

UNIVERSIDADE TECNOLÓGICA FEDERAL DO PARANÁ
DEPARTAMENTO ACADÊMICO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

BRUNA VALÉRIA GIL

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE MUDAS DE *Eugenia*
uniflora EM CONDIÇÕES DE SOMBREAMENTO**

DISSERTAÇÃO

PATO BRANCO
2019

**UNIVERSIDADE TECNOLÓGICA FEDERAL DO PARANÁ
DEPARTAMENTO ACADÊMICO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA**

BRUNA VALÉRIA GIL

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE MUDAS DE *Eugenia
uniflora* EM CONDIÇÕES DE SOMBREAMENTO**

DISSERTAÇÃO

PATO BRANCO

2019

BRUNA VALÉRIA GIL

**RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE MUDAS DE *Eugenia*
uniflora EM CONDIÇÕES DE SOMBREAMENTO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Câmpus Pato Branco, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Agronomia - Área de Concentração: Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Moeses Andigo Danner

Coorientador: Prof. Dr. Valdir Marcos Stefenon

PATO BRANCO

2019

G463r

Gil, Bruna Valéria

Respostas morfofisiológicas de mudas de *Eugenia uniflora* em condições de sombreamento / Bruna Valéria Gil. -- 2019.

56 f. : il. ; 30 cm

Orientador: Prof. Dr. Moeses Andriago Danner

Coorientador: Prof. Dr. Valdir Marcos Stefenon

Dissertação (Mestrado) - Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Pato Branco, 2019

Bibliografia: f. 46 – 56

1. Pitanga – Cultivo. 2. Radiação solar. 3. Fotossíntese. 4 Morfologia. I. Danner, Moeses Andriago, orient. II. Stefenon, Valdir Marcos, coorient. III. Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Programa de Pós-Graduação em Agronomia. IV. Título.

CDD 22. ed. 630

Ficha Catalográfica elaborada por:
Suélem Belmudes Cardoso CRB9/1630
Biblioteca da UTFPR Câmpus Pato Branco



Ministério da Educação
Universidade Tecnológica Federal do Paraná
Câmpus Pato Branco
Diretoria de Pesquisa e Pós-Graduação
Programa de Pós-Graduação em Agronomia



TERMO DE APROVAÇÃO

Título da Dissertação n° XXX

RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS DE MUDAS DE *Eugenia uniflora* EM CONDIÇÕES DE SOMBREAMENTO

por

BRUNA VALÉRIA GIL

Dissertação apresentada às 13 horas 30 min. do dia 18 de fevereiro de 2019 como requisito parcial para obtenção do título de MESTRE EM AGRONOMIA, Linha de Pesquisa – Horticultura, Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção vegetal) da Universidade Tecnológica Federal do Paraná, Câmpus Pato Branco. A candidata foi arguida pela Banca Examinadora composta pelos membros abaixo designados. Após deliberação, a Banca Examinadora considerou o trabalho APROVADO.

Banca examinadora:

Prof. Dr. Leandro Galon
UFFS

**Profa. Dra. Anelise Tessari
Perboni**
UTFPR

Prof. Dr. Moeses Andriago Danner
UTFPR
Orientador

Prof. Dr. Alcir José Modolo
Coordenador do PPGA

“O Termo de Aprovação, devidamente assinado, encontra-se arquivado na Coordenação do Programa”

A minha família,
Ao meu amor,
A todos que me apoiaram

Dedico

AGRADECIMENTOS

Minha imensa gratidão:

A Deus, pois me permitiu chegar até aqui com saúde, sabedoria e paz. Ele quem me concedeu vitórias e chances de recomeçar quando eu tropecei.

Aqueles que sempre me mostraram a importância de estudar para buscar um futuro melhor, meus pais, Valtencir e Sueli. Jamais mediram esforços para que eu realizasse mais este sonho, além de me conceder todo amor, carinho, apoio, encorajamento e os ensinamentos que formaram os alicerces da minha vida.

