

ANATOMIA FOLIAR DE PLANTAS JOVENS DE ERVA-MATE (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO

Paulo Cesar Poeta Fermino Junior^{1*}; Guilherme Diego Fockink¹

SAP 15298 Data envio: 10/10/2016 Data do aceite: 06/03/2017

Sci. Agrar. Parana., Marechal Cândido Rondon, v. 16, n. 3, jul./set., p. 335-341, 2017

RESUMO - A luz é um dos principais fatores ambientais que influenciam o crescimento e o desenvolvimento vegetal. A erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) tem papel socioeconômico importante no oeste catarinense por ser produzida em pequenas propriedades rurais e fazer parte dos hábitos culturais em vários países. O objetivo do trabalho foi analisar as alterações na anatomia foliar de *I. paraguariensis* desenvolvidas em casa de vegetação sob diferentes níveis de sombreamento. Plantas jovens foram colocadas em viveiro sob três níveis de sombreamento, com telado de 50%, 70% e 0% (pleno sol) de sombra durante oito meses. Análises anatômicas foram realizadas em microscopia óptica a partir de lâminas temporárias. A densidade estomática não apresentou diferenças significativas. O diâmetro polar e equatorial dos estômatos, e a largura do poro estomático foram menores em condições de maior luminosidade. O parênquima paliçádico foi mais espesso e com células mais alongadas em maior luminosidade. *I. paraguariensis* exibiu plasticidade anatômica, possibilitando a aclimação em diferentes níveis de sombreamento.

Palavras-chave: luz, plasticidade anatômica, variação estrutural.

LEAF ANATOMY OF YOUNG PLANTS OF ERVA-MATE (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) UNDER DIFFERENT SHADING LEVELS

ABSTRACT - Light is one of the main environmental factors that influence plant growth and development. Erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) has an important socio-economical role in western Santa Catarina State, Brazil, to be produced on small farms and belongs to the cultural habits of various countries. The aim of this study was to analyze the changes in leaf anatomy of *I. paraguariensis* developed in a greenhouse under different levels of shading. Young plants were placed in a nursery under three levels of shading in greenhouse 50%, 70% and 0% (full sun) during eight months. Anatomical analyzes were performed on optical microscopy from temporary slides. Stomatal density showed no significant differences. Polar and equatorial diameters of stomata and width of stomatal pore were lower in most lighting conditions. The palisade parenchyma was thicker and with more elongated cells in higher light condition. *I. paraguariensis* exhibited anatomical plasticity, allowing acclimation at different levels of shading.

Key words: light, anatomical plasticity, structural variation.

INTRODUÇÃO

A erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) é uma espécie nativa da Região Sul do Brasil, Argentina e Paraguai, compreendendo, entre os três países, aproximadamente 540.000 km² de área natural (ANDRADE, 1999). A área brasileira corresponde a 450.000 km², representando cerca de 5% do território nacional e 3% da América do Sul (ROTTA; OLIVEIRA, 2007). No Brasil, a erva-mate habita, particularmente, em meio às matas de araucária (*Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze) (LORENZI, 1998). De acordo com Poletto et al. (2010), a erva-mate é uma árvore de pequeno porte, de fuste curto e copa densa, perenifólia, de até 15 m de altura.

O cultivo da erva-mate compõe um dos sistemas agroflorestais mais antigos e característicos da Região Sul do Brasil, assumindo significativa importância ambiental e

socioeconômica. As indústrias brasileiras têm dado preferência à erva-mate sombreada e/ou nativa, por serem mais suaves e assim mais aceitas pelo consumidor (MAZUCHOWSKI et al., 2003), gerando melhores preços para o produtor.

