



PLASTICIDADE FENOTÍPICA DE CARACTERES MORFOFISIOLÓGICOS E REFLEXÃO ESPECTRAL DE FOLHAS DE *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil

Leonardo Ribeiro¹, Alexandre Ten Caten², Paulo Cesar Poeta Fermino Junior²

1. Biólogo e Mestre em Ciências (PPGEAN) pela Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Curitiba-SC, Brasil.
2. Professor da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC), Curitiba-SC, Brasil. paulo.fermino@ufsc.br

Recebido em: 15/02/2020 – Aprovado em: 15/03/2020 – Publicado em: 30/03/2020
DOI: 10.18677/EnciBio_2020A16

RESUMO

A erva-mate (*Ilex paraguariensis*) é uma espécie utilizada como matéria prima para chás e chimarrão, sendo seu consumo muito popular. As espécies arbóreas podem aclimatar-se às variações das condições ambientais por meio de mudanças morfofisiológicas. O objetivo do trabalho foi avaliar as variações morfofisiológicas e a resposta espectral de folhas de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. nos ecossistemas de agrofloresta e Floresta Ombrófila Mista secundária em diferentes períodos sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina. Os tecidos foliares foram observados e mensurados em microscopia de luz. As respostas espectrais foram obtidas com auxílio de espectrorradiômetro. O maior índice de plasticidade fenotípica foi obtido para as concentrações de clorofilas totais. As características relacionadas aos estômatos (comprimento, 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, embasando a aclimação da espécie.

PALAVRAS-CHAVE: aclimação, espectroradiometria, variação estrutural.

PHENOTYPIC PLASTICITY OF LEAVES MORPHOPHYSIOLOGICAL CHARACTERS AND SPECTRAL REFLECTANCE OF *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil

ABSTRACT

Erva mate (*Ilex paraguariensis*) is a species used as raw material for teas and chimarrão, and its consumption is very popular. Tree species can acclimate to changes in environmental conditions through morphophysiological changes. The objective of the work was to evaluate the morphophysiological variations and the spectral response of leaves of *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. in agroforestry and secondary mixed rainforest ecosystems in different seasonal periods in the mountainous region of Santa Catarina. Leaf tissues were observed and measured under light microscopy. The spectral responses were obtained with the aid of a spectroradiometer. The highest index of phenotypic plasticity was obtained for the concentrations of total chlorophylls. The characteristics related to the stomata (length, width of the stomatal pore and density) presented the highest indexes of

plasticity among the anatomical parameters evaluated. The spectral signature of reflectance showed significant differences in relation to seasonality. In *I. paraguariensis*, leaf structural and physiological parameters undergo significant variations in different ecosystems and seasonal periods, supporting the acclimatization of the species.

KEYWORDS: structural variation, acclimation, spectroradiometry.

INTRODUÇÃO

A espécie *Ilex paraguariensis*, conhecida popularmente como 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 (SILVA et al., 2018). 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. A espécie suporta sombra em qualquer idade, tolerando luz e frio na idade adulta. 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 da cadeia produtiva (STUEPP et al., 2017).

O sistema produtivo da erva-mate mantém-se concentrado em pequenos produtores, utilizando-se da mão de obra familiar para a produção. 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. 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 (AMEZTEGUI et al., 2017). Os efeitos da luz e da temperatura nas folhas sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas dependem da intensidade e dos períodos sazonais (CASAL; QUESTA, 2018).

A folha é o principal órgão fotossintetizante da planta sensível à intensidade e qualidade da luz, e isso as torna especialmente vulneráveis a extremos ambientais (ICHIRO et al., 2016). Alterações na anatomia da folha constituem aspectos decisivos na capacidade de aclimação das espécies expostas a diferentes condições de ambiente (CARRIQUI et al., 2019). A incidência de luz nas folhas promove interações físicas dependentes da estrutura celular das folhas (XIAO et al., 2016). A quantidade de energia absorvida, transmitida ou refletida pelas folhas, 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 (RIBEIRO et al., 2019). A reflectância espectral da vegetação é uma forma de obtenção de informações, no qual seu comportamento espectral (350 a 2500 nm) é uma descrição dos seus constituintes (PONZONI; SHIMABUKURU, 2010). Na região do visível do espectro eletromagnético, a resposta espectral corresponde a uma baixa reflectância devido a absorção da radiação incidente pela clorofila e carotenóides. No entanto, na região do infravermelho próximo ocorre uma alta reflectância devido a estrutura celular da folha, com padrões distintos em razão de estresses (PONZONI; SHIMABUKURU, 2010).