Aos meus irmãos, Heloisa, Beatriz e Giovani por estarem sempre ao meu lado.

Ao meu orientador Dr. Moeses Andriago Danner pela orientação, amizade, por todo o ensinamento durante esses anos de convivência e pelo exemplo de trabalho e dedicação à pesquisa.

A pessoa que escolhi pra ser minha companheira nas horas boas e ruins. Obrigada por todo amor, carinho e compreensão por minha ausência em alguns momentos. Têm sido maravilhoso dividir minha vida contigo.

Aos meus amigos e colegas do Grupo de Estudos em Fruteiras Nativas do Sul do Brasil. Amanda por toda amizade nesses anos de convivência e trabalho. Silvia e Pertille pelo auxílio com as análises estatísticas.

Ao meu coorientador, professor Dr. Valdir Marcos Stefenon pelas contribuições.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa.

Enfim, a todos que direta ou indiretamente fizeram parte da minha formação e contribuíram para a realização deste sonho, meus sinceros agradecimentos.

“É melhor lançar-se em busca de conquistas grandiosas, mesmo expondo-se ao fracasso, do que alinhar-se com os pobres de espírito, que nem gozam muito nem sofrem muito, porque vivem numa penumbra cinzenta, onde não conhecem nem vitória, nem derrota” (THEODORE ROOSEVELT, 1924).

RESUMO

GIL, Bruna Valéria. Respostas morfofisiológicas de mudas de *Eugenia uniflora* em condições de sombreamento. 56 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção vegetal), Universidade Tecnológica Federal do Paraná. Pato Branco, 2019.

As plantas possuem uma notável capacidade de alterar seu fenótipo em resposta às condições de luz altamente heterogêneas que comumente encontram em ambientes naturais. *Eugenia uniflora* tem sido tradicionalmente considerada como exigente em sol. Para testar a hipótese de aclimatação da espécie em ambientes sombreados, determinou-se o crescimento, acúmulo de massa seca, alocação de biomassa, morfologia das folhas, conteúdo de clorofila e carotenoides, parâmetros de trocas gasosas foliares (assimilação líquida de CO₂, condutância estomática, taxa de transpiração e concentração intercelular de CO₂), os parâmetros de fluorescência da clorofila *a* (fluorescência mínima, fluorescência máxima, rendimento quântico efetivo do PSII e taxa de transporte de elétrons) ao longo de um gradiente de intensidade luminosa em mudas de *E. uniflora*. As mudas foram cultivadas por 21 meses em quatro níveis de sombreamento: 0% (pleno sol), 30%, 50% e 80% de interceptação da radiação solar. Mudas cultivadas sob pleno sol e 30% de sombra acumularam significativamente mais massa seca do que as mudas cultivadas em 50% e 80% de sombra durante o período de estudo. A maior área foliar e área foliar específica foram obtidas em mudas cultivadas sob 50% de sombreamento, enquanto o número de folhas por planta foi maior nas plantas cultivadas sob pleno sol. O teor de clorofila *a* e total foi maior nas folhas dos tratamentos sob sombreamento, enquanto a concentração de clorofila *b* e teor de carotenoides não foram afetadas pela intensidade de sombreamento. O nível de 80% de sombreamento limitou a assimilação líquida de CO₂ e a taxa de transporte de elétrons. A condutância estomática e taxa de transpiração foram maiores sob 50% de sombreamento, e a concentração intercelular de CO₂ não diferiu entre os tratamentos. *E. uniflora* apresenta algumas características de aclimatação a diferentes intensidades de radiação solar, principalmente por meio de modificações em características fisiológicas, morfológicas, em relação às folhas e aparato fotossintético. Em conclusão, sugere-se as condições de pleno sol à 30% de sombreamento como ótimas para o cultivo de *E. uniflora*. Com base nos resultados *E. uniflora* pode ser classificada como planta de sol facultativa.

Palavras-chave: Pitangueira. Radiação solar. Fotossíntese. Pigmentos fotossintetizantes. Trocas gasosas. Morfologia das folhas.

