação da clorofila, no intervalo espectral do azul e do vermelho, entre 450 nm e 520 nm e entre 630 nm e 690 nm, respectivamente. Já na faixa do infravermelho, a reflectância é alta e aumenta gradativamente com o acréscimo da quantidade de folhas, devido às múltiplas reflexões da radiação incidente nos espaços intracelulares do mesófilo foliar. Esse comportamento padrão da reflectância sofre variações quando a planta está em senescência ou em condições de estresse ambiental. A ausência de clorofila provoca redução na quantidade de energia na região espectral do visível, com maior reflectância no verde e no vermelho, passando a ter aparência amarelada ou clorótica (Carter, 1993). Os valores maiores de reflectância em torno de 700 nm representam o que é frequentemente chamado de “deslocamento da borda vermelha pra o azul”, com referência ao deslocamento do gradiente de transição entre o vermelho e o infravermelho próximo na direção aos menores comprimentos de onda, perceptível na curva da resposta espectral da vegetação.

De acordo com Novo (2010), é possível inferir que a curva espectral de uma folha verde e fotossinteticamente ativa pode ser dividida em três regiões de acordo com o comportamento da reflectância: a) Até 0,7 μm (região do visível), a reflectância é considerada baixa, menor que 20%, pois nesse intervalo a radiação incidente é fortemente absorvida pelos pigmentos da planta, o que ocorre próximo a 0,44 μm e 0,65 μm . Estes pigmentos são encontrados nos cloroplastos, denominados como clorofila, carotenos e xantofilas. A energia radiante interage com a estrutura da folha de duas formas, por absorção e espalhamento; b) Entre 0,7 e 1,3 μm (região do infravermelho próximo), há alta e quase constante reflectância da vegetação (de 30 a 40%) e baixa absorção, explicada pela estrutura celular da folha (quanto mais lacunosa a estrutura interna, maior o espalhamento da radiação incidente) e pela necessidade da planta evitar o superaquecimento, visto que a quantidade de energia nesse intervalo é alta; c) De 1,3 μm a 2,6 μm (região do infravermelho de ondas curtas), a reflectância é influenciada basicamente pela presença de água nas

folhas, havendo três pontos onde a absorção ocorre de forma acentuada em 1,45 μm e 1,95 μm .

Vale ressaltar, porém, que o comportamento espectral da vegetação pode variar, de acordo com o tipo de cultura, condições atmosféricas, biomassa, índice de área foliar, solo, variação sazonal, arquitetura do dossel, ângulo de visada e tipo de sensor leitor, teor de água e turgidez. O solo é um dos fatores mais preponderantes, pois absorve e reflete a radiação eletromagnética incidente e, em geral, influencia a reflectância do dossel, como acontece em casos de dosséis mais esparsos. O ideal é que uma quantidade considerável de medidas espectrorradiométricas seja realizada, bem como se ter o conhecimento do percentual de cobertura do solo e o ângulo de visada do sensor (artigo Reflectância)

As folhas são as constituintes do dossel que têm maior importância no processo de interação da radiação solar com a vegetação, pois é nelas que se realiza quase toda a fotossíntese, responsável pela conversão da energia solar em energia química para a produção de carboidratos. Tanto a arquitetura da folha quanto da planta está adaptada para um melhor aproveitamento da radiação solar no processo de fotossíntese. Como a folha é o principal elemento de captação da radiação solar, observa-se uma predominância da área foliar quando comparada à área de outros componentes da planta. Esta predominância é tão marcante que normalmente outros órgãos que também podem realizar fotossíntese, são desprezados em estudos de fotoassimilados.

No presente trabalho as análises espectrorradiométricas de *Ilex paraguariensis* buscaram mostrar as alterações na planta decorrentes de diferentes períodos sazonais e também de diferentes ambientes, com maior e menor incidência de luminosidade.

3 OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GERAL

Caracterizar o comportamento de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. nos ecossistemas de sistema agroflorestal e Floresta Ombrófila Mista secundária em diferentes períodos sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Nos indivíduos de erva-mate desenvolvidos em diferentes ecossistemas e períodos sazonais:

- Determinar a área foliar e a suculência foliar;
- Avaliar as características estruturais da epiderme de folhas (cutícula, células epidérmicas ordinárias, estômatos);
- Comparar os tecidos do mesofilo (parênquima paliçádico e esponjoso);
- Avaliar a concentração de clorofilas e carotenóides em folhas;
- Estimar os índices de plasticidade para cada parâmetro estrutural morfométrico.
- Determinar as respostas espectrais de reflectância de folhas.

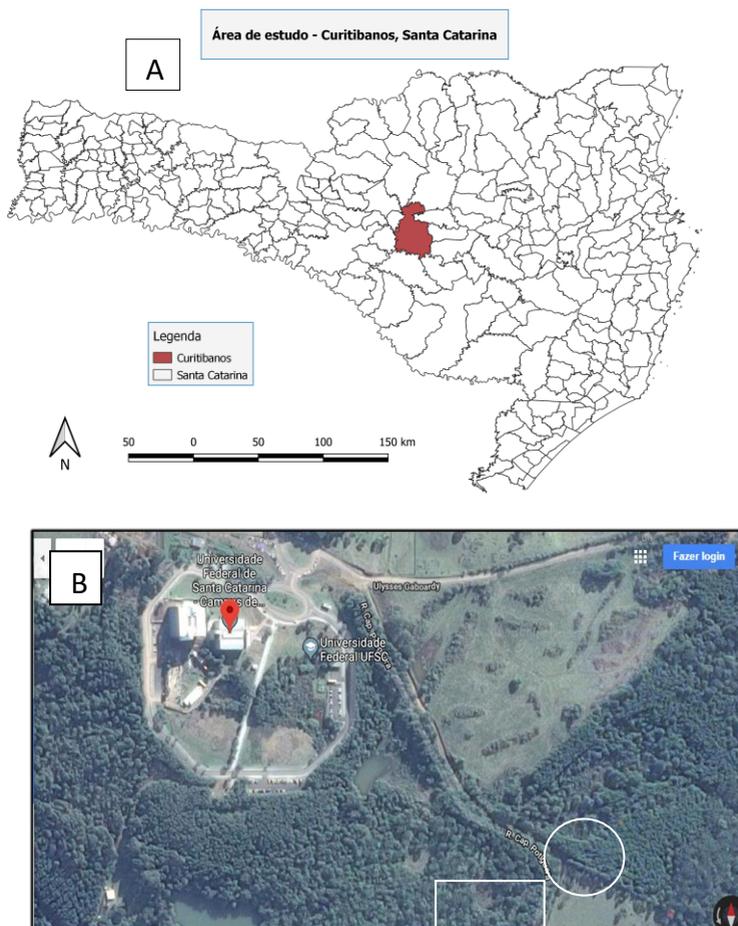
4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo fica localizada na mesorregião serrana do Estado de Santa Catarina, no município de Curitibanos (SC), no campus da Universidade Federal de Santa Catarina (Figura 1). A área de estudo está situada a 27°16'58" S e 50°35'04" W, com altitude de 987 m, de clima Temperado (*Cfb*), pela classificação de Köppen, mesotérmico úmido, com inverno e verão bem definidos, temperatura média anual é de 16,5°C. A temperatura média do mês de janeiro, o mês mais quente, é de 19,1°C e a temperatura média do mês de julho, o mês mais frio, é de 10,5°C. As chuvas são distribuídas ao longo do ano todo, sem estação seca definida, pois não há índices pluviométricos inferiores a 60 mm mensais. A pluviosidade média anual é de aproximadamente 1.676 mm, sendo que a precipitação no mês de julho, o mais seco, é em torno de 106 mm e no mês de janeiro, o mais chuvoso é em torno de 167 mm. (Alvares, 2013). Os dados meteorológicos do período do presente estudo de 03/2017 a 03/2018 seguem na Tabela 2.

O município se localiza no centro geográfico de Santa Catarina e está situado no domínio das bacias e coberturas sedimentares na região do Planalto das Araucárias cuja unidade geomorfológica é Planalto de Campos Gerais (EMBRAPA, 2004). O município de Curitibanos pertence ao sistema integrado da vertente interior, comandado pela Bacia Paraná-Uruguai. Os principais rios que cruzam o município são: Canoas, das Pedras, dos Cachorros, Marombas e Correntes, os quais formam a sub-bacia do rio Canoas (Gaplan, 1986). Os solos predominantes na região de Curitibanos são: Terra Bruna Estruturada Húmica, desenvolvido a partir de rochas efusivas da Serra Geral, e Terra Bruna Estruturada para Terra Roxa Álica e Distrófica, derivada tanto das rochas eruptivas básicas como intermediárias ou ácidas da formação serra geral (EMBRAPA, 2004).

Figura 1 – Área de coleta de folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Localização da área de estudo no Estado de Santa Catarina. B. Vista aérea das áreas de coleta em Curitibaanos/SC. Legenda: o círculo indica a área de Sistema Agroflorestal (SAF) e o retângulo indica a área de Floresta Ombrófila Mista secundária (FS).



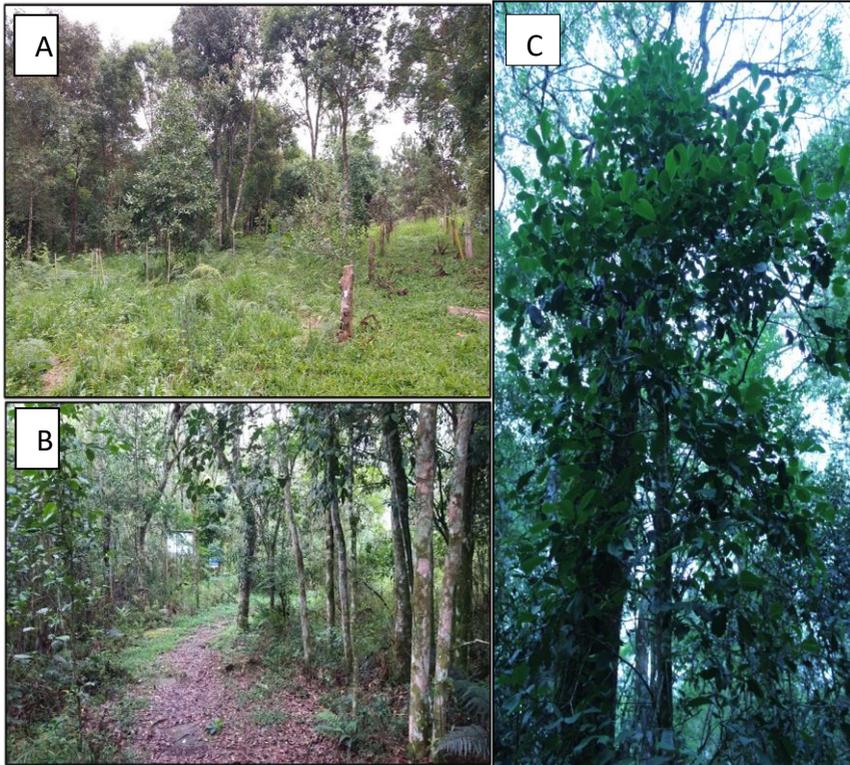
O fragmento de Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) onde estão as plantas de erva-mate que foram analisadas, encontra-se em estágio sucessional intermediário (Figura 2A), com formação de sub-bosques de composição heterogênea (Klein 1960). Isso indica que houve perturbação no passado, mas que já houve tempo para a recuperação parcial da floresta. O sistema agroflorestal (SAF), onde estão as outras plantas de erva-mate analisadas (Figura 2B), está próximo ao fragmento florestal, e apresenta uma área de 0,4 ha. Esse SAF foi implantado em outubro de 2013, e nele é possível encontrar espécies como Araucária (*Araucaria angustifolia*), Bracatinga (*Mimosa scabrella*), Fumo bravo (*Solanum mauritianum*), Bugreiro (*Lithraea brasiliensis* M.), Camboatá branco (*Matayba eleagnoides*), Canela (*Cinnamomum verum*), Aroeiras (*Lithraea molleoides*) e a erva mate (*Ilex paraguariensis*), entre outras espécies (Barbosa, 2017).

4.2 MATERIAL DE ESTUDO

Foram utilizadas as folhas (lâminas foliares), totalmente expandidas, do 3° ao 5° nó dos ramos medianos de cada planta, de indivíduos adultos de *Ilex paraguariensis*, localizados em Sistema Agroflorestal e na Floresta Ombrófila Mista secundária, na mesorregião serrana de Santa Catarina, no município de Curitibanos.

As plantas utilizadas nessa pesquisa encontravam-se em duas situações distintas, sendo uma no Sistema Agroflorestal (Figura 2A), a qual recebiam incidência maior da luz do sol, maior circulação de vento e maior abertura do dossel. Na segunda situação, foram analisadas as folhas de erva-mate de indivíduos em Floresta Ombrófila Mista secundária (Figura 2B) com incidência menor da luz do sol, e menor abertura do dossel (medidos com o uso do densímetro portátil e IRGA Li-Cor LI6400XT). Além disso, considerou-se a influência das estações do ano para as análises que foram realizadas, sendo que a primeira coleta ocorreu no final do inverno e a segunda coleta ocorreu no final do verão.

Figura 2 – Indivíduos adultos de erva mate (*Ilex paraguariensis*) na mesoregião serrana de Santa Catarina. A. Sistema Agroflorestal (SAF). B. Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). C. Exemplar de *Ilex paraguariensis*.



Fonte: o autor.

4.3 PROCEDIMENTOS DE COLETA

Foram coletadas da região de altura média da planta (2m), folhas totalmente expandidas (3° ao 5° nó) de indivíduos adultos, de cada ambiente sendo no sistema agroflorestal e na Floresta Ombrófila Mista secundária, para as análises anatômicas descritivas e morfométricas. Em cada análise, as folhas foram coletadas em armazenadas em sacos plásticos fechados com fita crepe e transportadas para o laboratório dentro de uma caixa de isopor pequena. As coletas foram realizadas no final dos períodos sazonais considerados, assegurando a influência dos fatores abióticos no desenvolvimento das

folhas (Fermino Junior, 2004). As coletas foram realizadas no mês de agosto de 2017, correspondendo ao final do período de inverno, e no mês de março de 2018, correspondendo ao final do período de verão.

Foram coletadas 30 folhas de três indivíduos de cada local, tanto do sistema agroflorestal quanto da floresta. O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos e conduzido para o laboratório, onde foi mantido em geladeira, para posterior utilização. Os indivíduos de onde foram coletadas as folhas tinham idades diferentes, sendo que os do SAF eram um pouco mais jovens do que os da floresta.

4.4 ÁREA FOLIAR

Na determinação da área foliar (AF), para cada folha, o contorno foi delineado em papel com peso constante (tamanho ofício padrão 75g/m^2). Os moldes foram recortados e pesados em balança digital. O peso destes moldes foi relacionado com o peso médio de área conhecida em cm^2 do mesmo papel, para a determinação da área foliar em cm^2 , considerando o formato da folha.

Para determinar a área foliar (AF) e a suculência foliar (SF) trinta folhas de erva-mate, de diferentes condições (sistema agroflorestal e da Floresta Ombrófila Mista secundária em dois períodos sazonais) foram armazenadas em embalagens plásticas e mantidas a 4°C por 12h. A massa fresca (MF) foi determinada em balança digital. Em seguida, as folhas foram secas (60°C por 48h) para obter a massa seca (MS). A suculência foliar foi calculada usando a seguinte fórmula: $\text{SF} = (\text{MF} - \text{MS}) / \text{AF}$, sendo AF a área foliar (Mantovani, 1999).

4.5 PREPARAÇÃO DO MATERIAL PARA A MICROSCOPIA ÓPTICA

Nos estudos descritivos e morfométricos da anatomia de folhas foram avaliadas lâminas temporárias preparadas à mão livre para observações em vista frontal da superfície epidérmica, e lâminas permanentes de secções transversais. As análises foram feitas em Microscópio Óptico, modelo Olympus BX53, com sistema digital de captura de imagem e mensuração Cell Sens standard® do laboratório de biotecnologia da UFSC/Campus de Curitiba.

4.5.1 Análise dos Estômatos

Para análise dos estômatos foram preparadas secções paradermicas a partir de cortes de zonas intercostais da região mediana das folhas de *Ilex paraguariensis*. As secções foram feitas à mão livre utilizando lâmina de aço, nas faces adaxial e abaxial das folhas. As secções obtidas foram hidratadas com água destilada, colocadas em lâminas, e cobertas com lamínulas. As lâminas temporárias montadas foram levadas ao microscópio óptico onde foram realizadas medições da quantidade de estômatos em uma área definida (densidade estomática em est./mm²), mensuração do comprimento e largura do poro estomático em micrômetros (µm).