A capacidade de um genótipo em expressar a amplitude dos caracteres adaptativos em resposta às variações ambientais é conhecida como plasticidade fenotípica (BRADSHAW, 2006). Espécies mais plásticas têm maior chance de sobreviver às condições contrastantes do ambiente, em virtude da capacidade de adaptações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (BASTIAS et al., 2018). 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.

O objetivo do trabalho foi avaliar as variações estruturais e a resposta espectral de folhas de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. nos ecossistemas de agrofloresta e Floresta Ombrófila Mista secundária em diferentes períodos sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina.

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo fica localizada na mesorregião serrana do Estado de Santa Catarina no município de Curitibaanos (SC), 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 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.

Foram utilizadas as folhas (lâminas foliares), totalmente expandidas, do 3º ao 5º nó dos ramos medianos de cada planta, de indivíduos adultos de *Ilex paraguariensis*, coletadas no final dos períodos sazonais de inverno e verão em dois ecossistemas. Um ecossistema foi o fragmento de Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) em estágio sucessional intermediário, com intensidade luminosa variando de 15 a 230 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de fótons, e o outro ecossistema, foi o sistema agroflorestal (SAF) próximo ao fragmento florestal com 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*) a erva mate (*Ilex paraguariensis*), entre outras espécies (BARBOSA, 2017), com intensidade luminosa variando de 290 a 1115 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ de fótons. Foram coletadas 30 folhas de três indivíduos de cada ecossistema em cada período sazonal.

Para as análises dos estômatos em vista frontal, lâminas temporárias foram preparadas a partir de secções paradérmicas de zonas intercostais da região mediana de folhas, seccionadas à mão livre, com auxílio de lâmina de aço e observadas em microscopia de luz. As análises consistiram na determinação da densidade estomática, dimensões dos estômatos e do poro estomático. Para a determinação das espessuras dos tecidos da lâmina foliar foram preparadas lâminas permanentes. Fragmentos do terço médio de lâminas foliares (0,5 cm²) foram fixados em FAA 70 por 24h, e conservados em etanol a 70% (JOHANSEN, 1940). Em seguida foram desidratadas em etanol e incluídas em parafina histológica e os blocos seccionados em micrótomo de rotação Leica – RM 2125 RT, com 8 μm de espessura. A coloração das lâminas foi feita com safranina/fast-green, e posteriormente, montou-se entre lâmina-lamínula com bálsamo do Canadá sintético. As análises histológicas foram feitas em Microscópio Óptico, modelo Olympus BX53,

com sistema digital de captura de imagem e mensuração com o software Cell Sens Standard®.

A área foliar foi calculada comparando-se o contorno de lâminas foliares desenhadas em papel com peso de áreas conhecidas do mesmo papel. A massa fresca (MF) das folhas foi determinada em balança digital. Em seguida, as folhas foram secas (60°C por 48h) para obter a massa seca (MS). A suculência foliar (SF) foi calculada usando a equação $SF = (MF - MS) / AF$, sendo AF a área foliar. 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: Clorofila *a* (Chla) = $[(12,19 \times A_{665}) - (3,45 \times A_{649})]$; Clorofila *b* (Chlb) = $[(21,99 \times A_{649}) - (5,32 \times A_{665})]$; Clorofilas totais = (Chla + Chlb) e Carotenoides totais = $[(1.000 \times A_{480}) - (2,14 \times Chla) - (70,16 \times Chlb)] / 220$. Foram realizadas cinco repetições para cada condição avaliada.

O índice de plasticidade fenotípica (IP) foi calculado para cada parâmetro morfométrico e fisiológico avaliado, 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.