A radiação luminosa consiste no fator físico mais importante para o controle do desenvolvimento de espécies arbóreas jovens nas florestas tropicais (NIINEMETS, 2010). Além disso, regula a sobrevivência e o estabelecimento dessas plantas (VALLADARES; NIINEMETS, 2008) e afeta as características morfoanatômicas foliares e fotossintéticas (KIM et al., 2011). Nas plantas, as folhas consistem em órgãos especializados para a absorção de luz (EVERT, 2006). A luminosidade apresenta efeito direto sobre a estrutura e anatomia das folhas (CHABOT; CHABOT, 1977; RODRIGUEZ-CALCERRADA et al., 2008; ARAGÃO et

¹Universidade Federal de Santa Catarina, UFSC, campus de Curitibaanos, Rodovia Ulysses Gaboardi, Km 03, CEP 89520-000, Curitibaanos, Santa Catarina, Brasil. E-mail: paulo.fermino@ufsc.br. *Autor para correspondência

Anatomia foliar de plantas jovens de erva-mate...

al., 2014). De maneira geral, as folhas de plantas que se desenvolvem em ambientes ensolarados são menores, mais espessas e com maior massa por unidade de área em relação às cultivadas à sombra (CHABOT; CHABOT, 1977; SMITH, 1997; CRAVEN et al., 2010). A capacidade de utilização da luz varia entre as espécies, e o sucesso de cada indivíduo dependerá de suas respostas diante dos diferentes ambientes presentes em uma floresta (HANBA et al., 2002).

Efeito significativo de níveis de sombreamento em cultivo de erva-mate foi observado por diversos autores com relação aos parâmetros de crescimento (BRENA et al., 2002; MAZUCHOWSKI, 2004; POLETTTO et al., 2010; CARON et al., 2014), sendo que os melhores resultados ocorreram a 50 e 70% de sombreamento. Entretanto, as variações anatômicas de folhas em diferentes níveis de sombreamento ainda não foram estudadas. O objetivo do presente trabalho foi avaliar o efeito de diferentes intensidades luminosas na anatomia de folhas de plantas jovens de *Ilex paraguariensis* A. St. Hill. em condições de viveiro.

FERMINO JUNIOR, P. C. P.; FOCKINK, G. D. (2017)

MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido no município de Curitiba, SC, sob coordenadas geográficas de 27° 16' 44" de latitude Sul e 50° 34' 57" de longitude Oeste, a uma altitude de 987 m, no período de setembro a maio. O clima da região é temperado e úmido, classificado de acordo com Köppen como Cfb, com temperatura média no mês mais frio abaixo de 18 °C (mesotérmico), com verões frescos, temperatura média no mês mais quente abaixo de 22 °C e sem estação seca definida (PANDOLFO et al., 2002).

Plantas jovens com seis meses de idade foram mantidas em viveiro com irrigação automática intermitente, em sacos plásticos pretos (15 x 25 cm), perfurados na base, contendo substrato de terra vegetal, areia e esterco de gado, na proporção de 3:1:1. Os tratamentos consistiram em três diferentes níveis de sombreamento com tela preta: 0% (pleno sol), 50% e 70% de sombreamento (Figuras 1-4). O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado com quatro repetições, sendo cada repetição composta por dez plantas jovens.



FIGURAS 1-4 - Erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) em diferentes condições de sombreamento. Viveiro com telados de corte de luz (1); plantas a pleno sol (2); plantas com 50% de sombreamento (3); plantas com 70% de sombreamento (4). UFSC Curitiba, SC.

Para as análises anatômicas e morfométricas em microscopia óptica, realizou-se a retirada aleatória de folhas sadias do segundo e terceiro nós caulinares de plantas desenvolvidas após oito meses em cada nível de sombreamento. Lâminas temporárias foram preparadas a partir de secções paradérmicas e transversais à mão livre, com o auxílio de lâminas de aço. Secções transversais