4.5.2 Análise dos Tecidos da Lâmina Foliar

Nos procedimentos de análises dos tecidos da lâmina foliar foram utilizadas lâminas permanentes. Primeiramente foram coletadas folhas sadias de *Ilex paraguariensis* nas condições de SAF e FS nos dois períodos sazonais, e estas foram seccionadas, usando-se apenas o terço médio de cada folha, preservando a nervura central. Para a preparação de lâminas permanentes, as folhas foram fixadas em FAA 70 (Formaldeído, Ácido Acético e Álcool etílico 70%) por 24h e conservadas em álcool etílico 70%. Em seguida foram desidratadas em etanol e incluídas em parafina histológica. Para infiltração em parafina, conforme Johansen (1940), o material, após desidratação, passou por xilol (3 vezes). Após a infiltração, em estufa (60°C), foram montados blocos de parafina, como apoio das amostras, os quais foram seccionados em micrótomo de rotação Leica – RM 2125 RT, com 8 e 10 µm de espessura, localizado no laboratório do CEDUP. Foi utilizado o adesivo de Bissing (Bissing, 1974) para fixação das secções sobre a lâmina. As secções foram distendidas sobre chapa aquecedora (40°C). Após a secagem das lâminas foi feita a coloração com safranina/fast-green, e posteriormente, montou-se entre lâmina-lamínula com bálsamo do Canadá sintético.

Com as lâminas preparadas e observadas em microscópio óptico foi possível medir a espessura de tecidos da lâmina foliar. Verificou-se a espessura da cutícula na epiderme das faces adaxial e abaxial, bem como a espessura das células epidérmicas. No mesofilo, foram mensuradas as espessuras dos tecidos clorofilados (parênquima paliçádico e esponjoso).

4.6 EXTRAÇÃO E DOSAGEM DE PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

A avaliação do teor de clorofila *a*, *b*, clorofila total e o teor de carotenoides totais foi realizada de acordo com a metodologia descrita por Hiscox e Israelstam (1979). Amostras de 100 mg de folhas frescas, sadias e completas, foram incubadas em banho-maria com 7 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) por duas horas a 65°C, sem maceração. Após filtragem, o volume total foi corrigido para 10 ml. Os valores foram obtidos por meio de espectrofotometria de UV-visível em microplaca (SpectraMax® Paradigm® Multi-mode Detection Platform) considerando-se a densidade óptica medida a 480 nm, 649 nm e 665 nm. A estimativa do teor de clorofilas e carotenoides foi realizada utilizando-se as fórmulas (Wellburn, 1994): Clorofila *a* (Chl*a*) = [(12,19 x A₆₆₅) – (3,45 x A₆₄₉)]; Clorofila *b* (Chl*b*) = [(21,99 x A₆₄₉) – (5,32 x A₆₆₅)]; Clorofilas totais = (Chl*a* + Chl*b*) e Carotenoides totais = [(1.000 x A₄₈₀) – (2,14 x Chl*a*) – (70,16 x Chl*b*)] / 220. Foram realizadas cinco repetições para cada condição avaliada (folhas de indivíduos no SAF e na floresta em regeneração nos dois períodos sazonais)

4.7 ÍNDICES DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA (IP)

Para cada parâmetro morfométrico avaliado foi calculado o índice de plasticidade fenotípica de acordo com Valladares et al. (2000), variando de zero a um, expresso pela fórmula: $IP = (M - m) / M$, onde “M” é o valor da maior média, e “m” o valor da menor média.

4.8 ANÁLISES ESPECTRAIS DE REFLECTÂNCIA DE FOLHAS

A assinatura espectral foi obtida dentro do intervalo de comprimento de onda entre 325 nm a 1075 nm, com resolução espectral de 1 nm, cobrindo o visível e o infravermelho próximo do espectro eletromagnético. Foi usado o espectrorradiômetro de campo Field Spec HandHeld II. O aparelho emprega um conjunto que detectores de alta sensibilidade e filtragem de segunda ordem para produzir um espectro de alto sinal-ruído em menos de um segundo. Os comprimentos de onda utilizados na obtenção da assinatura espectral de *Ilex paraguariensis* estavam dentro da faixa de 400 a 1000 nanômetros (nm), compreendendo as regiões do visível (400 a 690 nm) e infravermelho próximo (690 a 1300 nm). As leituras foram realizadas em 3 folhas de quatro plantas diferentes do ambiente de floresta, e também em 3 folhas

de quatro plantas do ambiente do SAF. Esse procedimento foi realizado ao final do inverno, no mês de agosto de 2017, com coleta e análise de folhas dessa estação, e no verão foi repetido, com coleta e análise de folhas da referida estação. As leituras foram realizadas em todas as folhas, sempre na face dorsal, totalizando doze medidas para cada ambiente. Esse procedimento foi realizado duas vezes, para plantas do ambiente de floresta e do ambiente de SAF, considerando as diferentes estações sazonais, dessa forma ao final do verão, no mês de março de 2018, foi feita nova coleta e análise. Foram obtidas curvas espectrais para cada amostra e a seguir uma curva média referente a cada amostra, compondo assim o gráfico com a reflectância das folhas analisadas. Para o processamento dos dados espectrais, utilizou-se o software *The Unscrambler X.3*, na qual aplicou-se a derivada de Savitzky-Golay para suavização de dados, eliminando ruídos das assinaturas. Todo procedimento de medidas e análise de dados foi realizado no laboratório de Geomática da UFSC-Curitiba.

4.9 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

O número mínimo amostral para cada parâmetro morfométrico foi calculado pela equação $n=(t^2 \cdot s^2) \cdot d^{-2}$, onde “t” é dado pela tabela de Student (considerando n-1, para significância de 0,05), “s” é o desvio padrão e “d” é igual a E/100. Média, onde E=10 para 10% de probabilidade, valor considerado satisfatório (Sokal & Rohlf, 1969).

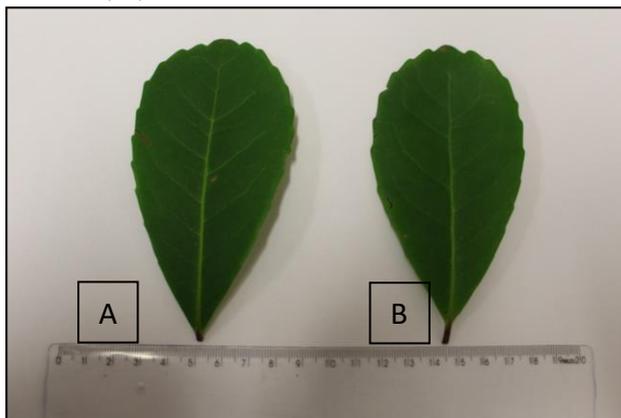
Para cada parâmetro morfométrico anatômico foram feitas seis repetições, e cada repetição representada pela média de cinco lâminas histológicas, totalizando 30 mensurações. Os dados foram submetidos a análise de variância (ANOVA), seguido do teste de separação de médias de Tukey a 5% de probabilidade, com auxílio do programa estatístico SISVAR (Ferreira, 2015).

5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.1 MORFOANATOMIA FOLIAR

As folhas de erva-mate (*Ilex paraguariensis*) dos ecossistemas de SAF (sistema agroflorestral) e de FS (Floresta Ombrófila Mista secundária) apresentaram algumas características morfométricas foliares distintas, entretanto, a morfologia externa não apresentou diferenças (Figura 3) entre as condições avaliadas. De acordo com Ferreira Filho (1949), a erva-mate (*Ilex paraguariensis*), é uma planta perenifólia pertencente à família aquifoliceae com folhagem verde escuro muito característica. Desenvolve-se bem em ambientes sombreados, sendo assim denominada como esciófita. As folhas de erva-mate são glabras, obovais e coriáceas com 8 a 10 cm de comprimento por 3 a 4cm de largura, sustentada por pecíolo com 7 a 10mm de diâmetro (Lorenzi, 2014).

Figura 3 – Morfologia externa das folhas de *Ilex paraguariensis* de plantas adultas na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folha de indivíduo no Sistema Agroflorestal (SAF); B. Folha de indivíduo na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS).



Fonte: o autor.

A área foliar de *Ilex paraguariensis* não apresentou diferenças estatisticamente significativas entre as condições de SAF e FS, bem como, entre os períodos sazonais de inverno e verão (Tabela 3). Através de teste estatístico detectou-se diferenças na suculência foliar entre as

folhas de erva-mate cultivadas no SAF e aquelas existentes na FS (Tabela 3). Verificou-se que a suculência foliar das plantas do SAF, que estavam expostas a maior incidência da luz solar, foi maior do que nas folhas das plantas da floresta, onde a incidência de luz solar foi menor. A suculência foliar não apresentou diferenças estatisticamente significativas entre os períodos sazonais de inverno e verão.

Tabela 2 – Características de área e suculência foliar, massa fresca e massa seca de folhas de *Ilex paraguariensis* em diferentes condições ambientais e sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.=Verão.

	ÁREA FOLIAR (cm ²)		SUCULÊNCIA FOLIAR (g/cm ²)		MASSA FRESCA (g)		MASSA SECA (g)	
	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.
SA	45,94	44,48	1,65	1,47	1,66	1,49	0,42	0,57
F	aA	aA	aA	aA	aA	aA	aA	bA
FS	45,49	39,13	1,07	0,99	1,08	0,99	0,42	0,38
	aA	aA	aB	aB	aB	aB	aA	aB

Letras minúsculas diferentes na horizontal e letras maiúsculas diferentes na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

Com relação a massa foliar, verificou-se algumas diferenças entre os ambientes em que se encontravam as plantas de *Ilex paraguariensis* (Tabela 3). A massa seca de folhas no SAF foi maior na estação de verão do que no inverno. Na FS a massa seca não apresentou diferenças entre os períodos sazonais. No período sazonal de verão a massa seca foliar foi maior no SAF do que na FS.

Com a análise de algumas características morfológicas foliares de *Ilex paraguariensis* é possível dizer que o desempenho ecofisiológico da planta apresentou padrões de aclimatação que lhe garantem a sobrevivência em ambientes com mais luz ou menos luz. A luminosidade, a disponibilidade hídrica e as condições edáficas influenciam inevitavelmente o desenvolvimento da planta. Logo, a falta ou o excesso de um desses recursos pode influenciar no seu desenvolvimento (Schluter et al., 2003). Em meio a variações ambientais, a folha é considerada o órgão vegetal que mais prontamente

responde a tais mudanças (Evert, 2006). A análise dos resultados com as folhas de erva-mate, corroboram aqueles obtidos, mostrando várias alterações nesse órgão frente a diferentes condições ambientais em que as plantas se encontravam.

Espécies que se desenvolvem sob alta luminosidade tendem a apresentar folhas com áreas menores, o que proporciona um aumento na convecção de calor dissipado (Alves, 2006), de modo a evitar o superaquecimento do mesofilo foliar e impedir a desidratação pelas altas taxas de transpiração (Klich, 2000). Nesse caso, analisando as folhas de *Ilex paraguariensis*, foi possível perceber que os resultados discordam da tendência apontada por Alves (2006), sugerindo que a grande oscilação de luminosidade e a dinâmica de circulação de ar experimentada a que estavam expostas talvez não tenha sido suficiente para causar alterações maiores na área foliar da espécie.

A massa fresca de folhas de *I. paraguariensis* foi maior em indivíduos do SAF do que em indivíduos na FS, em ambos os períodos sazonais (Tabela 3). O efeito da sazonalidade não apresentou diferenças significativas em indivíduos no SAF e na FS. A massa seca foi maior em folhas de indivíduos do SAF em relação aos indivíduos da FS no período sazonal de verão (Tabela 3). No período sazonal de inverno não ocorreu diferenças significativas da massa seca foliar entre indivíduos do SAF e da FS. A massa seca e a área foliar são atributos funcionais que podem otimizar a alocação dos atributos disponíveis (Givnish, 1984). Este padrão associado ao sombreamento é suportado em função de serem observadas, em condições de exposição à maiores níveis de luminosidade, folhas com baixos valores de massa fresca e área foliar reduzida (Li et al., 2014; Nery et al., 2016). No caso da erva-mate não foi isso que se observou, uma vez que as plantas que estavam em condições de exposição à maiores níveis de luminosidade no SAF foram também as que apresentaram maiores valores de massa fresca, em ambos os períodos sazonais de inverno e verão, além de terem apresentando área foliar semelhante às plantas na FS, onde a incidência de luz é menor. A maior massa seca de folhas no verão na área de SAF pode estar relacionada com a maior incidência de luminosidade e maior atividade fotossintética, resultando em maior acúmulo de carbono. De acordo com Santos et al. (2011), quando comparamos uma mesma espécie habitando diferentes ecossistemas, não podemos considerar o fator luminosidade isoladamente das demais condições abióticas.

Os estômatos em folhas de *Ilex paraguariensis* apresentaram distribuição apenas na face abaxial, caracterizando as folhas como hipoestomáticas. Alguns autores como Mauseth (1988) e Peat & Fitter

(1994), relatam que a hipoestomatia nas espécies arbóreas ocorre com maior frequência. Considerando o aspecto fisiológico, Dickison (2000) salienta que o posicionamento dos estômatos na superfície abaxial das folhas é um fator relevante para a redução das taxas de transpiração. Provavelmente, o posicionamento dos estômatos na face abaxial, da espécie em estudo, favorece a adaptação nos diferentes ecossistemas.

A densidade estomática foi menor no verão do que no inverno em indivíduos de ambos os ecossistemas (Tabela 4). O período sazonal de verão apresenta temperaturas médias mais altas, maior radiação solar global e maior evapotranspiração (Atlas Climático, 2011). Diferenças entre as estações de verão e inverno, com contrastes de temperatura e radiação solar, podem promover modificações anatômicas foliares resultantes de processos adaptativos (Kolodziejek et al., 2015). Em estudos com anatomia de folhas de *Pseudoroegneria spicata*, a densidade estomática não foi alterada pelo aumento da temperatura ambiental (Fraser et al., 2009). Não existiram diferenças na densidade estomática nas folhas quando se comparam os ecossistemas de SAF e de FS.

Tabela 3 – Densidade estomática e dimensões do poro estomático em folhas de *Ilex paraguariensis* em diferentes condições ambientais e sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.

	DENSIDADE ESTOMÁTICA (est./mm ²)		COMPRIMENT O DO PORO ESTOMÁTICO (µm)		LARGURA DO PORO ESTOMÁTICO (µm)	
	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.
SA	561,2 aA	289,2 bA	19,8 bA	30,6 aA	5,38 bA	6,88 aA
F						
FS	477,6 aA	289,1 bA	21,6 aA	15,8 bB	5,64 aA	4,07 bB

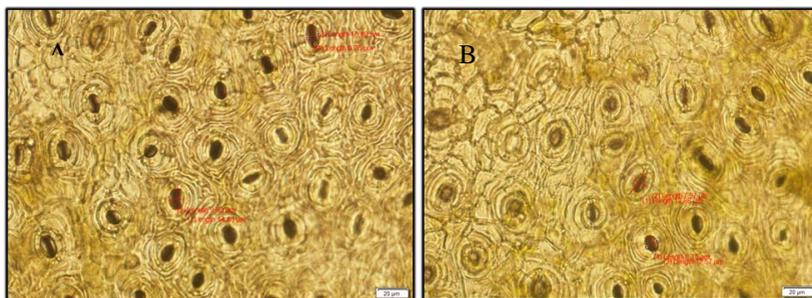
Letras minúsculas diferentes na horizontal e letras maiúsculas diferentes na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

Registraram-se também alterações no comprimento e na largura do poro estomático (Tabela 4 e Figura 4). Em indivíduos localizados no SAF as folhas tiveram o comprimento e largura do poro estomático maior no verão e menor no inverno. Entretanto, em indivíduos na FS, o

comprimento e largura do poro estomático foram menores no verão e maiores no inverno. O comprimento do poro não apresentou diferenças significativas entre indivíduos no SAF e na FS, exceto no verão, com maior comprimento em folhas no SAF. A largura do poro estomático não apresentou diferenças significativas comparando indivíduos no SAF e na FS no período de inverno. Entretanto, a largura do poro foi maior em indivíduos do SAF do que na FS, no período de verão.

Em estudos da anatomia de folhas de plantas jovens de *Ilex paraguariensis* sob diferentes níveis de luminosidade, Fermino Jr. & Fockink (2017) não detectaram diferenças estatisticamente significativas na densidade estomática. No presente estudo, folhas de indivíduos adultos de *I. paraguariensis* apresentaram uma diferenciação significativa com relação ao período sazonal, mas não entre ecossistemas com diferentes níveis de luminosidade. Os resultados obtidos com a densidade estomática de *I. paraguariensis* estão de acordo com os obtidos por Justo et al. (2005), Aragão et al. (2014) e Novelli et al. (2015) em diferentes níveis de sombreamento com *Xylopia brasiliensis*, *Carapa guianensis* e *Theobroma grandiflorum*, respectivamente, os quais não apresentam diferenças significativas entre diferentes níveis de sombreamento.