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 modelo Field Spec HandHeld II. As leituras foram realizadas em três folhas de quatro plantas diferentes do ecossistema de floresta secundária (FS), e também em três folhas de quatro plantas do ambiente do SAF. As leituras foram realizadas em todas as folhas, sempre na face adaxial, totalizando 12 medidas para cada ecossistema. 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*, no qual aplicou-se a derivada de Savitzky-Golay para suavização de dados, eliminando ruídos das assinaturas.

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).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A área foliar de *Ilex paraguariensis* não apresentou diferenças estatisticamente significativas entre as condições de sistema agroflorestal (SAF) e Floresta Ombrófila Mista secundária (FS), bem como, entre os períodos sazonais de inverno e verão (Tabela 1). Com relação a suculência foliar e a massa fresca, as folhas de plantas no SAF são mais suculentas do que na FS, em ambas as estações. 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.

TABELA 1 – 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.

	ÁREA FOLIAR (cm ²)		SUCULÊNCIA FOLIAR (g/cm ²)		MASSA FRESCA (g)		MASSA SECA (g)	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Invern	Verão	Inverno	Verão
SAF	45,94 aA	44,48 aA	1,65 aA	1,47 aA	1,66 aA	1,49 aA	0,42 aA	0,57 bA
FS	45,49 aA	39,13 aA	1,07 aB	0,99 aB	1,08 aB	0,99 aB	0,42 aA	0,38 aB

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

Espécies que se desenvolvem sob alta luminosidade tendem a apresentar folhas com áreas menores, o que proporciona um aumento na convecção de calor dissipado, de modo a evitar o superaquecimento do mesofilo foliar e impedir a desidratação pelas altas taxas de transpiração (ICHIRO et al., 2016). Em folhas de *Ilex paraguariensis*, a oscilação de luminosidade e a dinâmica de circulação de ar entre os diferentes ecossistemas a que estavam expostas, não foi suficiente para causar alterações significativas na área foliar da espécie. Entretanto, a maior massa fresca em folhas no SAF indica maior retenção de água, sendo uma importante estratégia adaptativa em ambientes mais iluminados, evitando o estresse hídrico (FERMINO JR.; FOCKINK, 2017). 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.

Os estômatos em folhas de plantas adultas de *Ilex paraguariensis* apresentaram distribuição apenas na face abaxial, caracterizando as folhas como hipoestomáticas. Dickison (2000) salienta que o posicionamento dos estômatos na superfície abaxial das folhas é um fator relevante para a redução das taxas de transpiração, como ocorre em *I. paraguariensis*.

A densidade estomática foi menor no verão do que no inverno em indivíduos de ambos os ecossistemas (Tabela 2). 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).

TABELA 2 – Densidade estomática e dimensões do poro estomático em folhas de *Ilex paraguariensis* em diferentes ecossistemas e sazonais na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária.

	DENSIDADE ESTOMÁTICA (est./mm ²)		COMPRIMENTO DO PORO ESTOMÁTICO (µm)		LARGURA DO PORO ESTOMÁTICO (µm)	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
SAF	561,2 aA	289,2 bA	19,8 bA	30,6 aA	5,38 bA	6,88 aA
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%.

Não existiram diferenças na densidade estomática (Figura 1) nas folhas quando se comparam os ecossistemas de SAF (com maior luminosidade) e de FS

(com menor luminosidade). Em estudos da anatomia de folhas de plantas jovens de *Ilex paraguariensis* sob diferentes níveis de luminosidade, Fermino Jr. e 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 Aragão et al. (2014) e Novelli et al. (2015).