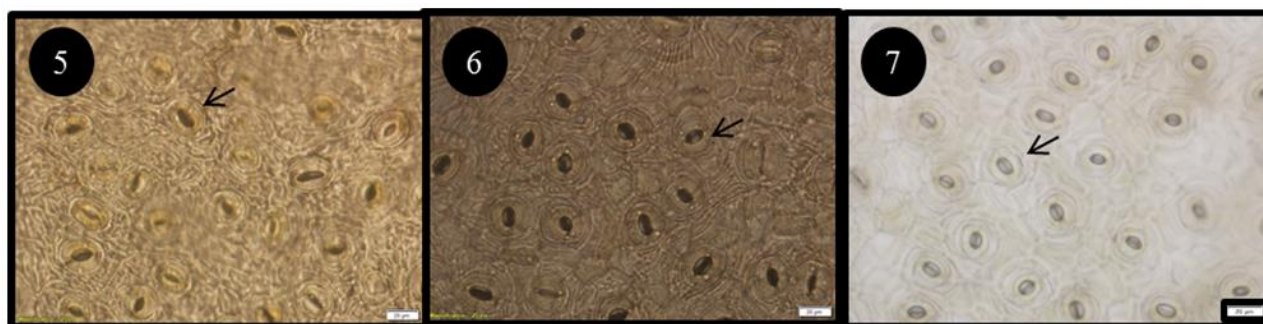
foram coradas histoquimicamente com Sudan III (COSTA, 1982) para detecção de cutícula. As imagens das lâminas foram analisadas em Microscópio Óptico, modelo Olympus BX53, com sistema digital de captura de imagem e mensuração Cell Sens standard®.

Os parâmetros avaliados foram densidade estomática, diâmetro polar e equatorial dos estômatos,

comprimento e largura do poro estomático, além da espessura das estruturas histológicas das lâminas foliares. As análises morfométricas constituíram-se de oito repetições (campos visuais ao microscópio), e cada repetição com 30 mensurações provenientes de secções histológicas de cinco indivíduos. Os dados foram submetidos aos procedimentos de detecção de Outliers pelo teste de Grubbs (1969), sendo as médias submetidas ao teste de normalidade dos resíduos (SHAPIRO; WILK, 1965) e teste de homogeneidade (BARTLETT, 1937). As médias também seguiram comparação por ANOVA, acompanhado do teste de separação de médias de Tukey (1949) a 5% de probabilidade, através do programa computacional ASSISTAT versão 7.7 beta.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A densidade estomática das folhas hipoestomáticas (Figuras 5-7) de *I. paraguariensis* não apresentou efeito significativo ($p < 0,05$) para os diferentes níveis de sombreamento (Tabela 1). O diâmetro polar dos estômatos foi menor na condição de pleno sol e maior nos tratamentos com 50% e 70% de sombreamento. O diâmetro equatorial diminuiu com o aumento da luminosidade. O comprimento do poro estomático não apresentou diferenças significativas nos diferentes níveis de sombreamento, entretanto a largura do poro foi maior na condição de 70% de sombreamento e menor nas condições de maior luminosidade.



FIGURAS 5-7 - Estômatos em vista frontal de folhas de erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) em diferentes condições de sombreamento. Pleno sol (5); 50% de sombreamento (6); 70% de sombreamento (7). Setas indicam estômatos. Barras = 20 μm . UFSC Curitiba, SC.

TABELA 1. Características morfométricas de estômatos de folhas de *Ilex paraguariensis* desenvolvidas em diferentes níveis de sombreamento em casa de vegetação.

Tratamento	DS ($\text{n}^\circ/\text{mm}^2$)	DP (μm)	DE (μm)	CP (μm)	LP (μm)
Pleno sol	493,3 a	25,0 b	20,8 b	12,6 a	7,8 b
50% sombra	508,9 a	26,4 a	22,3 ab	13,9 a	7,1 b
70% sombra	470,8 a	27,5 a	23,2 a	13,6 a	8,7 a
C.V. (%)	11,9	3,6	5,0	8,3	7,8

Em qu: DS: densidade estomática; DP: diâmetro polar; DE: diâmetro equatorial; CP: comprimento do poro; LP: largura do poro; C.V.: coeficiente de variação. Médias seguidas da mesma letra minúscula na coluna não apresentam diferenças estatísticas significativas pelo teste Tukey ($p \leq 0,05$).