Figura 4 – Vista frontal da epiderme da face abaxial de folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos adultos na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folhas de indivíduos no Sistema Agroflorestal (SAF); B. Folhas de indivíduos na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). Legenda: CE= complexo estomático.



Fonte: o autor.

A dimensão do poro estomático em *I. paraguariensis* apresentou diferenças na estação de verão, um período do ano com maior temperatura média, maior radiação solar global e maior transpiração

(Atlas Climático, 2011). No verão, o comprimento e largura do poro foram maiores em folhas no SAF, ecossistema com maior luminosidade e circulação de vento do que na FS. Entretanto, no verão ainda, as folhas da FS tiveram redução nas dimensões do poro estomático. No inverno, as dimensões do poro de folhas não apresentaram diferenças entre o SAF e a FS. Em estudos com folhas de plantas jovens de *I. paraguariensis* desenvolvidas sob telados para sombreamento, o poro estomático teve maior dimensão em menores níveis de luminosidade (Fermino Jr. & Fockink, 2017).

A densidade e as dimensões dos estômatos em folhas de diferentes espécies arbóreas apresentam grande variação nas respostas à luminosidade, evidenciando distintas estratégias adaptativas (Ashton; Berlyn, 1992). Os estômatos são estruturas epidérmicas responsáveis por importantes mecanismos fisiológicos como o controle da entrada de gás carbônico para a fotossíntese e acúmulo de matéria seca, e a regulação da perda de água pela transpiração (Casson; Hatherington, 2010). De acordo com a Lei de Fick, a difusão de substâncias depende da natureza da molécula, da temperatura, da viscosidade do meio e da distância do alvo (Flexas et al., 2012). A condutância estomática envolve maior resistência às moléculas de água do que às moléculas de gás carbônico (Terashima et al., 2006).

O aumento da dimensão do poro estomático no SAF, na estação de verão deve propiciar o aumento da transpiração em *I. paraguariensis*. Como consequência do aumento da transpiração, ocorre um processo de resfriamento da folha, reduzindo a temperatura interna (Dickison, 2000). Essa redução da temperatura é fundamental para a efetivação dos mecanismos bioquímicos da fotossíntese, os quais utilizam também outras estratégias de dissipação de excesso de energia, como o ciclo das xantofilas (Demmig-Adams et al., 1996).

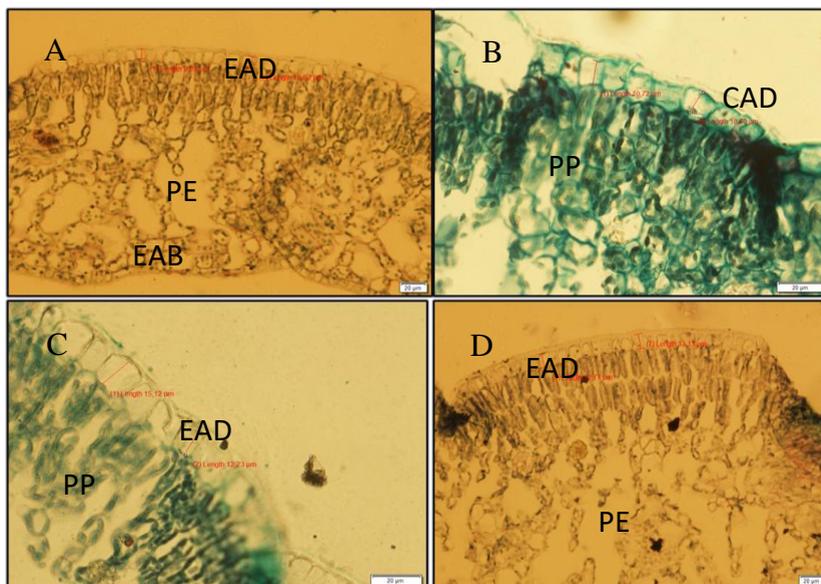
A espessura da cutícula na face adaxial, exposta diretamente a radiação solar, apresentou diferenças significativas (Tabela 5). Em folhas no SAF, a cutícula da face adaxial foi mais espessa no verão do que no inverno. Na FS, a espessura da cutícula não apresentou diferenças significativas entre o inverno e verão. No verão, a espessura da cutícula adaxial foi maior no SAF do que na FS. A espessura da cutícula na face abaxial não apresentou diferenças significativas entre os ecossistemas, e nem entre as estações. A espessura das células epidérmicas (Figura 5) nas faces adaxial e abaxial não apresentaram diferenças significativas entre os ecossistemas, e nem entre as estações (Tabela 5).

Tabela 4 – Espessura da cutícula e da epiderme de folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.

	CUTÍCULA ADAXIAL (μm)		CUTÍCULA ABAXIAL (μm)		EPIDERME ADAXIAL (μm)		EPIDERME ABAXIAL (μm)	
	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.
	S	2,2	3,7 aA	1,6	1,9	12,0	12,8	6,0
A	bA		aA	aA	aA	aA	aA	
F								
F	2,2	2,3 aB	1,5	1,7	11,6	11,5	5,9	6,3 aA
S	aA		aA	aA	aA	aA	aA	

Letras minúsculas diferentes na horizontal e letras maiúsculas diferentes na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

Figura 5 – Secções transversais de folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folhas em Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) no verão; B. Face adaxial de folhas em Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) no inverno; C. Face adaxial de folhas no Sistema Agroflorestal (SAF) no verão; D. Face adaxial de folhas no Sistema Agroflorestal (SAF) no inverno. Legendas: CAD = cutícula na face adaxial; EAD= epiderme na face adaxial; EAB= epiderme na face abaxial; PP = parênquima paliçádico; PE= parênquima esponjoso.



Fonte: o autor.

O aspecto ecológico do espessamento da cutícula relaciona-se à redução da perda de água, principalmente, nas folhas expostas diretamente à radiação solar (Reed & Tukey, 1981). Segundo Larcher (2004), a maior circulação de ar aumenta a diferença entre a concentração de vapor d'água nas superfícies evaporantes e o conteúdo de vapor d'água da atmosfera, e conseqüentemente, aumenta a transpiração. No ecossistema de SAF, a circulação de ventos é maior do que na FS, uma vez que a floresta em regeneração tem maior cobertura de copa de árvores. Nesse contexto, apenas na estação do verão, onde as temperaturas são mais elevadas e a evapotranspiração mais acentuada, a espessura da cutícula da face adaxial de folhas no SAF desenvolveu-se

mais, possibilitando uma estratégia de redução da perda de água. No inverno, as variações abióticas não foram suficientes para promover modificações na espessura da cutícula.

De acordo com Dickison (2000), o aumento na espessura da epiderme na face adaxial, da parede celular e da cutícula, em condições de alta luminosidade, pode desempenhar importante papel na reflexão da luz solar, para manutenção dos níveis ótimos de temperatura foliar e, conseqüentemente para efetivação dos processos fisiológicos. Em plantas jovens de *I. paraguariensis* desenvolvidas sob três níveis de intensidade luminosa nas estações de primavera e verão, Fermino Jr. & Fockink (2017) não observaram diferenças significativas na espessura da cutícula da face adaxial e também na epiderme. Santos et al. (2010) descrevem aumento na espessura da cutícula e das células epidérmicas na face adaxial de folhas de *Guapira opposita* no período sazonal de primavera/verão com o aumento da intensidade luminosa. Entretanto, em estudos com a anatomia de folhas de *Ocimum gratissimum* sob diferentes níveis de luminosidade no período sazonal de primavera/verão, a espessura da epiderme nas faces adaxial e abaxial não apresentaram diferenças significativas em quatro níveis de luminosidade (Fernandes et al., 2014). No trabalho de Lemos et al. (2018) com folhas de *Eugenia luschnathiana* (O. Berg.) em clima equatorial na primavera (período chuvoso), a espessura da cutícula nas faces adaxial e abaxial foram significativamente maiores com condição de maior luminosidade.

As lâminas foliares de *I. paraguariensis* foram mais espessas em plantas no SAF em comparação com plantas na FS no verão (Tabela 6). O efeito da sazonalidade foi observado em folhas na FS, sendo mais espessas no inverno em comparação com o verão. O mesofilo foi influenciado pelo efeito da sazonalidade, sendo mais espesso no inverno em comparação ao verão em ambos os ecossistemas (SAF e FS).

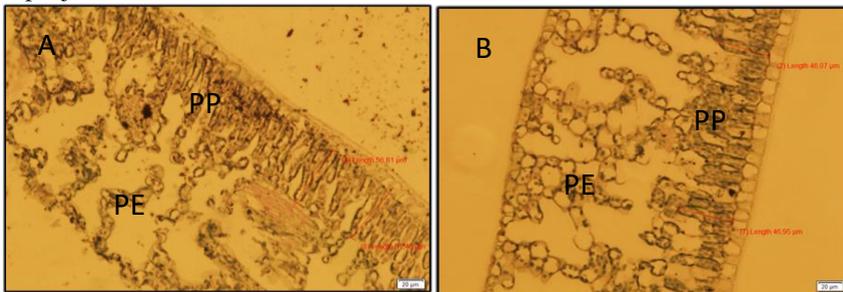
Tabela 5 – Espessuras dos tecidos do mesofilo de folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.

	LÂMINA FOLIAR		MESOFILO		PARÊNQUIM A PALIÇÁDICO		PARÊNQUIMA ESPONJOSO	
	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.
SA	294,	260,6	224,1	196,	74,0	72,1	153,0	150,3 aA
F	4 aA	aA	aA	1 bA	aA	aA	aA	
FS	277,	218,9	209,4	162,	44,5	54,9	139,7	149,8 aA
	7 aA	bB	aA	7 bA	aB	aB	aA	

Letras minúsculas diferentes na horizontal e letras maiúsculas diferentes na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

O parênquima paliçádico expressou efeito quando se compararam os ecossistemas, sendo mais espesso e com células mais colunares (Figura 6) em plantas no SAF do que em plantas na FS, tanto no inverno quanto no verão (Tabela 6). Não foram observadas diferenças significativas no parênquima paliçádico com relação ao efeito da sazonalidade. O parênquima esponjoso não apresentou diferença significativa com relação ao efeito da sazonalidade e com relação aos diferentes ecossistemas (SAF e FS).

Figura 6 – Secções transversais da lâmina foliar de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folha de indivíduos no Sistema Agroflorestal (SAF); B. Folha de indivíduos na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). Legenda: PP= parênquima paliçádico; PE= parênquima esponjoso.



Fonte: o autor.

Diversos trabalhos (Napp-Zinn, 1984; Mauseth, 1988; Syvertsen *et al.*, 1995; Lambers *et al.*, 1998; Dickison, 2000) têm mencionado que a maior exposição das folhas à luz eleva a espessura da lâmina foliar e do mesofilo. De acordo com Terashima *et al.* (2001), a alta capacidade fotossintética em folhas de sol é suportada pela construção de folhas espessas. Segundo De Lucia *et al.* (1996), as mesófitas com típicas folhas de sol, que utilizam a fotossíntese C3, apresentam múltiplas camadas de parênquima paliçádico. O maior espessamento da lâmina foliar está relacionado ao maior desenvolvimento do parênquima paliçádico (Raven *et al.*, 2000; Oguchi *et al.*, 2003; Taiz & Zeiger, 2004), o que é constatado quando comparadas folhas de sol e sombra da mesma espécie (Vieira, 1995; Cao, 2000; Rôças & Scarano, 2001), bem como em folhas de espécies de sol em relação às folhas de espécies de sombra (Bongers & Popma, 1988; Fermio Jr., 2002).

Para Terashima & Hikosaka (1995), a anatomia da folha é altamente especializada para a absorção de luz. Segundo Vogelmann *et al.* (1996), a forma colunar das células do parênquima paliçádico facilita a penetração de luz no parênquima esponjoso. As células em paliçada atuam como guias de luz, transmitindo-a através dos vacúolos tubiformes e dos espaços de ar intercelulares (Terashima *et al.*, 1984). Conforme diversos trabalhos, nas células do clorênquima, o vacúolo central em forma de tubo pressiona o protoplasto para a periferia, definindo o posicionamento dos cloroplastos. A localização dos cloroplastos paralela ou perpendicular à incidência da radiação luminosa pode maximizar a taxa fotossintética e reduzir a susceptibilidade à fotoinibição (Nishio *et al.*, 1993). O desenvolvimento do parênquima paliçádico em múltiplas camadas, com células longas, possibilita maior capacidade fotossintética (Oguchi *et al.*, 2003). Isso ocorre porque aumenta a superfície da membrana plasmática possibilitando proximidade de maior número de cloroplastos, levando a maior difusão de gás carbônico, pois esta é mais rápida na fase gasosa do que na líquida (Oguchi *et al.*, 2003). Em folhas de *I. paraguariensis* no presente estudo, o formato mais colunar e o maior comprimento das camadas celulares em paliçada em folhas no Sistema Agroflorestal, pode estar relacionado com a maior luminosidade incidente nesse ecossistema, em comparação com folhas na Floresta Ombrófila Mista secundária.

Em folhas de plantas jovens de *I. paraguariensis* o parênquima paliçádico foi mais desenvolvido em folhas expostas a maior luminosidade em viveiro, e o parênquima esponjoso não apresentou diferenças significativas (Fermio Jr. & Fockink, 2017), corroborando com o presente estudo. O expressivo aumento do parênquima paliçádico

e da espessura foliar, sob elevadas irradiâncias, indica grande habilidade na captura da luz, uma estratégia associada com a tolerância à sombra (Evans; Poorter, 2001), como visto em *I. paraguariensis*. De acordo com Lee *et al.* (1990), folhas de sombra são mais delgadas, com reduzido número de camadas paliçádicas e, proporcionalmente, com mais parênquima esponjoso. De Lucia *et al.* (1996) salientam que o significado funcional da maior proporção de parênquima esponjoso no mesofilo, em folhas de sombra, ainda não está esclarecido. Porém, os autores referem que os feixes de luz que entram colimados no mesofilo tornam-se difusos, por múltiplas reflexões, nos numerosos espaços intercelulares. Em *I. paraguariensis*, o efeito da luminosidade e da sazonalidade em diferentes ecossistemas não resultou em variações significativas no parênquima esponjoso.

Na anatomia de folhas de *Theobroma speciosum* em diferentes condições luminosas, o parênquima paliçádico e o mesofilo foram mais espessos em folhas de sol (Dardengo *et al.*, 2017). De maneira semelhante, o parênquima paliçádico em folhas de *Eugenia luschnathiana* foi mais espesso em folhas de sol quando comparados a folhas de sombra em ambas as estações seca e chuvosa (Lemos *et al.*, 2018). Entretanto, existe relato na literatura sobre o efeito da sazonalidade no espessamento do parênquima paliçádico em folhas de cultivares de café arábica, sendo o maior espessamento na estação chuvosa de verão em relação ao inverno seco (Queiroz-Voltan *et al.*, 2014). Nesse contexto, as respostas adaptativas do espessamento do parênquima paliçádico indicam uma relação complexa entre espécies em diferentes condições abióticas, bem como entre genótipos da mesma espécie, resultando num ajuste do metabolismo fotossintético.

5.2. PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

Os teores dos pigmentos fotossintéticos de folhas de *I. paraguariensis* apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre algumas comparações. As concentrações de clorofilas *a* não apresentaram diferenças significativas comparando folhas de indivíduos no Sistema Agroflorestal (SAF) e na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS), tanto no período sazonal de verão como no inverno (Tabela 7). Em folhas de indivíduos na FS, a concentração de clorofila *a* foi maior no inverno do que no verão.

Tabela 6 – Teores de clorofilas e carotenoides em folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária; Inv.=Inverno; Ver.= Verão.

	CLOROFIL A A (mg.cm ²)		CLOROFI LA B (mg.cm ²)		CLORO FILA TOTAL (mg.cm ²)		CAROTE NÓIDES (mg.cm ²)		Razão Clor.a /b	
	Inv.	Ver.	Inv.	Ver.	In v.	Ver .	Inv.	Ver.	I	V
									n	er
SAF	15,4 aA	13,9 aA	4,3 aB	4,0 aA	19, 7 aA	17,9 aA	3,0 aA	2,3 aA	3, 5	3, 5
FS	19,2 aA	13,5 bA	6,7 aA	4,3 bA	25, 9 aA	17,8 bA	3,8 aA	2,4 bA	2, 8	3, 1

Letras minúsculas diferentes na horizontal e letras maiúsculas diferentes na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste Tukey a 5%.