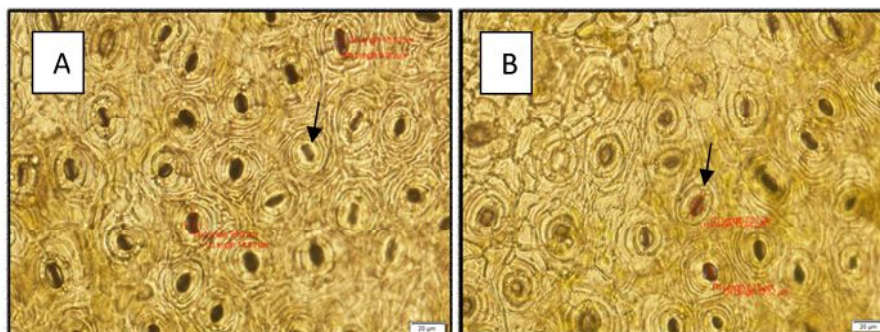


FIGURA 1– Vista frontal da epiderme da face abaxial de folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos adultos na mesorregião Serrana de Santa Catarina. A. Folhas de indivíduos no Sistema Agroflorestal (SAF); B. Folhas de indivíduos na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS). Setas indicam os estômatos. Fonte: Ribeiro (2019).

Alterações no comprimento e na largura do poro estomático (Tabela 2) foram observadas. A dimensão do poro estomático em folhas de plantas adultas de *I. paraguariensis* apresentou diferenças na estação de verão, um período do ano com maior temperatura média, maior radiação solar global e maior transpiração. 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.

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. 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).

A espessura da cutícula na face adaxial, exposta diretamente a radiação solar, apresentou diferenças significativas (Tabela 3). 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.

TABELA 3 – Espessura da cutícula e da epiderme de folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos em diferentes ecossistemas na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária.

	CUTÍCULA ADAXIAL (µm)		CUTÍCULA ABAXIAL (µm)		EPIDERME ADAXIAL (µm)		EPIDERME ABAXIAL (µm)	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
SAF	2,2 bA	3,7 aA	1,6 aA	1,9 aA	12,0 aA	12,8 aA	6,0 aA	5,9 aA
FS	2,2 aA	2,3 aB	1,5 aA	1,7 aA	11,6 aA	11,5 aA	5,9 aA	6,3 aA

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

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 2) nas faces adaxial e abaxial não apresentaram diferenças significativas entre os ecossistemas, e nem entre as estações.

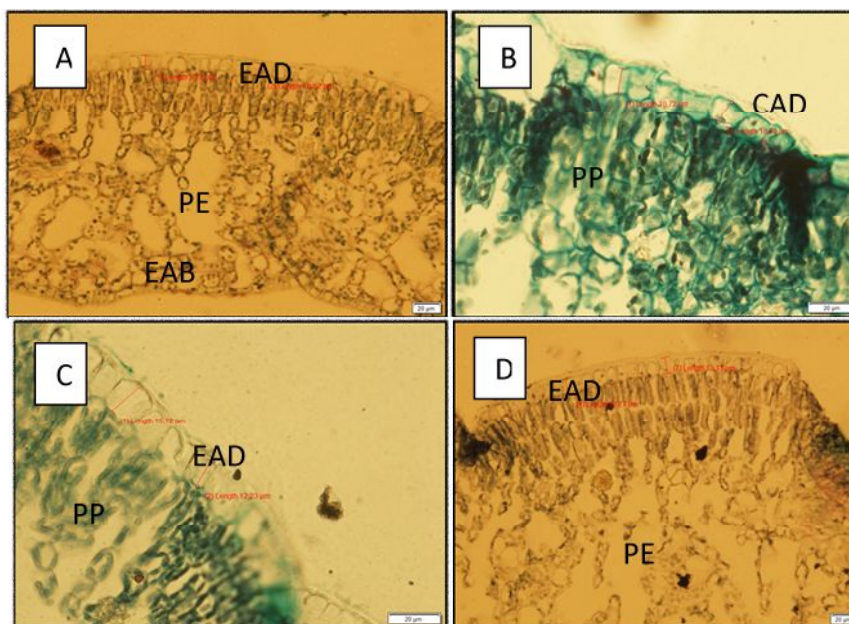


FIGURA 2 – Secções transversais de folhas de *Ilex paraguariensis* em diferentes ecossistemas na mesorregião serrana de Santa Catarina. A. Folhas em Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) no verão; B. Face adaxial de folhas em Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) no inverno; C. Face adaxial de 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: Ribeiro, L. (2019).