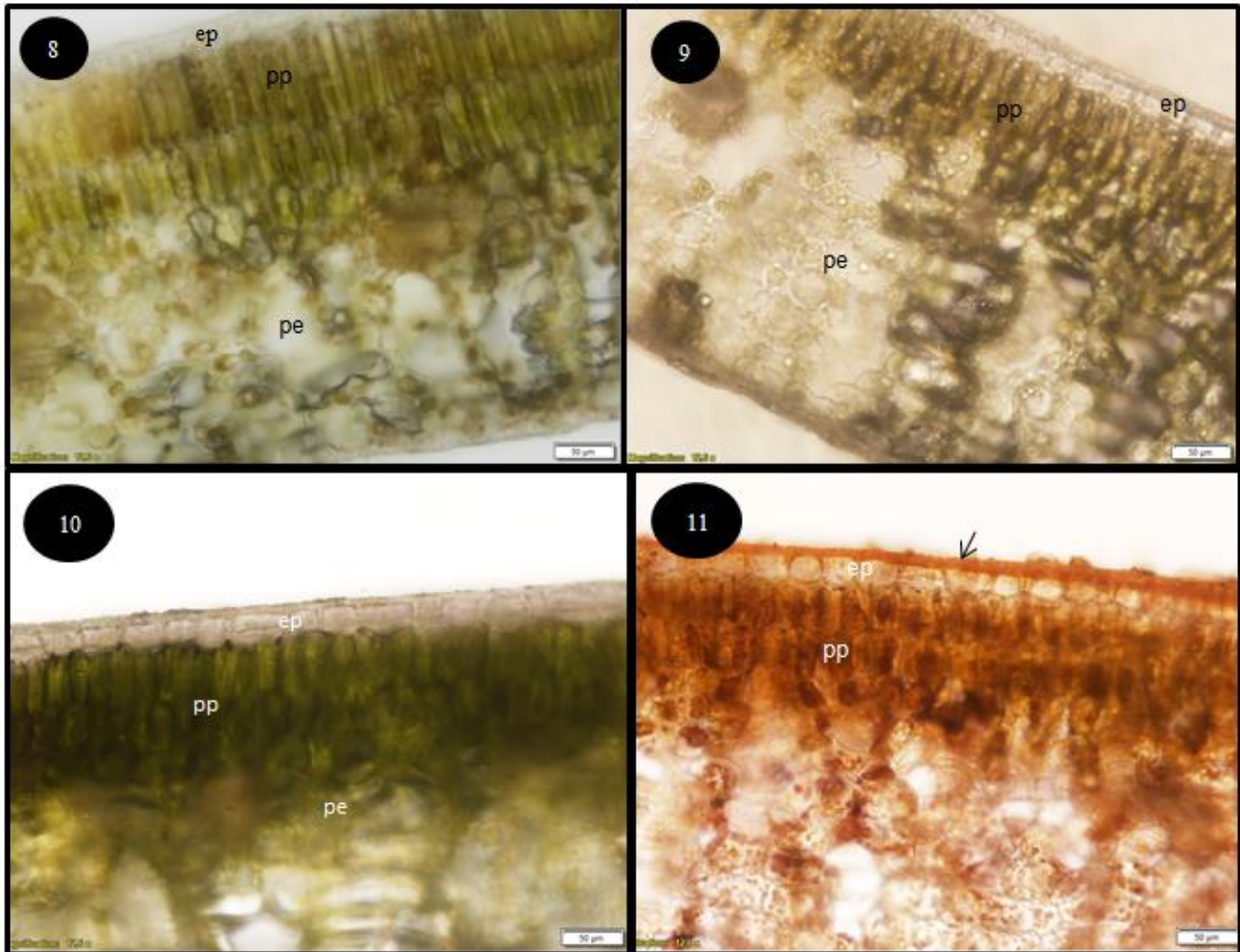
Os resultados obtidos com a densidade estomática de *I. paraguariensis* estão de acordo com os obtidos por Justo et al. (2005), Aragão et al. (2014) e Novelli et al. (2015) em diferentes níveis de sombreamento com *Xylopia brasiliensis*, *Carapa guianenses* e *Theobroma grandiflorum*, respectivamente, os quais não apresentam diferenças significativas entre diferentes níveis de sombreamento. A dimensão dos estômatos (diâmetro polar e equatorial) no presente estudo aponta para o menor tamanho com o aumento da luminosidade, concordando com os resultados obtidos para *X. brasiliensis* (JUSTO et al., 2005) e *C. guianensis* (CAMARGO; MARENCO, 2012). 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). A condutância estomática é um parâmetro regulado pela densidade de estômatos e o tamanho da abertura dos estômatos (CAMARGO; MARENCO, 2011). 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). Portanto, em *I. paraguariensis*, o aumento da luminosidade induz uma adaptação foliar no sentido de manter a densidade estomática e reduzir a dimensão dos

estômatos. A redução nas dimensões estomáticas deve promover aumento da resistência à passagem de água por transpiração, mantendo a capacidade de captura de CO₂ e evitando um estresse hídrico em ambientes com maior luminosidade.