As concentrações de clorofila *b* foram maiores em folhas na FS e menores no SAF no período sazonal de inverno (Tabela 7), entretanto, no período de verão essas diferenças não foram significativas. Em folhas na FS, a concentração de clorofila *b* foi maior no inverno do que no verão.

Na análise das concentrações totais de clorofilas e carotenóides, o efeito de comparação entre os ecossistemas (SAF e FS) não apresentou diferenças significativas (Tabela 7), em ambos os períodos sazonais. Entretanto, as concentrações de clorofilas totais expressaram efeito da sazonalidade, com diferenças significativas, em folhas na FS, sendo o período de inverno com maior concentração do que o verão.

As clorofilas estão relacionadas com a eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, com seu crescimento e adaptabilidade aos diferentes ambientes (Jesus & Marengo, 2008). O teor de clorofilas nas folhas é indicativo da capacidade de assimilação de carbono em plantas, podendo também fornecer informações relevantes sobre variações do estado fisiológico das plantas em relação às estratégias de resposta para condições de estresse (Sims & Gamon, 2002).

Do ponto de vista ecofisiológico, folhas de sombra apresentam maior concentração de clorofila em relação às folhas de sol (Boardman, 1977). No presente estudo com *I. paraguariensis*, o efeito dos diferentes ecossistemas SAF e FS não expressou diferenças nas concentrações de clorofilas a, b e carotenoides, uma vez que as plantas nessas condições recebem luminosidades variáveis, o que não resultou num ajuste fisiológico. Entretanto, em folhas na FS, as quais recebem menor variação de luminosidade (mais sombreado), as concentrações de clorofilas a, b e carotenoides expressaram diferenças entre os períodos sazonais. No inverno, com menor radiação solar global ($304,9 \text{ cal cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$), menor precipitação anual (2,04 mm), menor evapotranspiração (2,17 mm) e menor temperatura média ($14,7 \text{ }^\circ\text{C}$) a síntese de clorofilas a, b e carotenoides em *I. paraguariensis* foi maior do que no período de verão, com parâmetros abióticos mais elevados. Nesse sentido, o aumento das concentrações dos pigmentos fotossintéticos demonstra uma aclimatação nessa espécie no sentido de aumentar a captura de luminosidade em condições de baixa disponibilidade.

Nas folhas de sol ocorre maior síntese de clorofila *a*, enquanto a clorofila *b* atua como pigmento acessório (Taiz & Zeiger, 2004), podendo converter-se em clorofila *a* e auxiliar na absorção de luz (Xu *et al.* 2001). Assim, em diferentes espécies, a razão clorofila *a/b* é reduzida quando associados à baixa incidência luminosa, como o registrado em *Passiflora alata* Curtis (Passifloraceae) (Freitas *et al.* 2012), *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns (Malvaceae) (Portes *et al.* 2010), *Joannesia princeps* Vellozo (Euphorbiaceae) (Silva 2010) e *Maytenus ilicifolia* Mart. ex Reissek (Celastraceae) (Boeger *et al.* 2009). No presente estudo com *I. paraguariensis*, também foram observados resultados semelhantes, sendo que as folhas no Sistema Agroflorestal (SAF), as quais recebem maior luminosidade, obtiveram as maiores razões clorofila *a/b* (3,5 e 3,5, no inverno e verão respectivamente) em relação as folhas na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) (2,8 e 3 ,1, no inverno e verão respectivamente). Resultados semelhantes também foram registrados com o efeito da sazonalidade em folhas na FS, com redução da razão clorofila *a/b* (2,8) no inverno, período com menor radiação solar global, em comparação ao verão (3,1). De acordo com Melo Junior *et al.* (2017), as espécies heliófitas apresentam a razão clorofila *a/b* superior a 3, enquanto as espécies ciófitas tem a razão ao redor de 1.

5.3. ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA

A plasticidade fenotípica em folhas de *I. paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina apresentou índices calculados para os parâmetros morfofisiológicos avaliados com ampla variação (Tabela 8). As concentrações de clorofilas totais a+b apresentaram o maior IP nesse estudo (0,64), enquanto a espessura da epiderme na face abaxial o menor IP (0,01). De modo semelhante, os teores de clorofilas a+b em folhas de *Ilex aquifolium* também indicaram alta plasticidade fenotípica dentre os parâmetros fisiológicos avaliados (Valladares et al., 2005).

Tabela 7 – Índice de plasticidade fenotípica (IP) em folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina nos ecossistemas de Sistema Agroflorestal (SAF) e na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) nos períodos sazonais de inverno e verão.

Parâmetros avaliados	IP
Clorofila Total	0,64
Comprimento do Poro Estomático	0,48
Densidade Estomática	0,45
Largura do Poro Estomático	0,41
Cutícula Adaxial	0,41
Parênquima Paliçádico	0,40
Clorofila B	0,40
Massa Fresca	0,40
Suculência Foliar	0,40
Carotenoides	0,39
Massa Seca	0,33
Clorofila A	0,30
Mesofilo	0,27
Lâmina Foliar	0,26
Cutícula Abaxial	0,18
Área Foliar	0,15
Epiderme Adaxial	0,11
Parênquima Esponjoso	0,09
Epiderme Abaxial	0,01

As características relacionadas aos estômatos (comprimento e largura do poro estomático e densidade) apresentaram os maiores índices de plasticidade dentre os parâmetros anatômicos avaliados. Nesse sentido, em *I. paraguariensis*, a capacidade de amplo ajuste na atividade fotossintética, suportado por altos IPs nos teores de clorofilas a+b e parâmetros estomáticos, fundamentam a plasticidade e manutenção das folhas em diferentes períodos sazonais e condições luminosas na Floresta Ombrófila Mista.

De modo geral, tanto os parâmetros anatômicos quanto os fisiológicos tiveram expressiva plasticidade fenotípica. No trabalho de análise do índice de plasticidade fenotípica de *Ilex aquifolium*, os parâmetros morfológicos tiveram maior plasticidade do que os parâmetros fisiológicos, típico de espécies tolerantes ao sombreamento (Valladares et al., 2005). Os resultados para os índices de plasticidade

fenotípica de folhas de *Tibouchina clavata* indicaram que os parâmetros morfológicos foram mais plásticos do que os anatômicos (Amorim; Melo Junior, 2017).

A capacidade de um genótipo em expressar a amplitude dos caracteres adaptativos em resposta às variações ambientais é conhecida como plasticidade fenotípica (Chambel et.al., 2005; Bradshaw, 2006). Espécies mais plásticas têm maior chance de sobreviver às condições contrastantes do ambiente, em virtude de sua capacidade de adaptações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (Valladares et.al., 2005). Dessa forma a plasticidade fenotípica representa a capacidade de um mesmo genótipo produzir diferentes fenótipos para que o organismo possa ajustar seu desenvolvimento, fisiologia e história de vida em resposta às características do ambiente (Sultan, 2000; Gratani, 2014).

5.4 RESPOSTAS ESPECTRAIS DE FOLHAS

A assinatura espectral de folhas de indivíduos de *Ilex paraguariensis* mostrou relativa similaridade quando a comparação foi entre os ecossistemas de Sistema Agroflorestal (SAF) e Floresta Ombrófila Mista secundária (FS), porém, quando a comparação foi entre os períodos sazonais de inverno e verão, as alterações tornaram-se bastante evidentes mostrando diferenças entre si. No período sazonal correspondente ao inverno, a porcentagem de reflectância das plantas foi menor, ficando entre 0,6 e 0,7%. No período correspondente ao verão a reflectância foi maior, ficando acima de 0,9%. Isso ocorre devido a maior tempo de exposição à radiação solar e principalmente intensidade de radiação, sendo no período de verão maior do que no inverno. Os resultados obtidos com a análise do espectroradiômetro fundamentam o efeito da espessura da cutícula de folhas na reflexão da luz em *I. paraguariensis*, uma vez que em plantas no SAF (expostas a maior incidência de luz solar) a cutícula adaxial foi mais espessa no verão do que no inverno. Gates et al. (1995), Gausmann et al. (1969) e Myers (1970) demonstraram em seus estudos a importância dos pigmentos foliares e do conteúdo interno (tecidos) na qual afetam as propriedades de reflectância e transmitância das folhas. A luz vermelha é absorvida pelos pigmentos verdes (clorofila), em tecidos fotossinteticamente ativos, e, portanto, a proporção refletida varia inversamente à quantidade de biomassa vegetal.

Os indivíduos plantados de erva-mate estão dentro de um sistema agroflorestal (SAF), com sombreamento parcial (variação de 290 a 1115 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de fótons) e na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS),

com população natural de erva-mate sob maior sombreamento (variação de 15 a 230 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ de fótons).

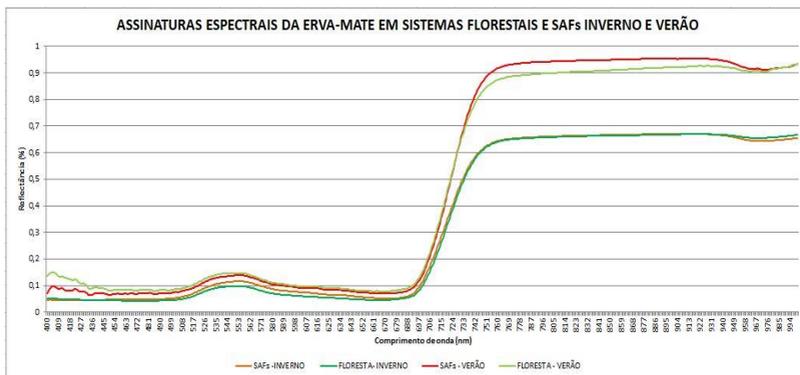
Tabela 8 – Média de precipitação pluviométrica, temperaturas, radiação solar e evapotranspiração, no período de análise das folhas de *Ilex paraguariensis*, na região do experimento.

ESTA ÇÃO DO ANO	PRECI PITAÇ ÃO (mm)	T. MED. (°C)	T. MA X. (°C)	T. MI N. (°C)	RADIAÇÃO O GLOBAL (cal cm-2 h- 1)/ dia	EVAPOTR ANSPI RAÇÃO (mm)
INVE RNO	2,04	14,7	20, 7	10, 8	304,9	2,17
VER ÃO	5,6	17,9	23, 8	13, 9	607,9	3,04

Fonte: dados obtidos a partir da Estação Meteorológica do Campus de Curitiba/UFSC, disponíveis <http://agriculturaconservacionista.ufsc.br/agrometeorologia/estacao-ufsccuritiba/>

A espectrorradiometria revela-se uma ferramenta que possibilita detectar a resposta espectral através do contato direto com o alvo e pode ser feita em laboratório, permitindo assim que se minimizem as interferências dos fatores ambientais presentes nas leituras de outros sensores. A partir de dados obtidos com a utilização dessa ferramenta, é possível obter diversas informações referentes a forma como a vegetação processa a radiação eletromagnética e de como se dá a distribuição dos diferentes tipos de vegetação, no estado fenológico, na estrutura do dossel, na carência de nutrientes e nas condições de estresse, entre outros fatores (Silva, 2012). A análise das folhas de erva-mate buscou detectar alguns desses dados relacionados com a variação de ambientes.

Figura 7 – Respostas espectrais de folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina nos ecossistemas de Sistema Agroflorestal (SAF) e na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) nos períodos sazonais de inverno (2017) e verão (2018).



A espectrorradiometria possibilita detectar a resposta espectral de alvos específicos, podendo ser feita em laboratório, permitindo assim minimizar as interferências dos fatores ambientais presentes nas leituras de outros sensores (Silva et al., 2012).

A interação entre a radiação eletromagnética e a estrutura celular da folha ocorre em função da composição, morfologia e estrutura interna. Dessa forma, as características geneticamente controladas, apresentarão diferenças no comportamento espectral entre grupos geneticamente distintos (Ponzoni, 2001). A quantidade de energia absorvida, transmitida ou refletida pelas folhas destaca Moreira (2011), pode diferir de uma espécie para outra, ou até mesmo, dentro da própria espécie, porque existem, dentre outros fatores, influência direta ou indireta das condições ambientais nessa interação.

No presente estudo com *Ilex paraguariensis*, verificou-se que esse padrão é acompanhado pela variação nos teores de pigmentos fotossintéticos. Geralmente os cloroplastos são mais abundantes na parte superior da folha, nas células paliçádicas o que explica a aparência verde mais escura da superfície superior da folha se comparada com a superfície inferior. Os pigmentos de clorofilas são os principais pigmentos vegetais absorvedores da luz azul e luz vermelha na região do visível 430 a 660 nm (Farabee, 1997). Ao observar as assinaturas espectrais na Figura 7, há uma diminuição de absorção de luz na região de 540 nm, justamente na porção verde do espectro eletromagnético.

Dessa forma percebe-se que as folhas verdes saudáveis pareçam verdes aos olhos humanos, pois há um pico de reflectância na porção verde se comparada com a porção azul (400 nm) e vermelha (600 nm) (Jensen, 2009).

De acordo com Datt (1998), em uma folha, a reflexão e a absorção de luz são influenciadas por dois processos: dispersão de luz como resultado da superfície de uma folha e estrutura celular interna, e absorção da energia radiante ditada pela bioquímica foliar.

A espectroscopia de reflectância difusa é uma técnica que busca quantificar a partir de uma luz incidente no alvo a reflectância emitida pelo objeto de estudo. É uma técnica não destrutiva e que não gera resíduos para o meio ambiente. Atualmente tem sido utilizada com sucesso para a determinação de deficiências nutricionais, estresse abiótico, e estimativa da biomassa das culturas (Tumbo, et al. 2002).

6 CONCLUSÃO

A erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hil) é uma espécie com significativo interesse econômico e cultural. Seu consumo na forma de chá, chimarrão ou tereré é comum em alguns países da América do Sul, como Paraguai, Uruguai, Argentina, Bolívia e Chile, incluindo ainda a região sul e centro oeste do Brasil. Passou também a ser de interesse da ciência, que busca conhecer melhor as características da espécie, otimizando sua produção em larga escala. A planta está presente na Floresta Ombrófila Mista, em especial em regiões onde também ocorrem a *Araucaria angustifolia*. Como possui importância econômica e representa fonte de renda para diversas famílias, seu cultivo se faz necessário seja ele em áreas abertas, expostas à pleno sol, ou em sistemas agroflorestais (SAF's) que buscam uma integração da floresta com a produção de determinadas culturas.

Diante da relevância econômica e ecológica da *Ilex paraguariensis*, essa pesquisa buscou conhecer e entender melhor as características anatômicas e fisiológicas foliares dessa espécie. As folhas analisadas foram retiradas de indivíduos em diferentes ambientes, sendo alguns da Floresta Ombrófila Mista secundária e outros de um Sistema Agroflorestal. As análises anatômicas consideraram além da diferença de ambientes, a variação sazonal. Através dessas mensurações foi possível chegar a importantes resultados.

A espécie *I. paraguariensis* é adaptada à Floresta Ombrófila Mista, apresentando folhas em todas as estações do ano, inclusive no inverno onde as temperaturas médias, a precipitação, a radiação solar e a evapotranspiração são menores do que no verão. Alterações na anatomia e fisiologia das folhas constituem aspectos decisivos na capacidade de aclimação das espécies expostas a diferentes condições de ambiente. Os resultados mostraram que a suculência foliar, a massa seca e fresca, o comprimento e largura do poro estomático, a espessura da cutícula adaxial, a espessura da lâmina foliar, a espessura do parênquima paliádico e a concentração de clorofila b tiveram variações significativas com relação às diferenças entre os ecossistemas. A massa seca, a densidade estomática, o comprimento e largura do poro estomático, a espessura da cutícula adaxial, a espessura da lâmina foliar, a espessura do mesofilo, a concentração de clorofilas a e b, e a concentração de carotenóides apresentaram diferenças significativas com relação à sazonalidade. O maior índice de plasticidade fenotípica foi obtido para as concentrações de clorofilas totais. As características relacionadas aos estômatos (comprimento e largura do poro estomático e

densidade) apresentaram os maiores índices de plasticidade dentre os parâmetros anatômicos avaliados. A assinatura espectral da reflectância demonstrou diferenças expressivas com relação à sazonalidade.