O aspecto ecológico do espessamento da cutícula relaciona-se à redução da perda de água, principalmente, nas folhas expostas diretamente à radiação solar (DOMINGUEZ et al., 2017). 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.

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 4). 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 4 – Espessuras dos tecidos do mesofilo de folhas de *Ilex paraguariensis* de indivíduos em diferentes ecossistemas na mesorregião serrana de Santa Catarina. Legenda: SAF = Sistema Agroflorestal; FS= Floresta Ombrófila Mista secundária.

	LÂMINA FOLIAR		MESOFILO		PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO		PARÊNQUIMA ESPONJOSO	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
SAF	294,4 aA	260,6 aA	224,1 aA	196,1 bA	74,0 aA	72,1 aA	153,0 aA	150,3 aA
FS	277,7 aA	218,9 bB	209,4 aA	162,7 bA	44,5 aB	54,9 aB	139,7 aA	149,8 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 2) em plantas no SAF do que em plantas na FS, tanto no inverno quanto no verão (Tabela 4). 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).

Para Ichiro et al. (2016), a anatomia da folha é altamente especializada na absorção de luz, com desenvolvimento do parênquima paliçádico em múltiplas camadas, com células longas, possibilita maior capacidade fotossintética. 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 (FERMINO JR.; FOCKINK, 2017), corroborando com o presente estudo. 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 *Eugenia luschnathiana* o parênquima paliçádico em folhas de sol foi mais espesso em folhas de sol quando comparados a folhas de sombra em ambas as estações seca e chuvosa (LEMOS et al., 2018). De maneira semelhante, entretanto, existe relato na literatura sobre o efeito da sazonalidade no espessamento do parênquima paliçádico em folhas de cultivares de cafeeiro 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.

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 5). Em folhas de indivíduos na FS, a concentração de clorofila *a* foi maior no inverno do que no verão.

TABELA 5 – Teores de clorofilas e carotenóides 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.

	CLOROFILA A (mg.cm ²)		CLOROFILA B (mg.cm ²)		CLOROFILA TOTAL (mg.cm ²)		CAROTENÓIDES (mg.cm ²)		Razão Clor.a/b	
	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão	Inverno	Verão
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 5), 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 5), 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; MARENCO, 2008). No presente estudo com *I. paraguariensis*, o efeito dos diferentes ecossistemas SAF e FS não expressou diferenças nas concentrações de clorofilas *a*, *b* e carotenóides, 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, menor precipitação anual, menor evapotranspiração e menor temperatura média, 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 aclimação nessa espécie no sentido de aumentar a captura de luminosidade em condições de baixa disponibilidade.

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), e *Hymenaea courbaril* L. (PORTES et al. 2010). 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). 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.

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 6). 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 6 – 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	Parâmetros avaliados	IP
Clorofila Total	0,64	Massa Seca	0,33
Comprimento do Poro Estomático	0,48	Clorofila A	0,30
Densidade Estomática	0,45	Mesofilo	0,27
Largura do Poro Estomático	0,41	Lâmina Foliar	0,26
Cutícula Adaxial	0,41	Cutícula Abaxial	0,18
Parênquima Paliçádico	0,40	Área Foliar	0,15
Clorofila B	0,40	Epiderme Adaxial	0,11
Massa Fresca	0,40	Parênquima Esponjoso	0,09
Suculência Foliar	0,40	Epiderme Abaxial	0,01
Carotenoides	0,39		

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). 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 (GRATANI, 2014).

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 (Figura 3).