O mesófilo de *I. paraguariensis* é composto por parênquima paliçádico e esponjoso, com organização dorsiventral (Figura 8). O parênquima paliçádico é composto por células longas, e justapostas (Figura 8). Nos tratamentos a pleno sol e com 50% de sombreamento o parênquima paliçádico está organizado em dois estratos

(Figuras 8 e 9) com células mais alongadas, e no tratamento com 70% de sombreamento variando de um a dois estratos com células mais isodiamétricas (Figura 10). O parênquima esponjoso é formado por células com formas diversificadas, arranjadas frouxamente em uma distribuição irregular com grandes espaços intercelulares (Figuras 8 e 9), sendo que os maiores espaços intercelulares foram observados em condições de menor luminosidade. A epiderme na face adaxial possui cutícula desenvolvida, evidenciada pelo uso de Sudan III (Figura 11).



FIGURAS 8-11 - Secção transversal de folhas de erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) em diferentes condições de sombreamento. Pleno sol (8); 50% de sombreamento (9); 70% de sombreamento (10); cutícula (seta) evidenciada com Sudan III (11). Em que: pp: parênquima paliçádico; pe: parênquima esponjoso; ep: epiderme da face adaxial. UFSC Curitiba, SC.

A espessura da cutícula e da epiderme na face adaxial não apresentou diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos de luminosidade (Tabela 2). 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 (DICKISON, 2000). Ainda conforme Yeats e Rose (2013), a cutícula na epiderme de plantas terrícolas

constitui uma importante adaptação para evitar a perda excessiva de água. Entretanto, em folhas de *I. paraguariensis* as diferentes intensidades luminosas não promoveram plasticidade na espessura da cutícula e das células epidérmicas nessas condições de cultivo. Essa ausência de variação na espessura da cutícula e das células epidérmicas em condições de maior luminosidade possibilita maior entrada de radiação luminosa nos tecidos clorofilados, e deve estar reduzindo a eficiência de conversão de fitomassa em erva-mate por saturação luminosa, conforme apontado por Caron et al. (2014).

TABELA 2. Espessura das estruturas histológicas de folhas de *Ilex paraguariensis* desenvolvidas em diferentes níveis de sombreamento em casa de vegetação.

Tratamento	CAD (μm)	EAD (μm)	PP (μm)	PE (μm)	LT (μm)
Pleno sol	8,3 a	21,4 a	149,8 a	288,0 a	473,0 a
50% sombra	7,7 a	19,2 a	104,7 b	304,1 a	435,0 b
70% sombra	8,7 a	22,1 a	112,7 b	270,7 a	427,9 b
C.V. (%)	7,6	11,0	16,7	11,7	7,3

Em que: CAD: cutícula da face adaxial; EAD: epiderme da face adaxial; PP: parênquima paliçádico; PE: parênquima esponjoso; LT: lâmina total; C.V.: coeficiente de variação. Médias seguidas da mesma letra minúscula na coluna não apresentam diferenças estatísticas significativas pelo teste Tukey ($p \leq 0,05$).

O parênquima paliçádico e a lâmina total apresentaram maior espessura no tratamento a pleno sol, e menor espessura nas condições de sombreamento a 50 e 70% (Tabela 2). Alguns autores destacam a ocorrência de alterações do mesófilo em função da luminosidade (CHABOT et al., 1979; HANBA et al., 2002; JUSTO et al., 2005; TERSASHIMA, 2006). Em folhas de sol, a espessura da lâmina é reforçada pelo alongamento adaxial/abaxial das células parenquimáticas, bem como através do aumento ou adição de uma camada do parênquima paliçádico (YANO; TERASHIMA, 2004; KIM et al., 2005). Resultados semelhantes foram observados em folhas de *Guapira opposita* (SANTOS et al., 2010), de *C. guianensis* (ARAGÃO et al., 2014), de *Ocimum gratissimum* (FERNANDES et al., 2014), e de *T. grandiflorum* (NOVELLI et al., 2015). Em folhas expostas à maior luminosidade, o aumento na espessura do parênquima paliçádico está associado com o aumento da superfície celular para trocas gasosas de CO_2 , acarretando aumento na atividade fotossintética (EVANS; POORTER, 2001; TOMÁS et al., 2013). Portanto, em *I. paraguariensis* o maior espessamento do parênquima paliçádico (células mais longas) deve promover a otimização na captura de gás carbônico e na atividade fotossintética.