Em *I. paraguariensis* parâmetros estruturais e fisiológicos foliares sofrem variações significativas em diferentes ecossistemas e períodos sazonais na Floresta Ombrófila Mista, contribuindo para a aclimação da espécie. A plasticidade fenotípica desses parâmetros deve ter contribuído para a adaptação da espécie no processo evolutivo. Essa plasticidade observada poderá ser importante num cenário futuro, em decorrência de intensas mudanças climáticas globais, que podem alterar o ambiente natural da erva-mate, forçando a espécie a se adaptar a novas condições ambientais, seja com maior ou menor exposição à intensidade luminosa, seja com maior ou menos variação de características sazonais.

REFERÊNCIAS

ABDEL, Rahman Elfatih, AHMED, Fethi B. The application of remote sensing techniques to sugarcane (*Saccharum spp. hybrid*) production: a review of the literature. **International Journal Of Remote Sensing**. Bristol, Pa, Usa, p. 3753-3767. jul. 2008.

ACKERLY, D.D., DUDLEY, S.A., SULTAN, S.E., SCHMITT, J., COLEMAN, J.S., LINDER, C.R., SANDQUIST, D.R., GEBER, M.A., EVANS, A.S., DAWSON, T.E.; LECHOWICZ, M.J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. **BioScience** 50:979-995.

ALVARES, C.A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v.22, n.6, 2013.

ALVES, A.C.A. 2006. Efeito das diferentes intensidades luminosas na morfoanatomia foliar de duas espécies de plantas medicinais em consórcio com *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. (Aquifoliaceae). **Dissertação de Mestrado em Botânica**. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 61p.

AMASHITA, N.; KOIKE, N.; ISHIDA, A. 2002. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. **Plant Cell and Environment** 25(10): 1341-1356.

AMORIM, M. W. & J. C. F. de Melo Jr. Functional diversity of restinga shrub species on the coastal plain of southern Brazil. **International Journal of Development Research**. 2017; 7(6): 13189-13201.

ANDRADE, F.M., LINO, F.C., SIMÕES, L.L. **Diagnóstico da cadeia produtiva da (*Ilex paraguariensis* St. Hil)**. Erva mate. 1999.

ANDRADE, FABIANA MAIA DE. **Avaliação de biomassa, clorofila, cafeína e tanino em *Ilex paraguariensis* Saint-Hilaire, crescendo sob sombreamento e pleno sol**. Dissertação (Dissertação em Engenharia Florestal) – UFPR. Curitiba, 2004.

ANDRAE, F.H. **Ecologia florestal**. Santa Maria, Imprensa Universitária da UFSM, 1978. 230 p.

ANJOS SILVA, L. 2010. **Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da floresta atlântica**. Tese 120f. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

ANUÁRIO BRASILEIRO DA ERVA-MATE 1999. Santa Cruz do Sul: Gazeta Grupo de Comunicações, 1999.

ARAGÃO, D.S.; LUNZ, A.M.P.; OLIVEIRA, L.C.; RAPOSO, A.; FERMINO JUNIOR, P.C.P. Efeito do sombreamento na anatomia foliar de plantas jovens de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.). **Revista Árvore**, Viçosa, v.38, n.4, p.631-639, 2014.

ARAÚJO, G.G.L. Opções no uso de forrageiras arbustivo-arbóreas na alimentação animal no semi-árido do nordeste. in CARVALHO, M.M. et al. **Sistemas agroflorestais pecuários: opções de sustentabilidade para áreas tropicais e subtropicais**. Juiz de Fora: 2001. p. 111-137.

ASHIHARA, H.; SUZUKI, T. Distribution and biosynthesis of caffeine in plants. **Front Bioscience**, Califórnia, v. 9, n. 2, p. 1864-76, 2004.

ASHTON, P.M.S.; BERLYN, G.P. Leaf adaptations of some *Shorea* species to sun and shade. **New Phytologist**, Lancaster, v.121, n.3, p.587-596, 1992.

Atlas Climático da Região Sul do Brasil: Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Pelotas: Embrapa Clima Temperado e Colombo: Embrapa Flores. 2011. 336p.

BACKES, A., 2009. **Distribuição geográfica atual da Floresta com Araucária: condicionamento climático**. In FONSECA, C.R.; SOUZA, A.F.; LEAL-ZANCHET, A. M.; DUTRA, T.L.; BACKES, A.; GANADE, G. **Floresta com Araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável**. Ribeirão Preto. Editora Holos.

BALDO - Home page na Internet - **Indústria de Erva-mate**. Em: <http://www.baldo.com.br/53-baldo>.

BALIZA, D. P. et al. Trocas gasosas e características estruturais adaptativas de cafeeiros cultivados em diferentes níveis de radiação. **Coffee Science**. Lavras, v. 7, p. 250-258, 2012.

BALZON, D.R. SILVA, J. C. G. L. da; SANTOS, A. J. dos. Aspectos mercadológicos de produtos florestais não madeireiros - análise retrospectiva. **Revista Floresta**, v.34, n.3, p.363-371, 2004.

BARBOSA, J.S. Eletroquímica e carbono orgânico de um cambissolo húmico do planalto catarinense sob um sistema agroflorestal. **Scientia Agraria**, v. 17, n. 2, p. 49-56, 2017.

BATISTA, L. A. Anatomia foliar e potencial hídrico na tolerância de cultivares de café ao estresse hídrico. **Revista Ciência Agronômica**, v. 41, n. 03, p. 475-481, 2010.

BATTEY, N.H. 2000. Aspects of seasonality. **Journal of Experimental Botany** 51:1769-1780.

BAUER, M.E. **The role of remote sensing in determining the distribution:** yield of crops. Indiana: Laboratory for Applications of Remote Sensing, Purdue University, 1975. (LARS Technical Report 122075).

BAUER, NOEMI DE A.; **Melhoramento Genético da Erva-mate** (folheto). Faculdades Integradas de Santa Cruz do Sul, 1990.

BERRY, J.; BJORKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 31, p.491–543, 1980.

BJORKMAN, O. (1981). Responses to different quantum flux densities. In ANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B., ZEGLER, H. (eds.) **Encyclopedia of plant physiology**, Vol. 12.4. **Physiological plant ecology. I**, Responses to the physical environment. Springer-Verlag, Berlin, p. 57-107.

BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 355-377, 1977.

BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estágios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 26, n. 1, p. 61-72, 2003.

BOEGER, M.R.T., KAEHLER, M., MELO JÚNIOR, J.C.F., GOMES, M.Z., CHAVES, C.R.M.; SCHOLTTZ, E.S. 2006. Estrutura foliar de seis espécies de subosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. **Hoehnea** 33: 521-531.

BOEGER, M.R.T.; ESPÍNDOLA JÚNIOR, A.; MACARI JÚNIOR, A.; REISSMANN, C.B.; ALVES, A.C.A.; RICKLI F. L. 2009. Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. **Floresta** 31:215-225.

BOEGER, M.R.T.; GLUZEZAK, R.M. 2006. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia. Série Botânica* 61:73-82.

BOLHAR-NORDENKAMPF, H.R.; DRAXLER, G. 1993. Functional leaf anatomy. Pp. 91-112. In D.O. HALL; J.M.O. SCURLOCK; H.R. BOLHAR-NORDENKAMPF; R.C. LEEGOOD; S.P. LONG. **Photosynthesis and production in a changing environment**. London, Chapen e Hall. Bongers, F.; Popma, J. 1988. Is exposure -related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive ? In: Werger, M.J.A.; Aart, P.J.M.; During, H.J.; Verhoeven, J.T.A. *Plant form and vegetation structure*. Netherlands, SPB Academic publishing. pp. 191-200.

BORGES, M.G.E. 2009. Influência do ambiente construído no microclima urbano - estudo de caso no Campus da Universidade Federal de Santa Catarina-Florianópolis. **Dissertação de Mestrado em Arquitetura e Urbanismo**. Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis. 154p.

BOSABALIDIS, A. M.; KOFIDIS, G. Comparative effects of drought stress on leaf anatomy of two olive Cultivars. **Plant Science**. Davis, v. 163, p. 375-379, 2002.

BRADSHAW, A. D. Unravelling phenotypic plasticity: why should we bother? **New Phytologist**, Cambridge, v. 170, n. 4, p. 644-648, 2006. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01761.x.

BREMAN, H.; KESSLER, J.J. The potential benefits of agroforestry in the Sahel and other semi – arid regions. **European Journal of Agronomy**, v. 7, p. 25-33, 1997.

BRODRIBB, T. J.; FEILD, T. S.; JORDAN, G. J. J. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. **Plant Physiology**. Bethesda, v. 144, p. 1890-1898, 2007.

CAO, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting conditions in a Bornean heath Forest. **Canadian Journal of Botany** 78:1245-1253.

CARPANEZZI, A. A. Cultura da erva-mate no Brasil: conflitos e lacunas. In: **ERVAMATE: BIOLOGIA E CULTURA NO CONE SUL**. Porto Alegre: Ed. Universidade/UFRGS, 1995. p. 43-46.

CARTER, Gregory A. Primary and Secondary effects of the water content of the spectral reflectance of leaves. **American Journal of Botany**, v.74, n.7, p.916-924, 1993.

CARVALHO, P. E. R. **Espécies Florestais Brasileiras: Recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira**. Colombo- PR EMBRAPA/CNPQ, 1994. 640p.

CARVALHO, J.O.P. **Análise estrutural da regeneração natural em Floresta Tropical Densa na região do Tapajós no Estado do Pará**. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Paraná. Curitiba. 1982.

CARVALHO, P. E. R. Espécies florestais brasileiras: recomendações silviculturais, potencialidades e uso da madeira. **Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro Nacional de Pesquisas em Florestas**. Colombo: EMBRAPA - CNPF, Brasília: EMBRAPA - SPI, 1994. p. 280-287.

CARVALHO, P. E. R. **Influência da intensidade luminosa e do substrato no crescimento, no conteúdo de clorofila e na fotossíntese de *Cabralea canjerana* (Vell) Mart. subsp. canjerana, *Calophyllum brasiliense* Camb. e *Centrolobium robustum* (Vell) Mart. ex Benth., na fase juvenil**. Curitiba, 1996. 157 p. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Agrárias. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal.

CASSON, S.A.; HETHERINGTON, A.M. Environmental regulation of stomatal development. **Current Opinion in Plant Biology**, Saint Louis, v.13, n.1, p.90-95, 2010.

CHAMBEL, M. R.; CLIMENT, J.; ALÍA, R.; VALLADARES, F. Phenotypic plasticity: a useful framework for understanding adaptation in forest species. **Investigación Agraria: Sistemas Recursos Forestales**, Madrid, v. 14, p. 334-344, 2005.

CHAMBERS, J. Q. et al. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, v. 14, n. 4, supl. p. s72-s88, 2004. DOI: 10.1890/01-6012.

CHECHI, Leticia Andrea; SCHULTZ, Glauco. A produção de erva mate: um estudo da dinâmica produtivas nos Estados do Sul do Brasil. **Enciclopédia Biosfera, Goiânia**, v. 13, n. 23, p. 16-26, 2016.

CITADINI-ZANETTE, V.; PEREIRA, J.L.; JARENKOW, J.A.; KLEIN, A.S.; SANTOS, R. 2011. Estrutura da sinúsia herbácea em Floresta Ombrófila Mista no Parque Nacional de Aparados da Serra, sul do Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, 9: 56-63.

CLABBY, G.; OSBORNE, B. A. Irradiance and nitrate-dependent variation in growth and biomass allocation of *Mycelis muralis*. An analysis of its significance for a functional categorization of sun and shade plants. **New phytologist**, Cambridge, v. 135, p. 539-547, 1997.

CLIMATE DATA ORGANIZAÇÃO. **Gráfico climático de temperatura, tabela climática**- climate – data.org. Disponível online em: <https://pt.climate-date.org/location/28592>. Acesso em: 06 mar. 2017.

COELHO, G. C. Variabilidade morfológica e química da erva-mate. In: **CONGRESSO SUL AMERICANO DA ERVA-MATE**, 2; Reunião Técnica do cone Sul sobre a Cultura da erva-mate, 3., 2000. Encantado. Anais. Porto Alegre. UFRGS e FEPAGRO, 2000. p. 125-128.

COELHO, G.C.; RACHWAL, M.F.G.; SCHNORRENBERGER, E.; SCHENKEL, E.P. Efeito do sombreamento sobre a sobrevivência, morfologia e química da erva-mate. In: **CONGRESSO SUL AMERICANO DA ERVA-MATE**, 2; Reunião Técnica do cone Sul

sobre a Cultura da erva-mate, 3., 2000. Encantado. Anais ... Porto Alegre. UFRGS e FEPAGRO, 2000. p. 396-399.

CORDEIRO J.; RODRIGUES, W.A. 2007. Caracterização fitossociológica de um remanescente de floresta ombrófila mista em Guarapuava, PR. **Revista Árvore** **31**: 545-554.

COSTA, A.F. **Farmacognosia**. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 1982.

COSTA, S.G. A erva-mate. Curitiba: **Coleção Farol do Saber**. 1995, 132p.

CULTURA DA ERVA-MATE - Informações e Recomendações Sobre o Cultivo (folheto). EMATER/RS - Escritório Regional Auto Uruguai - Erechim.

CUNHA, C.R. **Agrobiodiversidade dos sistemas agroflorestais na Comunidade São Francisco na costa da terra nova em careiro da Várzea-AM**. 2017.

CUTTER, E.G. 1978. **Plant Anatomy**. Part 1: Cells and tissues. 2^a Ed. London, William Clowes & Sons, Limited. 315 p.

DA CROCE, D. M. **Cadeias produtivas de Santa Catarina: Erva-mate**. Florianópolis: Epagri, 2003. 41p.

DA SILVA, JOELMIR MARQUES; DE MELO, ELIUDE MARIA. Regeneração natural e sucessão ecológica de espécies arbóreas da Família Fabaceae Lindl., em dois Fragmentos de Floresta Urbana em Camaragibe, Pernambuco, Brasil. **Brazilian Geographical Journal: Geosciences and Humanities research medium**, v. 4, n. 2, p. 9, 2013.

DANIEL; O. **Erva-mate: sistema de produção e processamento industrial**. Dourados: Ed. da UFGD, 2009. 288 p.

DAUBENMIRE, R. **Plant communities: a textbook of plant synecology**. New York: Harper & Row, 1968. 300p.

DA CROCE, D. M. **Características físico-químicas de extratos de erva-mate** (*Ilex paraguariensis* St. Hil) no estado de Santa Catarina. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v. 12, n. 2, p. 107-113, 2002.

DE CASTRO, É.L.J.; ALVES, A.A.; DE CASTRO, E.M.; VIEIRA, C.V.; BARBOSA, J.P.R.A.D. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**: Viçosa – MG, v. 30, n. 1, p. 33-41, 2006.

DE FREITAS ENCINAS DARDENGO, Juliana et al. Análise da influência luminosa nos aspectos anatômicos de folhas de *Theobroma speciosum* WILLD EX SPRENG. (MALVACEAE). **Ciência Florestal**, v. 27, n. 3, 2017.

DE FREITAS, J.E.D. et al. Análise da influência luminosa nos aspectos anatômicos de folhas de *Theobroma speciosum*. willd ex spreng (MALVACEAE). **Ciência Florestal**, v. 27, n. 3, 2017.

DE GASPER, ANDRÉ LUÍS. **Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina**: espécies da Floresta Ombrófila Mista. Rodriguésia-Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, v. 64, n. 2, p. 201-210, 2013.

DE MALA E CUIA. **Mate**. Mayara Floss, criado em 2014 por De mala e cuja / By bag and baggage Blogger Theme by Sora Templates. <http://malacuiablogspot.com.br/2014/05/mate.html>. Acessado em 09/01/2018.

DE MELLO, MARIO ORMIRIO BANDEIRA et al. **Caracterização do agroecossistema erva mate**: fatores bióticos e abióticos e atributos físico-químicos de um latossolo vermelho distroférico típico. *Salão do Conhecimento*, v. 3, n. 3, 2017.

DELUCIA, E. H. et al. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. **Plant, Cell and Environment**, n. 19, p. 159-170, 1996.

Demmig-Adams, B. & Adams, W.W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant Science**, 1: 21-26.

DICKISON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.

DUBOIS, J.C.L. **Manual Agroflorestal para a Amazônia**. Rio de Janeiro: Rebraf, 1996. v. 1.

DUTRA, T.R.; GRAZZIOTTI, P.H.; SANTANA, R.C.; MASSAD, M.D. Desenvolvimento inicial de mudas de copaíba sob diferentes níveis de sombreamento e substratos. **Revista Ciência Agronômica**, v. 43, n. 2, p. 321-329, 2012.

EDWING, G.; REITZ, R. **Aquifoliáceas**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1967.

ELIAS, S. R. M. et al. Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil. (Solanaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, n.2, p.169-174, 2003.