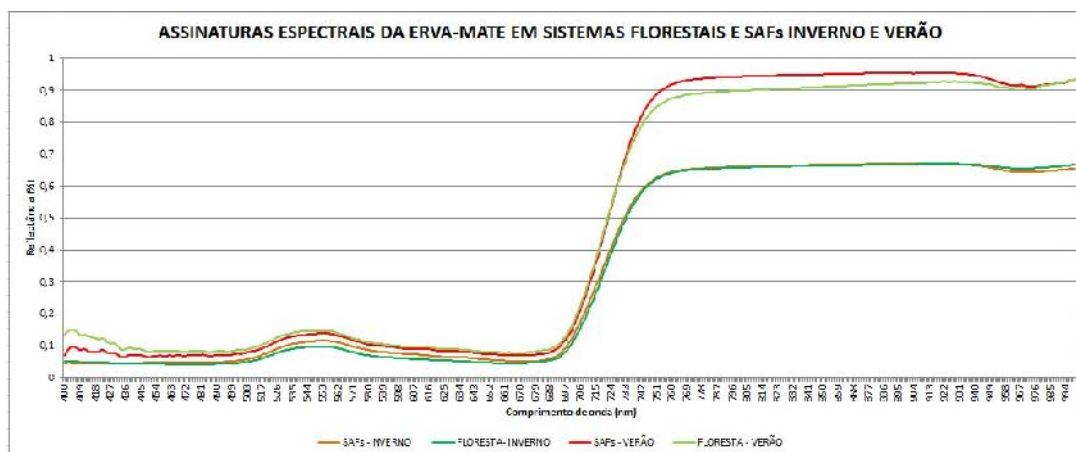


FIGURA 3 – Respostas espectrais de folhas de *Ilex paraguariensis* na mesorregião serrana de Santa Catarina nos ecossistemas de Sistema Agroflorestal (SAF) e na Floresta Ombrófila Mista secundária (FS) nos períodos sazonais de inverno (2017) e verão (2018). Fonte: Ribeiro, L. (2019).

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%. Os resultados obtidos com a análise do espectrorradiômetro 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. A interação entre a radiação eletromagnética e a estrutura celular da folha ocorre em função da composição, morfologia e estrutura interna. A quantidade de energia absorvida, transmitida ou refletida pelas folhas destaca Machado et al. (2015), 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.

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. 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.

CONCLUSÕES

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.

REFERÊNCIAS

AMEZTEGUI, A.; PAQUETTE, A.; SHIPLEY, B.; HEYM, M.; MESSIER, C.; GRAVEL, D. Shade tolerance and the functional trait: demography relationship in temperate and boreal forests. **Functional Ecology**, v.31, n.3, p.821-830, 2017. Disponível em:< <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/1365-2435.12804>> DOI: doi.org/10.1111/1365-2435.12804

AMORIM, M.W.; MELO JUNIOR, J.C.F. Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. **Rodriguésia**, v.68, n.2, p.545-555, 2017. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S2175-78602017000200545&script=sci_arttext> DOI: doi.org/10.1590/2175-7860201768217

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**, v.38, n.4, p.631-639, 2014. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0100-67622014000400006&script=sci_arttext> DOI: doi.org/10.1590/S0100-67622014000400006

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. Disponível em:< <https://revistas.ufpr.br/agraria/article/view/46290>> DOI: doi.org/10.5380/rsa.v17i2.46290

BASTIAS, C.C.; VALLADARES, F.; RICOTE, N.; BENAVIDES, R. Local canopy diversity does not influence phenotypic expression and plasticity of tree seedlings exposed to different resource availabilities. **Environmental and Experimental Botany**, v.156, n.1, p.38-47, 2018. Disponível em:< <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0098847218306397>> DOI: doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.023

BRADSHAW, A. D. Unravelling phenotypic plasticity: why should we bother? **New Phytologist**, v. 170, n. 4, p. 644-648, 2006. Disponível em:< <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2006.01761.x>> DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01761.x.

CARRIQUI, M.; DOUTHE, C.; MOLINS, A.; FLEXAS, J. Leaf anatomy does not explain apparent short-term responses of mesophyll conductance to light and CO₂ in tobacco. **Physiologia Plantarum**, v.165, n.3, p.604-618, 2019. Disponível em:< <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/ppl.12755>>DOI:doi.org/10.1111/ppl.12755

CASAL, J.J.; QUESTA, J.I. Light and temperature cues: multitasking receptors and transcriptional integrators. **New Phytologist**, v.217, n.3, p.1029-1034, 2018. Disponível em:< <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.14890>> DOI: doi.org/10.1111/nph.14890