A espessura do parênquima esponjoso não apresentou diferenças significativas ($p \leq 0,05$) entre os tratamentos de luminosidade (Tabela 2), porém os espaços intercelulares foram mais amplos em folhas expostas a menor luminosidade. Resultados semelhantes do aumento dos espaços intercelulares em condições de menor luminosidade também foram registrados em *O. gratissimum* (FERNANDES et al., 2014). De acordo com Terashima et al. (2011), o parênquima esponjoso apresenta estrutura organizacional que possibilita o espalhamento da radiação luminosa e facilita a difusão lateral do CO_2 a partir das câmaras subestomáticas. A maior proporção de espaços intercelulares e a forma arredondada das células do parênquima esponjoso de folhas de sombra devem aumentar a dispersão dos raios luminosos e aumentar o comprimento de onda (DELUCIA et al., 1996), podendo ser capturados pelos pigmentos fotossintéticos que absorvem em comprimento de onda mais longo. Nesse contexto, em folhas de *I. paraguariensis* a redução da luminosidade promoveu aumento dos espaços intercelulares no parênquima esponjoso, mesmo sem resultar em aumento de espessura, facilitando o espalhamento dos feixes luminosos.

O expressivo aumento do parênquima paliçádico e da espessura foliar, sob altas irradiâncias, indica grande habilidade na captura da luz, uma estratégia associada com a tolerância à sombra (EVANS; POORTER, 2001), como visto no presente trabalho em *I. paraguariensis*. De acordo com Evans (1999), o parênquima paliçádico, que recebe a luz próximo da superfície, facilita a penetração a uma maior profundidade na estrutura interna da folha. Ainda, o mesmo autor salienta que, o parênquima esponjoso promove a dispersão para aumentar a absorção da luz, reduzindo, assim, o gradiente de luz absorvido por unidade de clorofila através de uma folha. Plantas jovens submetidas à baixa luminosidade apresentam folhas relativamente finas, numa resposta anatômica associada à maximização de captura da luz em vez de mitigar o estresse fotoquímico (VENEKLAAS; POORTER, 1998).

CONCLUSÕES

Ilex paraguariensis exibe plasticidade anatômica, possibilitando a aclimação em diferentes níveis de sombreamento. O aumento da luminosidade induziu uma adaptação foliar no sentido de manter a densidade estomática e reduzir a dimensão dos estômatos. O parênquima paliçádico é mais espesso e com células mais alongadas em folhas submetidas à maiores intensidades luminosas.

AGRADECIMENTO

Os autores agradecem à Universidade Federal de Santa Catarina, campus de Curitiba pela realização da presente pesquisa.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANDRADE, F.M.de. A exploração e utilização do recurso *Ilex paraguariensis* A. St. Hill. (erva-mate), seus impactos sócio-econômicos atuais e potencialidades de manejo sustentável. In: SEMINÁRIO NACIONAL DE RECURSOS FLORESTAIS DA MATA ATLÂNTICA, 1., 1999, São Paulo, SP. **Anais...** São Paulo, SP: Horto Florestal, 1999. p.24-33.
- 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.
- 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.
- BARTLETT, M.S. Properties of sufficiency and statistical tests. **Proceedings of the Royal Society of London A**, London, v.160, p.268-282, 1937.

Anatomia foliar de plantas jovens de erva-mate...