ELLI, E.F.; CARON, B.O.; ELOY E., BEHLING, A.; SOUZA, V.Q.O.; SCHWERZ, F. 2016. Productive, morphological and qualitative characteristics of sugarcane in the understory tree species in agroforestry systems. **African Journal of Agricultural Research**, 11: 1576-1584.

EMATER-RS. Associação riograndense de empreendimentos de assistência técnica e extensão rural. **Diagnóstico do setor ervateiro da região do planalto médio do RS**. 1999. 28 p. Não publicado.

EMBRAPA. Solos do Estado de Santa Catarina. **Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento**. N.46. Rio de Janeiro, 2004, 745p.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A.J. 2006. **Nutrição mineral de plantas: princípios e perspectivas**. Editora Planta, Londrina. 403p.

ESAU, K. 1974. **Anatomia das Plantas com Sementes**. São Paulo, Ed. Edgard Blücher Ltda. 293p.

ESAU, K. 2013. **Anatomia das Plantas de Esau**. 3ª Ed. São Paulo: Blücher Ltda.

ESPOSITO-POLESI, PIMENTEL et al. Anatomia ecológica da folha de *Eugenia glazioviana* Kiaersk (Myrtaceae). **Revista Árvore**. v. 35, n.2, 2011.

EVANS, J.R. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist** 143:93-104.

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

EVERT, R.F. 2006. **Esau's plant anatomy: meristems, cells and tissues of plant body: their structure, function and development**. John Wiley & Sons, New Jersey. 176p.

FAGUNDES, G.C.P. **Cevando Mate**. 6o ed. Porto Alegre, Querência, 1983. 135 p.

FAHN, A. 1978, **Anatomia Vegetal**. Madrid, H. Blume Ediciones. 643p.

FAHN, A. Secretory tissues in plants. **Academic Press**, London, 1979.

FAHN, A.; CUTLER, D.F. 1992. **Xerophytes**. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 176p.

FAHN, B., CUTLER, D.F. (1992). Xerophytes. Handbuch Der Pflanzenanatomie Encycloperia of Plant Anatomy Traité D'Anatoie Vegetale. **Borntraeger**: Berlin.

FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. 2005. Alternative height strategies among 45 dicot rain forest species from tropical Queensland, Australia. **Journal of Ecology** 93: 521-535.

FARABEE, M. J. **Photosynthesis**.
<http://gened.emc.maricopa.edu/bio/bio181/BIOBK/BiobookPS.html>.
 1997.

FAVARIN, J.L.; DOURADO NETO, D.; GARCÍA, A.G.; NOVA, N.A.V.; FAVARIN, M.G.G.V. Equações para a estimativa do índice de

área foliar do cafeeiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 6, p. 769-773, 2002.

FERMINO JUNIOR, P.C.P. **Anatomia ecológica comparada de folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) na vegetação de restinga e na Floresta Ombrófila Densa**. 2004.

FERMINO JUNIOR, P.C.P. **Densidade estomática e outras características morfométricas em quatro espécies arbóreas de diferentes estádios sucessionais da Floresta Atlântica**. Trabalho de conclusão de curso de graduação em Ciências Biológicas, Florianópolis, UFSC, 44p. 2002.

FERMINO JUNIOR, P.C.P.; FOCKINK, G.D., 2017. **Anatomia foliar de plantas jovens de erva-mate** (*Ilex paraguariensis* A.St-Hill.) sob diferentes níveis de sombreamento. *Scientia Agraria Paranaensis*, v. 16, n. 3, p. 335-341.

FERNANDES V.F., BEZERRA L.A., MIELKE M.S., SILVA D.C.; COSTA L.C.B. (2014) Anatomia e ultraestrutura foliar de *Ocimum gratissimum* sob diferentes níveis de radiação luminosa. **Ciência Rural**, 44:1037-1042.

FERNÁNDEZ-QUINTANILLA, C.; GARCIA TORRES, L. **Ecología de las malas hierbas**. In GARCIA TORRES, L.; FERNÁNDEZ-QUINTANILLA, C. *Fundamento sobre malas hierbas y herbicidas*. Madrid: Mundi-Prensa, 1991. 348p.

FERREIRA FILHO, J.C. *Cultura e preparo da erva mate*. Rio de Janeiro: **Serviço de Informação Agrícola**, 1948. 53p.

FERREIRA, F.A.; MILANI, D. **Diagnose visual e controle das doenças abióticas e bióticas do eucalipto no Brasil**. Mogi Guaçu: International Pape, 2002, 98p.

FINI, A.; FERRINI, F.; FRANGI, P.; AMOROSO, G.; GIORDANO, C. 2010. Growth, leaf gas exchange and leaf anatomy of three ornamental shrubs grown under different light intensities. **European Journal of Horticultural Science**, 75:111-117.

FLEXAS, J.; LORETO, F.; MEDRANO, H. 2012. Terrestrial photosynthesis in a changing environment: a molecular, physiological, and ecological approach. **United Kingdom, Cambridge University Press**. 728p.

FLOSS, P. A.; BOHNER, J. A. M.; DITTRICH, R. C. Estudo da longevidade foliar na erva-mate (*Ilex paraguariensis* St Hil). In: **CONGRESSO SUL-AMERICANO DA ERVA-MATE**, 2; Reunião Técnica do cone Sul sobre a Cultura da erva-mate, 3., 2000. Encantado. Anais ... Porto Alegre. UFRGS e FEPAGRO, 2000. p. 133-136.

FLOSS, P.A. **Variações genéticas entre populações naturais de *Ilex paraguariensis* St.Hil. (erva-mate) avaliados em Chapecó, SC e Três Barras, SC**. Piracicaba, 1994. 94p. Dissertação (Mestrado em Engenharia Florestal) – USP, 1994.

FRANCO, A.M.S.; DILLENBURG, L.R. Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze em resposta ao sombreamento. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p. 135-144, 2007.

GALVÃO, F. **Variação sazonal da fotossíntese líquida e respiração de *Cabralea canjerana* (Vell.) Mart., *Ilex paraguariensis* St. Hil. e *Podocarpus lambertii* Kl. Em função da intensidade luminosa e temperatura**. Curitiba, 1986. 116 p. Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Agrárias. Curso de Pós-Graduação em Engenharia Florestal.

GAMA, T.C.P. da, et al. **Anatomia foliar, fisiologia e produtividade de cafeeiros em diferentes níveis de adubação**. 2017.

GANDOLFI, S. **Estudo florístico e fitossociológico de uma floresta residual na área do Aeroporto Internacional de São Paulo, município de Guarulhos, SP**. Campinas, 1991. 232f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) - Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1991.

GAPLAN. **Atlas de Santa Catarina**. Rio de Janeiro: Gabinete de Planejamento e Coordenação Geral, 1986, 173p.

GATES, D.M., KEEGAN, H.J., SCHLETER, J.C. & WEIDNER, V.R. 1969 **Spectral properties of plants**. Applied Optics 4:11-20.

GAUSMAN, H.W., W.A. Allen, and R. **Cardenas**. 1969a. Reflectance of cotton leaves and their structure. Remote Sens. Environ. 1:19–22.

GIVNISH, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: MEDINA, E.; MOONEY, H.A.; VASQUES YANES, C. (Ed.). **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Hague: W. Junk. p. 51-84.

GIVNISH, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a wholeplant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** 15: 63-92.

GLIESSMANN, S, R. **Agroecologia**: processos ecológicos em agricultura sustentável. Porto Alegre: EDURGS/ UFRGS, 2000. 653 p.

GLOVER, B.J. Differentiation in plant epidermal cells. **Journal of Experimental Botany**, v.51, p.497-505, 2000.

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

GOBBO-NETO, L.; LOPES, N. P. Plantas medicinais: fatores de influência no conteúdo de metabólitos secundários. **Química Nova**, São Paulo, v. 30, n. 2, 2007.

GÓMEZ POMPA, A.; VÁSQUEZ-YANEZ, C. **Successional studies of a rain forest in Mexico**. In WEST, D.C.; SHUGART, H.H.; BOTKIN, D.B. Forest succession: concepts and application. Springer-Verlag Press: New York. 1981. Pp. 247-266.

GOULET, F.; BELLEFLEUR, P. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession. **Canadian Journal of Forest Research**, Ottawa, v.16, n.6, p.1192-1195, 1986.

- GRAHAM, J. H.; FREEMAN, D. C.; EMLLEN, J. M. 1993
Antisymmetry, directional asymmetry, and chaotic morphogenesis.
Genetica 89, 121–137.
- GRATANI, L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany** 313:1-17.
- GRISI, F. A. Avaliações anatômicas foliares em mudas de café ‘Catuaí’ e ‘Siriema’ submetidas ao estresse hídrico. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 32, n. 06, p. 1730-1736, 2008.
- GUGLIUCCI, A. **Antioxidant effects of *Ilex paraguariensis***: induction of decreased oxidability of human LDL in vivo. Biochemical and Biophysical Research Communications, New York, v. 224, p. 338-344, 1996.
- HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, L. The effects of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in Acer species differing in light demand. **Plant Cell and Environment**, v. 25, n. 8, p. 1021-1030, 2002.
- HETHERINGTON, A. M.; WOODWARD, F. I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, v. 424, n. 6951, p. 901, 2003.
- HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. **Plant, Cell & Environment**, v. 18, n. 6, p. 605-618, 1995.
- HINSBERG, A. V.; TIENDEREN, P. V. Variation in growth form in relation to spectral light quality (red/far-red ratio) in *Plantago lanceolata* L. in sun and shade populations. **Oecologia**, Berlin, v. 111, p. 452-459, 1997.
- HLWATIKA, C. N. M.; BHAT, R. B. An Ecological Interpretation of the Difference in Leaf Anatomy and its Plasticity in Contrasting Tree Species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. **Annals of Botany**, London, v. 89, p. 109-114, 2002.

INFO ESCOLA. **Mapa Político de Santa Catarina**. Onde consta o mapa político de Santa Catarina, com todos os municípios, por Lucas Martins. Fonte do mapa: IBGE.

<https://www.infoescola.com/mapas/mapa-politico-de-santa-catarina>. Acessado em 09/01/2018.

INOUE, M.T. Bases ecofisiológicas para a silvicultura de espécies nativas. In: **A silvicultura de espécies nativas**. Curitiba: FUPEF, 1983. p.1-18.

IZAC, A.M.N.; SANCHEZ, P.A. Towards a natural resource management paradigm for international agriculture: the example of agroforestry research. **Agricultural Systems**, v. 69. p. 5-25. 2001.

JACKSON, L.W.R. 1967. Relation of leaf structure to shade tolerance of dicotyledonous tree species. **Forest Science** 13(3): 321-323.

Jensen, J.R. Sensoriamento Remoto do Ambiente: uma perspectiva em recursos terrestres. 2ª ed. São José dos Campos, SP: Parêntese, 2009. 672 p.

JUSTO, C.F. Leaf anatomical plasticity of *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 1, p. 112-123, 2005.

JUSTO, C.F.; SOARES, A.M.; GAVILANES, M.L.; CASTRO, E.M. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). *Acta Botanica Brasilica*, Belo Horizonte, v.19, n.1, p.111-123, 2005.

KARAS, A.C. **Auto-ecologia da erva mate**. Curitiba: UFPR, 1982. 120p.

KASPARY, R. **Efeitos de diferentes graus de sombreamento sobre o desenvolvimento de plantas jovens de erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.)**. 1985. 54f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1985.

KLAUBERG, C.; PALUDO, G.F.; BORTOLUZZI, R.L.C.; MANTOVANI, A. 2010. Florística e estrutura de um fragmento de Floresta ombrófila mista no Planalto Catarinense. **Biotemas** 23: 35-47.

- KLEIN, R. M. **Árvores nativas da Ilha de Santa Catarina**. Insula, Florianópolis. n. 3, 1969, p. 3-93.
- KLEIN, R.M. 1960. O aspecto dinâmico do pinheiro brasileiro. **Sellowia** 12: 17-44.
- KLEIN, R.M. **Mapa Fitogeográfico do Estado de Santa Catarina**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1978.
- KLICH, M.R. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany** 44: 171-183.
- KLUGE, M.; TING, I.P. **Crassulacean Acid Metabolism: Analysis of an Ecological Adaptation**. Berlin, Springer- Verlag, 1978.
- KNECHT, G.N.; O'LEARY, J. W. The effect of light intensity on stomate number and density of *Phaseolus vulgaris* L. leaves. **Botanical Gazette**, Chicago, v. 133, n. 2, p. 132-134, 1972.
- KOZUKA, T., KONG, S-G., DOI, M., SHIMAZAKI, K-O.; NAGATANI, A. 2011. Tissue-autonomous promotion of palisade cell development by phototropin 2 in Arabidopsis. **Plant Cell** 23:3684-3695.
- KRAMER, P.J.; KOZLOWSKI, T.T. **Fisiologia da árvore**. Fundação Calouste Gulbenkian. Lisboa, 1979. 745 p.
- LAMBERS, H.; CHAPIN III, F. S.; PONS, T. L. **Plant Physiological Ecology**. New York: Spring-Verlag. 1998.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. Barcelona, Omega, 1977. 305 p.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Editora Pedagógica Universitária Ltda. São Paulo. 1986. 319 p.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima, 2004. 531p.
- LEE, D.W.; OBERBAUER, S.F.; BASKARAN, K.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S.K. **Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian Hopea species**. **Oecologia**, New York, v. 110, p.1-9, 1990.

- LEI, T.T. LECHOWICZ, M.J. 1998. Diverse responses of maple saplings to forest light regimes. **Annals of Botany** 82: 9-19.
- LEITE, P.F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do Sul do Brasil. **Ciência&Ambiente** 24: 75-92.
- LEITE, P.F., KLEIN, R.M. 1990. **Geografia do Brasil – Volume 2 – Região**. Rio de Janeiro. IBGE.
- LENHARD, N.R.; PAIVA NETO, V.B.; SCALON, S.P.; ALVARENGA, A.A. 2013. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, 43:178-186.
- LEWIS, M. C. The physiological significance of variation in leaf structure. **Science Progress**, Northwood, v. 60, p. 25-51, 1972.
- LI, Q.; DENG, M.; XIONG, Y.; COOMBES, A.; ZHAO, W. 2014. Morphological and Photosynthetic Response to High and Low Irradiance of *Aeschynanthus longicaulis*. **Scientific World Journal** 347461: 1-8.
- LINGNER, D.V.; OLIVEIRA, Y.M.M.D.; ROSOT, N.C.; DLUGOSZ, F.L. 2007. Caracterização da estrutura e da dinâmica de um remanescente de floresta de araucária no Planalto Catarinense. **Pesquisa Florestal Brasileira** 55: 55-66.
- LINHARES, T. **História Econômica do Mate**. Coleção Documentos Brasileiros. Livraria José Olympio Editora. Rio de Janeiro, 1969. 522 p.
- LORENZI, H. **Árvores Brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil, vol. 1. 6. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2014.
- LÜTTGE, U. **Physiological Ecology of Tropical Plants**. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 1997. Germany. 384 p.
- MACCARI JR, A., et al. **Indústria ervateira no estado do paraná – Fornecimento de matéria-prima**. Revista Acadêmica: Ciência Animal, v. 4, n. 1, 2017.

MACHADO, E. L. M. Flutuações temporais nos padrões de distribuição diamétrica da comunidade arbóreo-arbustivo e de 15 populações em um fragmento florestal. **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 34, n. 4, p. 723-732, 2010.

MACCARI JUNIOR, A.; MAZUCHOWSKI, J. Z. **Produtos alternativos e desenvolvimento da tecnologia industrial na cadeia produtiva da erva-mate**. Curitiba: Câmara Setorial da Cadeia Produtiva da Erva-Mate; MCT; CNPq; Projeto PADCT Erva-Mate, 2000. 176 p.

MACHADO, Mireille Paula. Ambiental - **Séries temporais do modis em pastagens cultivadas do cerrado**: comparação com dados espectrorradiométricos de campo. 2014.

MÄHLER JUNIOR, J.K.F.; LARocca J.F. 2009. **Fitofisionomias, desmatamento e fragmentação da Floresta com Araucária**. In FONSECA, C.R.; SOUZA, A.F.; LEAL-ZANCHET, A. M.; DUTRA, T.L.; BACKES, A.; GANADE, G. Floresta com Araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável. Ribeirão Preto. Editora Holos.

MANTOVANI, A. A method to improve leaf succulence quantification. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.42, n.1, 1999.

MARENCO, Ricardo Antonio; JESUS, Simone Verdes de. **O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas**. 2008.

MARQUES, A.C.; MATTOS, A. G.; BONA, L. C.; REIS, M. S. dos. Florestas nacionais e o desenvolvimento de pesquisas: o manejo da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) na Flora de Três Barras/ SC. **Biodiversidade Brasileira**, Brasília, DF, v. 2, n. 2, p. 4-17, 2012.