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

DOMINGUEZ, E.; HEREDIA-GUERRERO, J.A.; HEREDIA, A. The plant cuticle: old challenges, new perspectives. **Journal of Experimental Botany**, v.68, n.19, p.5251-5255, 2017. Disponível em:< <https://academic.oup.com/jxb/article/68/19/5251/4609274>>DOI: doi.org/10.1093/jxb/erx389

FERMINO JUNIOR, P.C.P.; FOCKINK, G.D. Anatomia foliar de plantas jovens de erva mate (*Ilex paraguariensis* A.St.Hil.) sob diferentes níveis de sombreamento. **Scientia Agraria Paranaensis**, v.16, n.3, p.335-341, 2017. Disponível em:< <http://e-revista.unioeste.br/index.php/scientiaagraria/article/view/15298>> DOI: doi.org/10.18188/1983-1471/sap.v16n3p335-341

FERREIRA, D.F. **Programa Sisvar.exe: sistema de análise de variância**. Versão 3.04. Lavras, 2015.

FREITAS, J. C. D. O.; ALMEIDA, A.-A. F.; LAGO, M. F.; SOUZA, M. M.; SOUZA JÚNIOR, J. O. Características morfofisiológicas de plantas clonais de *Passiflora alata* crescidas em diferentes doses de nitrogênio e níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 34, n. 3, p. 859-872, 2012. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0100-29452012000300028&script=sci_arttext&tlng=pt> DOI: doi.org/10.1590/S0100-29452012000300028

GRATANI, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. **Advances in Botany**, v.313, n.1, p.1-17, 2014. Disponível em:< <https://www.hindawi.com/journals/abot/2014/208747/>> DOI: doi.org/10.1155/2014/208747

HISCOX, J.D.; ISRAELSTAM, G.F. A method for extraction of chlorophyll from leaf tissue without maceration. **Canadian Journal of Botany**, v.57, p. 1332-1334, 1979.

Disponível em:< <https://www.nrcresearchpress.com/doi/abs/10.1139/b79-163#.XjA0Ws5KiUk>> DOI: doi.org/10.1139/cjb-2019-0187

ICHIRO, T.; HIROKI, O.; TAKASHI, F.; RIICHI, O. Light environment within a leaf. II. Progress in the past one-third century. **Journal of Plant Research**, v.129, n.3, p.353-363, 2016. Disponível em:< <https://link.springer.com/article/10.1007/s10265-016-0808-1>> DOI: 10.1007/s10265-016-0808-1

JESUS, S. V.; MARENCO, R. A. O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. **Acta Amazonica**, v.38, n.4, p.815-818, 2008. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0044-59672008000400029&script=sci_arttext&lng=pt> DOI: doi.org/10.1590/S0044-59672008000400029

JOHANSEN, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw Hill Book Company, Inc. 523p.

KOŁODZIEJEK, J.; GLINSKA, S.; MICHLEWSKA, S. Seasonal leaf dimorphism in *Potentilla argentea* L. var. *tenuiloba* (Jord.) Sw. (Rosaceae). **Acta Botanica Croatia**, v.74, n.1, p.53-70, 2015. Disponível em:< https://hrcak.srce.hr/index.php?show=clanak&id_clanak_jezik=203109> DOI: 10.1515/botcro-2015-0012

LEMOS, V.O.T.; LUCENA, E.M.P.; BONILLA, O.H.; EDSON-CHAVES, B.; CASTRO, M.A.; SAMPAIO, V.S. Ecological anatomy of *Eugenia luschnathiana* (O.Berg) Klotzsch ex B.D.Jacks. (Myrtaceae) leaves in the Restinga region, state of Ceara. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v.40, n.5, p.1-14, 2018. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0100-29452018000400201&script=sci_arttext> DOI:doi.org /10.1590/0100-29452018696

MACHADO, C.C.C.; CORREA, P.G.; GALVÍNCIO, J.D.; PIMENTEL R.M.M. Relação entre parâmetros hídricos e morfoanatômicos foliares e o comportamento espectral de espécies da caatinga utilizando imagem de satélite (Thematic mapper landsat 5). **Revista de Geografia (UFPE)**, v.32, n.1, p.208-220, 2015. Disponível em:< <https://periodicos.ufpe.br/revistas/revistageografia/issue/view/Vol.32%2C%20No%2>>