- BRENA, D.A.; COPETTI, L.; MINELLO, A.L.; SILVA, P.A. Influência da luminosidade na produção de erva-mate. In: CONGRESSO FLORESTAL ESTADUAL, 8., Nova Prata, RS. **Anais...** Santa Maria: UFSM, 2002. p.474-479.
- CAMARGO, M.A.B.; MARENCO, R.A. Growth, leaf and stomatal traits of crabwood (*Carapa guianensis* Aubl.) in central Amazonia. **Revista Árvore**, Viçosa, v.36, n.1, p.7-16, 2012.
- CARON, B.O.; SCHMIDT, D.; MANFRON, P.A.; BEHLING, A.; ELOY, E.; BUSANELLO, C. Eficiência do uso da radiação solar por plantas de *Ilex paraguariensis* A. ST. Hil. cultivadas sob sombreamento e a pleno sol. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v.24, n.2, p.257-265, 2014.
- 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.
- CHABOT, B.F.; CHABOT, J.F. Effects of light and temperature on leaf anatomy and photosynthesis in *Fragaria vesca*. **Oecologia**, Berlin, v.26, n.4, p.363-377, 1977.
- CHABOT, B.F.; JURIK, T.W.; CHABOT, J.F. Influence of instantaneous and integrated lightflux density on leaf anatomy and photosynthesis. **American Journal Botany**, Saint Louis, v.66, n.8, p.940-945, 1979.
- COSTA, A.F. **Farmacognosia**. v.III. Farmacognosia experimental. 2.ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian, 1982. 1032p.
- CRAVEN, D.; GULAMHUSSEIN, S.; BERLYN, G.P. Physiological and anatomical responses of *Acacia koa* (Gray) seedling to varying light and drought conditions. **Environmental and Experimental Botany**, Saint Louis, v.69, n.2, p.205-213, 2010.
- DELUCIA, E.H.; NELSON, K.; VOGELMANN, T.C.; SMITH, W.K. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. **Plant, Cell and Environment**, Malden, v.19, p.159-170, 1996.
- DICKISON, W.C. **Integrative plant anatomy**. Burlington: Academic Press, 2000. 548p.
- EVANS, J.R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, Lancaster, v.143, n.1, p.93-104, 1999.
- 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. **Esau's plant anatomy**: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. 3.ed. London: Wiley-Interscience, 2006. 607p.
- FERNANDES, V.F.; BEZERRA, L.A.; MIELKE, M.S.; SILVA, D.C.; COSTA, L.C.B. Anatomia e ultraestrutura foliar de *Ocimum gratissimum* sob diferentes níveis de radiação luminosa. **Ciência Rural**, Santa Maria, v.44, n.6, p.1037-1042, 2014.
- FICH, E.A.; SEGERSON, N.A.; ROSE, J.K.C. The plant polyester cutin: biosynthesis, structure, and biological roles. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v.67, p.207-233, 2016.
- FLEXAS, J.; BARBOUR, M.M.; BRENDDEL, O.; CABRERAA, H.M.; CARRIQUIA, M.; DIAZ-ESPEJOF, A.; DOUTHEC, C.; DREYER, E.; FERRIOG, J.P.; GAGO, J.; GALLEA, A.; GALMESA, J.; KODAMAH, N.; MEDRANO, H.; NIINEMETS, U.; PEGUERO-PINAA, J.J.; POUA, A.; RIBAS-CARBOA, M.R.; TOMASA, M.; TOSENSI, T.; WARRENJ, C.R. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: an unappreciated central player in photosynthesis. **Plant Science**, Saint Louis, v.193, p.70-84, 2012.
- GRUBBS, F.E. Procedures for detecting outlying observations in samples. **Technometrics**, London, v.11, n.1, p.1-21, 1969.
- HANBA, Y.T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant, Cell and Environment**, Malden, v.25, n.8, p.1021-1030, 2002.
- JUSTO, C.F.; SOARES, A.M.; GAVILANES, M.L.; CASTRO, E.M. Plasticidade anatômica das folhas de *Xylopia brasiliensis* Sprengel (Annonaceae). **Acta Botanica Brasílica**, Belo Horizonte, v.19, n.1, p.111-123, 2005.
- KIM, G. Photomorphogenesis of leaves: shade-avoidance and differentiation of sun and shade leaves. **Photochemistry, Photobiology and Science**, Malden, v.4, n.9, p.770-774, 2005.