MARQUES, A.R., GARCIA, Q.S.; FERNANDES, G.W. 1999. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim Botânico da Universidade São Paulo** 18:21-27.

MARQUES, A.R.; GARCIA, Q. S.; REZENDE, J. L. P.; FERNANDES, G. W. Variations in leaf characteristics of two *Miconia*

in the Brazilian cerrado under different light intensities. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 41, n. 1, p. 47-60, 2000.

MARQUES, M.C.M.; ROPER, J.J.; SALVALAGGIO, A.P.B. 2004. Phenological patterns among plant life-forms in a subtropical forest in southern Brazil. **Plant Ecology** 173(2): 203-213.

MASS, P.J.M.; WESTRA, L. Y. TH. **Neotropical plant families**. 2. ed. Germany: Koeltz Scientific Books: 1998.

MATTOS, A.G. et al. **Caracterização das práticas de manejo e das populações de erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. Sant. Hil) nativa em exploração no planalto norte catarinense**. 2011.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**: The benjamin/cummings publishing company, Inc., 1988.

MAZZAFERA, P. Caffeine, theobromine and theophylline distribution in *Ilex paraguariensis*. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v. 62, n. 2, p. 149-151, 1994.

MAZUCHOWSKI, J.Z. **Influência de níveis de sombreamento e de nitrogênio na produção de massa foliar da erva-mate *Ilex Paraguariensis* St. Hil**. Dissertação Curso de Pós-Graduação do Departamento de Solos e Engenharia Agrícola do Setor de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Paraná. 2004.

MAZUCHOWSKI, J.Z. **Manual da erva mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.)**. Curitiba: EMATER-PR, 1991. 104p.

McCAIN, D.C.; CROXDALE, J.; MARKLEY, J.L. 1988. Water is allocated differently to chloroplasts in sun and shade leaves. **Plant Physiology** 86: 16-18.

MEDRI, M. E.; LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Müell. Arg. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 10, n. 3, p. 463-493, 1980.

MELO JÚNIOR, J. C. F. de; M. Matilde-Silva; M. W. Amorim & E. G. R. Tussolini. Adaptações estruturais de sete espécies ciófitas arbustivas de floresta ombrófila densa. **Hoehnea**. 2017; 44(2): 193-201.

MELO JÚNIOR, J.C.F. et al. Structural adaptations of seven shade shrubs in species of Tropical Rain Forest. **Hoehnea**, v. 44, n. 2, p. 193-201, 2017.

MELO JÚNIOR, J.C.F.; BOEGER, M.R.T. 2015. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, Estado de Santa Catarina, Brasil. **Hoehnea** 42:207-232. 2016. Leaf traits and plastic potential of plant species in a lightedaphic gradient from a restinga in southern Brazil. **Acta Biológica**. Colombiana 21:51-62.

MENDES, M.M. DE S., LACERDA, C.F. DE, CAVALCANTE, A.C.R., FERNANDES F.É.P.; OLIVEIRA. T.S. DE. 2013. Desenvolvimento do milho sob influência de árvores de pau branco em sistema agrossilvipastoril. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 48:1342-1350.

MENEZES, P.R.; NETO, J.S.M (orgs). **Sensoriamento Remoto: reflectância dos alvos naturais**. Editora Universidade de Brasília. Brasília, DF, 2001. 262p

MEYER, B.S.; ANDERSON, B.D.; BOHNING, R.H. **Introdução a fisiologia vegetal**. Lisboa, Fund. Calouste Gulbenkian, 1970. 564 p.

MILANEZE-GUTIERRE, M. A.; MELLO, J. C. P.; DELAPORTE, R. H. Efeitos da intensidade luminosa sobre a morfo-anatomia foliar de *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. (Verbenaceae) e sua importância no controle de qualidade da droga vegetal. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, São Paulo, v. 13, n. 1, p. 23-33, 2003.

MILLANI, A. A.; ROSSATTO, D. R.; RUBIN-FILHO, C. J.; KOLB, R. M. Análise de crescimento e anatomia foliar da planta medicinal *Ageratum conyzoides* L. (Asteraceae) cultivada em diferentes substratos. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, Botucatu, v. 12, n. 2, p. 127-134, abr/jun. 2010.

MIRANDA LAP; VITÓRIA AP; FUNCH LS. Leaf phenology and water potential of five arboreal species in gallery and montane forests in the Chapada Diamantina; Bahia; Brazil. **Environmental and Experimental Botany**, v. 70, n. 2-3, p. 143-150, 2011.

MOLLER, A. P.; SWADDLE, J. P. 1997 **Asymmetry, developmental stability and evolution**. Oxford University Press. (In the press.).

MORAES, A.C.S. Fenodinâmica e Caracteres Morfofuncionais em Espécies de Myrtaceae da Chapada Diamantina, BR. **Tese (doutorado)** Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, 2015.

MORAES, L.; SANTOS, R.K.; WISSER, T.Z.; KRUPPEK, R.A. Avaliação da área foliar a partir de medidas lineares simples de cinco espécies vegetais sob diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 11, n. 4, p. 381-387, 2013.

MOREIRA, M. A. **Fundamentos do sensoriamento remoto e metodologias de aplicação**. São José dos Campos: Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, 2001. 250p.

MYERS, V.I.; HEILMAN, M.D., LYON, R.J.P., Namken, N.L., Simonett, D., Thomas, J.R., et al. (1970). **Relações solo, água e plantas**. No Comitê de Sensoriamento Remoto para Fins Agropecuários (Ed.), Controle remoto de detecção com especial referência para agricultura e silvicultura. Washington: Academia Nacional de Ciências.

NAPPAZINN, K. **Handbuch der pflanzenanatomie**. Anatomie des Blattes, 2. Blattanatomie der Angiospermen. Experimentelle und ökologische anatomie des angiospermenblattes. Germany: Gbdr. Borntraeger, 1984.

NARCIZO, G. R. **Densidade estomática e porosidade foliar de vinte espécies lenhosas encontradas no cerrado**. 2002.

NARVAES, I.S.; BRENA, D.A.; LONGHI, S.J. Estrutura da regeneração em floresta ombrófila mista na floresta nacional de São Francisco de Paula, RS. **Ciência Florestal**, v. 15, n. 4, p. 331-342. 2005.

NASCIMENTO, A. R. T.; LONGHI, S. J.; BRENA, D. A. Estrutura e padrões de distribuição espacial de espécies arbóreas em uma amostra de Floresta Ombrófila Mista em Nova Prata, RS. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 11, n. 1, p. 105-119, 2001.

NASCIMENTO, E. A. do et al. Alterações morfofisiológicas em folhas de cafeeiro (*Coffea arabica* L.) consorciado com seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 36, n. 3, p. 852-857, maio/jun. 2006.

NERY, F.C.; PRUDENTE, D. O.; ALVARENGA, A.A.; PAIVA, R.; NERY, M.C. 2016. Desenvolvimento de mudas de guanandi (*Calophyllum brasiliensis* Cambess.) sob diferentes condições de sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências** 14:187-192.

NIETSCHKE, K. **Caracterização da qualidade da erva-mate cancheada**. 89 f. Dissertação (Mestrado em Tecnologia Química) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2002.

NIINEMETS, Ü.; BILGER, W.; KULL, O.; TENHUNEN, J.D. 1998. Acclimation to high irradiance in temperate deciduous trees in the field: changes in xanthophyll cycle pool size and in photosynthetic capacity along a canopy light gradient. **Plant, Cell & Environment**, 21:1205-1218.

NISHIO, J.N.; SUN, J.; VOGELMANN, T.C. 1993. Carbon fixation gradients across spinach leaves do not follow internal light gradients. *The Plant Cell*, 5: 953-961.

NOVELLI, D.S.; ARAUJO NETO, S.E.; FERMINO JUNIOR, P.C.P.; DAMASCENO, R.G.; SILVA, I.F. Morfoanatomia foliar de cupuaçuzeiros estabelecidos por diferentes métodos de propagação e sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v.37, n.4, p.934-942, 2015.

NOVO, E. M. L.M. **Sensoriamento Remoto: princípios e aplicações**. São Paulo: Blucher, 4 ed. 2010.

NULTSCH, W. 2000. **Botânica Geral**. 10ª Ed. Porto Alegre, Artmed editora. 489p.

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

OLIVEIRA, Y.M.M.; ROTTA, E. Área de distribuição natural de erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil). In: **Seminário sobre atualidades e perspectivas florestais, 10., Silvicultura da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hill)**, 1983, Curitiba. Anais. Curitiba: EMBRAPA – Centro Nacional de Pesquisa de Florestas, Documentos, 15, 1985, p. 17-36.

OLIVEIRA, Y. M. M.; ROTTA, E. Área de Distribuição natural da erva-mate. In: SEMINÁRIO SOBRE ATUALIDADES E PERSPECTIVAS FLORESTAIS, 10., 1983, Curitiba. **Anais...** Curitiba: EMBRAPA/CNPFFlorestas, 1985. p.17-36.1985.

OLIVER, C.D.; LARSON, B.C. **Forest Stand Dynamics John Wiley e Sons Inc**, 1996, New York. 520 p.

PACHECO, F. V. et al. Crescimento inicial de *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex. Benth. (FABACEAE) e *Chorisia speciosa* A.St.-Hil (MALVACEAE) sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 37, n. 5, p. 945-953, 2013.

PAIVA, E. A. S.; ISAIAS, R. M. S.; VALE, F. H. A.; UEIROZ, C. G. S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. Purpurea Boom (Commelinaceae) Leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 46, n. 4, p. 617-624, Dec. 2003.

PAIVA, R.; OLIVEIRA, L.M. **Fisiologia e produção vegetal**. Lavras, MG: UFLA, 2014. 119p.

PALUDO, G. F.; MANTOVANI, A.; REIS, M. S. Regeneração de uma população natural de *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae). **Revista Árvore**, Viçosa, MG, v. 35, n. 5, p. 1107-1119, 2011.

PASSOS, C.A.M.; COUTO, L. Sistemas agroflorestais potenciais para o Estado do Mato Grosso do Sul. In: **Seminário sobre sistemas florestais para o Mato Grosso do Sul**, 1., 1997, Dourados. **Resumos ...** Dourados: Embrapa-CPAO, 1997. p. 16-22. (Embrapa-CPAO. Documentos, 10).

PEAT, H. J.; FITTER, A. H. A comparative study of the distribution and density of stomata in the British flora. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 52, p. 377-393, 1994.

- PEDROSO, S.G.; VARELA, V. P. Efeito do sombreamento no crescimento de mudas de sumauma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn). **Revista Brasileira de Sementes**, v. 17, n.1, p.47- 51, 1995.
- PENTEADO, S.R.C., IEDE, E.T., LEITE, M.S.P. Pragas da erva-mate: perspectivas de controle. In: **Congresso sul-americano da erva-mate**. Reunião técnica da erva-mate. Anais... Ed. UFRGS, Porto Alegre, 2000.
- PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DÍAZ, S.; GARNIER, E. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. **Australian Journal of Botany** v. 61, p. 137-234.
- PILAU, J.; ELLI, E.F.; NARDINO, M.; KORCELSKI, C.; SCHMIDT, D.; CARON, B.O. 2015. Desenvolvimento e qualidade do azevém no sub-bosque de angico-vermelho em sistema silvipastoril. **Comunicata Scientiae**, 6: 437-444.
- PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 62, n. 3, p. 869-882, 2011.
- POLETTO, I. et al. Influência da inoculação de *Fusarium spp.* e níveis de sombreamento no crescimento e desenvolvimento da erva-mate. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 20, n. 3, p. 513-521 jul./set. 2010.
- POORTER, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology** 13: 396-410.
- POORTER, L.; KITAJIMA, K. Carbohydrate storage and light requerimentos of tropical moistand dry forestry tree species. **Ecology**, v. 88, p. 1000-1011, 2007.
- POPMA, J.; BONGERS, J.; WERGER, M. Gap-dependence and leaf characteristics of trees in a tropical lowland rain forest in Mexico. **Oikos** 63: 207-214, 1992.
- PORTES, M. T., DAMINELI, D.S.C., ROBEIRO, R, MONTEIRO, J.A.F. & SOUZA, G.M. 2010. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared

to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. **Brazilian Journal Biology** 70: 75-83.

PYYKKO, M. (1966). **Annales Botanici Fennici**. Societas Zoologica Botanica Fennica Vanamo Helsinki, v.3, 607.

RACHWAL, M. F. G; CURCIO, G. R; DEDECEK, R; NIETSCHKE, K; FILHO, F. E. S. E VOGEL, R. C. Influência da luminosidade sobre a produtividade da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) aos quatro anos e quatro meses de idade sobre latossolo vermelho-amarelo distrófico em São Mateus do Sul, PR: In: **I Congresso sul-americano da erva-mate; II Reunião técnica do cone sul sobre a cultura da erva-mate**, 1, 1998: Curitiba. Resumos. Curitiba, 1998. p.445.

RAKOCEVIC, M. et al. Distribuição de estômatos em folhas de diferentes idades de erva-mate cultivada em monocultura e sub-bosque. In: **Congreso sudamericano de la yerba mate**. 2011. p. 45-50.

RANDON NETO, R.M.; WATZLAWICK, L.F.; CALDEIRA, M.V.W.; SCHOENINGER, E.R. 2002. Análise florística e estrutural de um fragmento de floresta ombrófila mista montana situado em Criúva, RS, Brasil. **Revista Ciência Florestal** 12: 29-37.

RAVEN, P.H.; EVERT, R.F.; EICCHORN, S.E. 2000. **Biologia Vegetal**. 6ª Ed. Rio de Janeiro. Editora Guanabara-Koogan S.A. 906p.

REED, D.W. & TUKEY, Jr. H.B. 1981. Permeability of Brussels sprouts and carnation cuticles from leaves developed in different temperatures and light intensities. In: Cutler, D.F.; Alvin, K.L. & Price, C.E. (eds.) 1981. **The Plant Cuticle**. London, Academic Press, Linnean Society Symposium Series. N° 10. pp. 267-278.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. Leaf lifespan in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. **Ecological Monographs** v. 62, p. 365-392, 1992.

REITZ, P.R. **Flora ilustrada catarinense**. Itajaí: Conselho Nacional de Pesquisas, p. 27-34, 1967.

REITZ, R.; KLEIN, R.M. 1966. Araucariáceas. In REITZ, R. (ed.). **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí. Herbário Barbosa Rodrigues.

RÉ-JORGE, L. 2007. **Plasticidade fenotípica e herbivoria na uvira, *Guapira opposita* (Nyctaginaceae) em ambiente de duna e restinga.**

In Workshop de Prática em Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica. Universidade de São Paulo, São Paulo, p. 1-3.

RESENDE, M. **Pedologia.** Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, Centro de Ciências Agrárias, Departamento de Solos, Viçosa, 1994.

RICHARDSON, A.D.; ASHTON, P.M.S.; BERLYN, G.P.; MCGRUDDY, M.E.; CAMERON, I.R. 2001. Within-crown foliar plasticity of Western Hemlock, *Tsuga heterophylla*, in relation to stand age. **Annals of Botany** 88: 1007-1015.

RICHARDSON, A.D.; BERLYN, G.P.; ASHTON P.M.S.; THADANI, R.; CAMERON, I.R. 2000. Foliar plasticity of hybrid spruce in relation to crown position and stand age. **Canadian Journal of Botany** 78: 305-317.

ROÇAS, G., BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees** 11:469-473.

ROÇAS, G.; SCARANO, F.R. e BARROS, C.F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 136: 231-238.

RÔÇAS, G.; SCARANO, F.R.; BARROS, C.F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Mull. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 136, p. 231-238, 2001.

RODIGHERI, H.R.. Rentabilidade comparativa de cultivos de Erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) com culturas anuais no sul do Brasil. In: I CONGRESSO SULAMERICANO DA ERVA-MATE; II REUNIÃO TÉCNICA DO CONE SUL SOBRE A CULTURA DA ERVA-MATE, 1, 1997, Curitiba. **Resumos.** Curitiba, 1997. p.403.

RODRIGUES, A.R.V.; ALMEIDA, K.T. de. **Crescimento inicial de mudas de *Ormosia arborea* sob diferentes níveis de luz.** 2016.

RODRIGUES, R. R. **A sucessão florestal**. In MORELLATO, P. C., LEITÃO FILHO, H. F. (Orgs.). Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: **Reserva de Santa Genebra**. Campinas: UNICAMP, 1995. p. 30-36. 136p.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; REICH, P.B.; ROSENQVIST, E.; PARDOS, J.A.; CANO, F.J.; ARANDA, I. 2008. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. **Tree Physiology**, 28:761-771.