MELO-JUNIOR, J.C.F.; MATILDE DA SILVA, M.; AMORIM, M.W.; TUSSOLINI, E.G.R. Adaptações estruturais de sete espécies ciófitas arbustivas de Floresta Ombrófila Densa. **Hoehnea**, v.44, n.2, p.193-201, 2017. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S2236-89062017000200193&script=sci_arttext> DOI: doi.org/10.1590/2236-8906-77/2016

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**, v.37, n.4, p.934-942, 2015. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0100-29452015000400934&lng=en&nrm=iso&lng=pt> DOI: doi.org/10.1590/0100-2945-205/14

PONZONI, F. J; SHIMABUKURO, Y. E. **Sensoriamento Remoto no Estudo da Vegetação**. São José dos Campos/SP: Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais – INPE, 127p., 2010.

PORTES, M.T., DAMINELI, D.S.C., ROBEIRO, R, MONTEIRO, J.A.F. & SOUZA, G.M. 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 of Biology**, v.70, n.1, p.75-83, 2010. Disponível em:<http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S1519-69842010000100011&script=sci_arttext> DOI: doi.org/10.1590/S1519-69842010000100011

QUEIROZ-VOLTAN, R.B.; NARDIN, C.F.; FAZUOLI, L.C.; BRAGHINI, M.T. Caracterização da anatomia foliar de cafeeiros arábica em diferentes períodos sazonais. **Biotemas**, v.27, n.4, p.1-10, 2014. Disponível em:<<https://periodicos.ufsc.br/index.php/biotemas/article/view/32525>> DOI: doi.org/10.5007/2175-7925.2014v27n4p1

RIBEIRO, J.E.S.; FIGUEIREDO, F.R.A.; COELHO, E.S.; ALBUQUERQUE, M.B. Morphophysiological aspects of young *Calotropis procera* plants submitted to different shading levels. **Scientia Plena**, v.15, n.11, p.1-10, 2019. Disponível em:<<https://scientiaplena.emnuvens.com.br/sp/article/view/5020>> DOI: doi.org/10.14808/sci.plena.2019.112401

SILVA, M.A.F; HIGUCHI, P.; SILVA, A.C. Impacto de mudanças climáticas sobre a distribuição geográfica potencial de *Ilex paraguariensis*. **Rodriguésia**, v.69, n.4, p.2070-2079, 2018. Disponível em:< http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S2175-78602018000402069&script=sci_arttext DOI: doi.org/10.1590/2175-7860201869437

STUEPP, C.A.; BITENCOURT, J.; WENDLING, I.; KOEHLER, H.S.; ZUFFELLATO-RIBAS, K.C. Métodos de resgate e idades cronológicas de plantas matrizes no enraizamento de brotações epicórmicas de *Ilex paraguariensis*. **Ciência Florestal**, v.27, n.4, p.1409-1413, 2017. Disponível em:<<https://www.redalyc.org/pdf/534/53453782026.pdf>> DOI: doi.org/10.5902/1980509830223

VALLADARES F., WRIGHT S.J., LASSO E., KITAJIMA K. Y PEARCY R.W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v.81, n.5, p.1925-1936, 2000. Disponível em:<[https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/0012-9658\(2000\)29081%5B1925%3APPRTLO%5D2.0.CO%3B2](https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/0012-9658(2000)29081%5B1925%3APPRTLO%5D2.0.CO%3B2)> DOI: doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2

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. Disponível em:<<https://academic.oup.com/treephys/article/25/8/1041/1653121>> DOI: doi.org/10.1093/treephys/25.8.1041

XIAO, Y.; THOLEN, D.; ZHU, X. The influence of leaf anatomy on the internal light environment and photosynthetic electron transport rate: exploration with a new leaf ray tracing model. **Journal of Experimental Botany**, v.67, n.21, p.6021-6035, 2016. Disponível em:< <https://academic.oup.com/jxb/article/67/21/6021/2738939>> DOI: doi.org/10.1093/jxb/erw359