- KIM, S.J.; YUA, D.J.; KIM, B.T.C.; LEE, H.J. Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecrop) under various shade levels. **Scientia Horticulturae**, Saint Louis, v.29, p.486-492, 2011.
- FERMINO JUNIOR, P. C. P.; FOCKINK, G. D. (2017)
- LORENZI, H. **Árvores brasileiras**: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 2.ed. Nova Odessa: Plantarum, 1998. 352p.
- MAZUCHOWSKI, J.Z.; MACCARI JUNIOR, A.; SILVA, E.T.da. Influência de diferentes condições de radiação solar sobre o crescimento morfológico da erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.). In: CONGRESSO SUL-AMERICANO DA ERVA-MATE, 3., Chapecó, SC, 2003. **Anais...** Chapecó, SC: EPAGRI, 2003. p.256-257.
- MAZUCHOWSKI, J.Z. Influência de níveis de sombreamento e de nitrogênio na produção de massa foliar da erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St.-Hil.). 2004. 130f. Dissertação (Mestrado em Ciência do Solo) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2004.
- NIINEMETS, U. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, Tokyo, v.25, p.693-714, 2010.
- 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.
- PANDOLFO, C.; BRAGA, H.J.; SILVA JR, V.P.da; MASSIGNAM, A.M.; PEREIRA, E.S.; THOMÉ, V.M.R.; VALCI, F.V. **Atlas climatológico do Estado de Santa Catarina**. Florianópolis: Epagri, 2002.
- POLETTO, I.; MUNIZ, M.F.B.; CECONI, D.E.; MEZZOMO, R.; RODRIGUES, J. Influência da inoculação de *Fusarium* sp. e níveis de sombreamento no crescimento e desenvolvimento da erva-mate. **Ciência Florestal**, Santa Maria, v.20, n.3, p.513-521, 2010.
- RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; REICH, P.B.; ROSENQVIST, E.; PARDOS, J.A.; CANO, F.J.; ARANDA, I. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. **Tree Physiology**, Oxford, v.28, n.5, p.761-771, 2008.
- ROTTA, E.; OLIVEIRA, Y.M.de. **Cultivo da erva-mate** - Distribuição geográfica. Disponível em: <www.sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Erva-mate>. Acesso em: 13 dez. 2007.
- 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.
- SHAPIRO, S.S.; WILK, M.B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, Oxford, v.52, n.3-4, p.591-611, 1965.
- SMITH, W.K. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, Oxford, v.47, n.11, p.785-793, 1997.
- TERASHIMA, I.; HANBA, Y.T.; TAZOE, Y.; VYAS, P.; YANO, S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.57, n.2, p.343-354, 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.
- TOMÁS, M.; FLEXAS, J.; COPOLOVICI, L.; GALMÉS, J.; HALLIK, L.; MEDRANO, H.; RIBAS-CARBÓ, M.; TOSENS, T.; VISLAP, V.; NIINEMETS, U. Importance of leaf anatomy in determining mesophyll diffusion conductance to CO₂ across species: quantitative limitations and scaling up by models. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v.64, n.8, p.2269-2281, 2013.
- TUKEY, J.W. Comparing individual means in the analysis of variance. **Biometrics**, Malden, v.5, n.1, p.99-114, 1949.
- VALLADARES, F.; NIINEMETS, U. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v.39, p.237-257, 2008.
- VENEKLAAS, E.J.; POORTER, L. Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. In: LAMBERS, H.; POORTER, H.; VAN VUUREN, M.M.I. (Ed.) **Inherent variation in plant growth**: physiological mechanisms and ecological consequences. Leiden: Backhuys, 1998. p.337-361.

Anatomia foliar de plantas jovens de erva-mate...

YANO, S.; TERASHIMA, I. Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. Plant, **Cell and Environment**, Malden, v.27, n.6, p.781-793, 2004.

FERMINO JUNIOR, P. C. P.; FOCKINK, G. D. (2017)

YEATS, T.H.; ROSE, J.K.C. The formation and function of plant cuticles. **Plant Physiology**, Waterbury, v.163, p.5-20, 2013.