ROSADO, B.H.P.; MATTOS, E.A. 2010. Interspecific variation of functional traits in a CAM-tree dominated sandy coastal plain. **Journal of Vegetable Science** 21:43-54.

ROSADO, B.H.P.; MATTOS, E.A. Variação temporal de características morfológicas de folhas em dez espécies do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ, Brasil. **Acta Botânica Brasílica** v. 21 n. 3, p. 741-752, 2007.

ROSOLEM, C. A.; LEITE, V. M. Coffee leaf and stem anatomy under boron deficiency. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, Viçosa, v. 31, n. 3, p. 477-483, 2007.

ROSSA, Ü.B. et al. Influência da luminosidade e fertilizantes nos teores de metilxantinas e compostos fenólicos em folhas de erva-mate. **Ciência Florestal**, v. 27, n. 4, p. 1365-1374, 2017.

ROSSATTO, D. R.; TAKAHASHI, F. S. C.; SILVA, I. C. R.; FRANCO, A. C. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. **Acta bot. Bras**, v. 24, n. 3, p. 640-647, 2010.

RUCKER, N. G. A.; ORTIGARA, N. A. **Pluralidades agroindustriais do setor ervateiro paranaense**. Pesquisa de campo: Câmara Setorial Cadeia Produtiva Erva-mate do Paraná, 2003.

SABBI, L.B.C.; ÂNGELO, A.C.; BOEGER, M.R.T. 2010. **Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas**

margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. Iheringia. Série Botânica 65:171-181.

SACK, L.; HOLBROOK, N. M. Leaf hydraulics. **The Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 57, p. 361-381, 2006.

SALEH, Z.K.A.D. et al. **Fragmentação florestal e atividade madeireira: um estudo da ecologia da paisagem em Curitiba-SC.** Dissertação de Mestrado. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal. UFSC: 2007.

SALTON, J.C.; MERCANTE F.M.; TOMAZI, M.; ZANATTA, J.A.; CONCENÇO, G.; SILVA W.M.; RETORE, M. (2013). Integrated crop livestock system in tropical Brazil: toward a sustainable production system. **Agriculture, Ecosystems & Environment**. 190: 70-79.

SAMPAIO, M.B.; GUARINO, E.S.G. 2007. Efeitos do pastoreio de bovinos na estrutura populacional de plantas em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista. **Revista Árvore** 31: 1035-1046.

SÁNCHEZ, M.D. Panorama dos sistemas agroflorestais pecuários na América Latina. In CARVALHO, M.M.; ALVIM, M.J.; CARNEIRO, J.C. **Sistemas agroflorestais pecuários: opções de sustentabilidade para áreas tropicais e subtropicais.** Juíz de Fora: 2001. p. 9-17.

SANTIAGO, E. J. A. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervium* C. DC.) sob diferentes condições de luminosidade. **Ciência e Agrotecnologia**, v. 25, n. 05, p. 1035-1042, 2001.

SANTOS, J. C. P.; SAVIAN, G. C. P. S.; SAVIAN, M. Caracterização de sistemas agroflorestais de manejos de erva-mate (*Ilex paraguariensis*) nativa no município de Turvo, Paraná, Brasil. In: **Congresso sudamericano de la yerba mate**, 5., 2011, Posadas. Anais... Posadas: Instituto Nacional de La Yerba Mate, 2011. p. 131-135.

SANTOS, M.; FERMINO JUNIOR, P.C.P.; VAILATI, M.G.; PAULILO, M.T.S. Aspectos estruturais de folhas de indivíduos de *Guapira opposita* (Vell) Reitz (Nyctaginaceae) ocorrentes em restinga e na Floresta Ombrófila Densa. **Insula**, Florianópolis, v.39, p.59-78, 2010.

SANTOS, M.J.C. **Avaliação econômica de quatro modelos agroflorestais em áreas degradadas por pastagens na Amazônia Ocidental**. 2000. 75p. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

SCHINELLA, G. R. et al. Antioxidant effects of an aqueous extract of *Ilex paraguariensis*. **Biochemical and Biophysical Research Communications**, New York, v. 269, p. 357-360, 2000.

SCHERER, R. et al. Inheritance studies of caffeine and theobromine content of Mate (*Ilex paraguariensis*) in Misiones, Argentina. **Euphytica**, Wageningen, v. 126, p. 203-210, 2002.

SCHLUTER, U.; MUSCHAK, M.; BERGER, D.; ALTMANN, T. 2003. Photosynthetic performance of an Arabidopsis mutant with elevated stomatal density (sdd1-1) under different light regimes. **Journal of Experimental Botany**, v. 54, n. 383, p. 867-874.

SCHMIDT, D. Morfoanatomia foliar de azevém no sub-bosque de espécies arbóreas em sistemas agroflorestais. **Ceres**, v. 64, n. 4, 2017.

SCHOLZ, F.G.; BUCCI, S. G.; GOLDSTEIN, G.; MEINZER, F. C.; FRANCO, A. C.; MIRALLES-WILHELM, F. Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, p. 236-248, 2007.

SCHROTH, G. Conversion os secondary Forest into agroforestry and monoculture plantations in Amazônia: consequences for biomass, litter and soil carbon stocks after 7 years. **Forestry Ecology and Management**, v. 163, p. 131-150, 2002.

SILVA J.A.N., SOUZA C.M.A., SILVA C.J.; BOTTEGA S.P. Crescimento e produção de espécies forrageiras consorciadas com pinhão manso. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, 47:769-775, 2012.

SILVA, C.A. da et al. **Zoneamento pedoambiental da erva mate *Ilex paraguariensis* para o município de Erechim-RS**. 2011. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Santa Maria.

SILVA, L. A. **Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da floresta atlântica** Tese de Doutorado. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa; 2010.

SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. **Acta Botânica Brasileira**, Belo Horizonte. v. 19, n.1, p. 183-194, 2005.

SILVA, M. R. da. **Efeitos do manejo hídrico e da aplicação de potássio na qualidade de mudas de *Eucalyptus grandis***. PALLARDY, S.G.W. (Hill ex. Maiden). 1998. 100 p. Tese Doutorado em Agronomia - Irrigação e Drenagem – Faculdade de Ciências Agrônômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2003.

SILVA, W. C. Estudo da regeneração natural de espécies arbóreas em fragmento de Floresta Ombrófila Densa, Mata das Galinhas, no Município de Catende, Zona da Mata Sul de Pernambuco. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v. 17, n. 4, p. 321-331, 2007.

SILVA, W.Z.; BRINATE, S.V.B.; TOMAZ, M.A.; AMARAL, F.T.; RODRIGUES, W.N.; MARTINS, L.D. Métodos de estimativa de área foliar em cafeeiro. **Enciclopédia Biosfera**, v. 7, n. 13, p. 746-759, 2011.

SIMS, D. A.; SEEMANN, J. R.; LUO, Y. Elevated CO₂ concentration has independent effects on expansion rates thickness of soybean leaves across lighth and nitrogen gradients. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. 320, p. 583-591, 1998.

SIMS, DA.; GAMON, J.A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. **Remote Sensing of Environment**, v. 81, p. 337 - 354, 2002.

SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C.; DELUCIA, E. H.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Leaf form and Photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, Washington, v. 47, n. 11, p. 785-793, 1997.

SOARES, A. et al. Influência da luminosidade no comportamento de onze espécies forrageiras perenes de verão. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 38, n. 3, p. 443-451, mar. 2009.

SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry: the principles and practice of statistics in biological research**. New York: WH freeman, 1969.

SOUZA, G. S. Estrutura foliar e de cloroplastídeos em *Mikania laevigata* Shultz Bip. ex Baker em diferentes condições de qualidade de luz. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 05. p. 78-80, 2007. Suplemento.

SOUZA, G.M. et al. Estratégias de utilização de luz e estabilidade do desenvolvimento de plântulas de *Cordia superba* Cham. (Boraginaceae) crescidas em diferentes ambientes luminosos. **Acta Botanica Brasílica**, v. 23, n. 2, p. 474-485, 2009.

SOUZA, PAULO F. de; **Tecnologia de Produtos Florestais**. Imprensa Nacional. Rio de Janeiro. 1947. 409 p.

SOUZA, T. C. Leaf plasticity in successive selection cycles of ‘Saracura’ maize in response to soil flooding. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 45, n. 01, p. 16- 24, 2010.

SUERTEGARAY, Carlos Eduardo de Oliveira et al. **Dinâmica da cultura da erva-mate** (*Ilex paraguariensis* St. Hil) em sistemas agroflorestais e monocultivos. 2002.

SUERTEGARAY, C. E. de O. **Dinâmica da cultura da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) em sistemas agroflorestais e monocultivos**. Dissertação de Mestrado em Agroecossistemas, do Centro de Ciências Agrárias da Universidade de Santa Catarina (UFSC), 2002. Florianópolis, maio de 2002.

SULTAN, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science** 5:537-542.

SYVERTSEN, J.P.; Lloyd, J.; McConchie, C.; Kriedemann, P.E. & Farquhar, G.D. 1995. **On the relationship between leaf anatomy and C_o2 diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves**. *Plant, Cell and Environment*, 18: 149-157.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918p.

TAIZ, L; ZEIGER, E. **Fisiologia do estresse**. In: SANTAREM, E.R. et. al. *Fisiologia Vegetal*. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. p. 613-641.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant Physiology**. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Redwood City, 1991.

TAVARES, A.R.; GIAMPAOLI, P.; MACHADO, J.; KANASHIRO, S.; CHU, E.P.; PITA, P.B. 2015. Análise da epiderme foliar durante a aclimatização de bromélia ornamental cultivada in vitro. **Horticultura Brasileira**, 33:45-50.

TERASHIMA, I. & INOUE, Y. 1984. **Palisade tissue chloroplasts and spongy tissue chloroplasts in spinach**: biochemical and ultra-structural differences. *Plant and Cell Physiology*, 26: 63-75.

TERASHIMA, I.; et al. Irradiance and phenotype: comparative ecdevelopment of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, p. 343-54, 2006.

TERASHIMA, I.; HANBA, Y.T.; THOLEN, D.; NIINEMETS, U. Leaf functional anatomy in relation to photosynthesis. **Plant Physiology, Waterbury**, v.155, n.1, p.108-116, 2011.

THOMPSON, W. A.; KRIEDEMANN, P. E.; CRAIG, I. E. Photosynthetic Response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. growth, leaf anatomy and nutrient content. **Australian Journal of Plant Physiology**, Collingwood, v. 19, p. 1-18, 1992.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL. **A FEIRA**. Este site foi criado para acolher as páginas criadas pelos alunos das disciplinas do Departamento de Tecnologia de Alimentos, do **ICTA - Instituto de Ciência e Tecnologia de Alimentos**, da UFRGS, sobretudo das **envolvidas com produtos de origem vegetal**. Responsável site: Julio Alberto Nitzke. <http://www.ufrgs.br/afeira/materias-primas/outros/erva-mate/descricao-botanica>. Acessado em 02/01/2018.

VALDUGA, E. **Caracterização química e anatômica da folha de (*Ilex paraguariensis* St Hil.) e de algumas espécies utilizadas na adulteração do mate**. Curitiba, 1995. Não paginado.

VALLADARES, F.; ARRIETA, S.; ARANDA, I.; LORENZO, D.; TENA, D.; SÁNCHEZ-GÓMEZ, D.; SUAREZ, F.; PARDOS, J. A. Shade tolerance, photoinhibition sensitivity and phenotypic plasticity of *Ilex aquifolium* in continental-Mediterranean sites. **Tree Physiology**, v. 25, n. 8, p. 1041-1052, 2005.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 39:237-257.

VALLADARES, F; PÁDUA, C. Resgatando a grande reserva do Pontal do Paranapanema: Reforma agrária e conservação de biodiversidade. In: **Congresso brasileiro de unidades de conservação**, 1997, Curitiba. Anais... Curitiba: UNILIVRE/REDEPROUC/IAP, 1997. p.783-792.

VAN GROENENDAEL, J. M.; BULLOCK, S. H.; PEREZ-JIMENEZ, L. A. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia alliodora* in Mexican Tropical Deciduous Forest. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 12, n. 1, p. 11-24, 1996.

VIBRANS, A.C.; SEVEGNANI, L.; LINGNER, D.V.; GASPER, A.L. de; SABBAGH, S. 2010. Inventário Florístico Florestal de Santa Catarina (IFFSC): aspectos metodológicos e operacionais. **Pesquisa Florestal Brasileira** 30: 291:302.

VIBRANS, ALEXANDER CHRISTIAN et al. Inventário florístico florestal de Santa Catarina (IFFSC): aspectos metodológicos e operacionais. **Pesquisa Florestal Brasileira**, v. 30, n. 64, p. 291, 2013.

VIBRIANS, A.C.; SEVEGNANI, L.; UHLMANN, A.; SCHORN, L.A.; SOBRAL, M.; DE GASPER, A.L.; LINGNER, D.V.; BROGNI, E.; KLEMZ, G.; GODOY, M.B.; VERDI, M. 2011. Structure of mixed ombrophylous forests with *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) under external stress in Southern Brazil. **Revista de Biologia Tropical** 59: 1371-1387.

VIBRIANS, A.C.; SEVEGNANI, L.; UHLMANN, A.; SCHORN, L.A.; SOBRAL, M.; DE GASPER, A.L.; LINGNER, D.V.; BROGNI, E.; KLEMZ, G.; GODOY, M.B.; VERDI, M. 2011. Structure of mixed ombrophylous forests with *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae)

under external stress in Southern Brazil. **Revista de Biologia Tropical** **59**: 1371-1387.

VIEIRA, R.C. 1995. **Anatomia da folha de Bauhinia radiata Vell.** Em diferentes ambientes. *Arq. Biol. Tecnol.*, 38: 63-107.

VILHALVA, D.A.A., APEZZATO-DA-GLORIA, B. Morpho-anatomy of the subterranean system of *Calea verticillata* (Klatt) Pruski and *Isostigma megapotamicum* (Spreng). Sherff-Asteraceae. **Brazilian Journal of Botany**. v.29, n.1, 2006

VOGEL, H. L. M., SCHUMACHER, M. V., TRÜBY, P. **Quantificação da biomassa em uma floresta estacional decidual em Itaara, RS, Brasil.** *Ciência Florestal, Santa Maria*, v. 16, n. 4, p. 419-425, out./dez. 2006

VOGELMAN, T.C.; NISHIO, J.N.; SMITH, W.K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in Plant Science**, v. 1, n. 2, p. 65-70, 1996.

VOGELMANN, T.C.; BORNMAN, J.F.; YATES, D.J. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. **Physiologia Plantarum** 98: 43-56.

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

WAECHTER, J.L., 2002. Padrões geográficos na flora atual do Rio Grande do Sul. **Ciência&Ambiente** 24: 93-108.

WALTERS, M.B.; REICH, P.B. 1999. Low light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? **New Phytologist** 143: 143-154.

WALTERS, M.B.; REICH, P.B. 2000. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. **Ecology** 81: 1887-1901.

WESTOBY, M.; FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. Plant Ecological Strategies Some Leading Dimensions

of Variation Between Species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 33, p. 125-159, 2002.

WHATLEY, J. M.; WHATLEY, F. R. **A luz e a vida das plantas**. São Paulo: EPU: Editora da Universidade de São Paulo, 1982. Temas de Biologia. vol. 30. 101 p.

WILLIAN AMORIM, M.; DE MELO JÚNIOR, J.C.F. Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. **Rodriguésia**, v. 68, n. 2, 2017.

WREGGE, Marcos Silveira; STEINMETZ, Silvio; REISSER JUNIOR, Carlos; ALMEIDA, Ivan Rodrigues. **Atlas climático da região sul do Brasil**. Estados do Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Pelotas: Embrapa clima Temperado; Colombo Embrapa Florestas, 2011.

XU, H. et al. Chlorophyll b can serve as the major pigment in functional photosystem II complexes of cyanobacteria. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.98, n.24, november, 2001.

YANO, S.; TERASHIMA, I. 2001. Separate localization of light signal perception for sun or shade type chloroplast and palisade tissue differentiation in *Chenopodium album*. **Plant and Cell Physiology**, 42:1303-1310.

YEATS, TREVOR H.; ROSE, JOCELYN KC. The formation and function of plant cuticles. **Plant physiology**, v. 163, n. 1, p. 5-20, 2013.

ZUCOLOTO, M.; LIMA, J.S.S.; COELHO, R.I. Modelo matemático para estimativa da área foliar total de bananeira “Prata-anã”. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 30, n. 4, p. 1152-1154, 2008.