ABSTRACT

GIL, Bruna Valéria. Morphophysiological responses of *Eugenia uniflora* seedlings under shading conditions. 56 f. Dissertation (Masters in Agronomy) - Graduate Program in Agronomy (Concentration Area: Crop), Federal University of Technology Paraná. Pato Branco, 2019.

Plants have a remarkable ability to change their phenotype in response to highly heterogeneous light conditions, normally found in the natural environments. *Eugenia uniflora* has been considered as very demanding in relation to light. To test the acclimation. Hypothesis of species in shaded environments were analyzed the growth of the plant, accumulation of dry mass, biomass allocation, leaf morphology, content of chlorophyll and carotenoids, gas exchange parameters of photosynthetic (assimilation of CO₂, stomatal conductance, rate of transpiration, internal carbon dioxide concentrations). The chlorophyll a fluorescence parameters (minimum fluorescence, maximum fluorescence, effective quantum yield of PSII and electron transport rate), along a gradient of luminous intensity in seedlings of *E. uniflora*. The seedlings were cultivated for 21 months at under different levels of shading: 0% (full sun), 30%, 50% and 80% of solar radiation interception. Seedlings grown under full sun and 30% shade accumulated significantly more dry mass than the seedlings grown in 50% and 80% shade, during the study period. The largest leaf size and specific leaf area were obtained in seedlings grown under 50% shade, while cultivated plants under full sun presented more number of leaves. The chlorophyll a and total chlorophyll were higher in the leaves under shading, while the concentration of chlorophyll b and carotenoid content were not affected by different shading. The level of 80% shading limited the net assimilation of CO₂ and the rate of electron transport. The stomatal conductance and transpiration rate were higher under 50% shading, and the intercellular CO₂ concentration did not differ between treatments. *E. uniflora* presents some adaptation to different intensity of solar radiation, mainly through modifications in physiological, morphological, leaves and photosynthetic properties. In conclusion, the conditions of full sun and 30% of shading were the best light intensities for the cultivation of *E. uniflora*. Based on our results *E. uniflora* can be classified as an optional sol plant.

Keywords: Pitangueira. Solar radiation. Photosynthesis. Photosynthetic pigments. Gas exchange. Morphology of leaves.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Altura de planta (cm) (A, n=12), diâmetro de caule (mm) (B, n=12), Massa seca do caule, folhas, raízes e total (C, n=11); Área foliar (D, n=100); Número de folhas por planta (E, n=3); Área foliar específica (SLA) (F, n=3) e; Índice de qualidade de Dickson (IQD) (G, n=12) de mudas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....28
- Figura 2 – Folhas de mudas de *E. uniflora* cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento. (A) Pleno sol; (B) 30% de sombreamento; (C) 50% de sombreamento; (D) 80% de sombreamento. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....29
- Figura 3 – Carotenoides (A), clorofila a (B), clorofila b (C), clorofila total (D), relação clorofila a/b (E), e relação carotenoides e clorofila total (Car/Clor T) (F) expressos em $\mu\text{mol m}^{-2}$ de área foliar em mudas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....30
- Figura 4 – Taxa líquida de assimilação de CO_2 (A) (A em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transpiração (B) (E em $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (C) (Gs em $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração intercelular de CO_2 (D) (Ci em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), radiação fotossinteticamente ativa (E) (PAR em $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), e eficiência instantânea de carboxilação (F) (EiC, em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de mudas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....31
- Figura 5 – Fluorescência mínima (F') (A), fluorescência máxima (Fm') (B), rendimento quântico efetivo do PSII Y(II) (C), taxa de transporte de elétrons (ETR) (D) em folhas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.....33

LISTA DE ABREVIATURAS

A	Assimilação líquida de CO ₂
ATP	Trifosfato adenosina
C _i	Concentração intercelular de CO ₂
Clor <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>
Clor <i>a/b</i>	Relação Clorofila <i>a</i> por clorofila <i>b</i>
Clor <i>b</i>	Clorofila <i>b</i>
Clor T	Clorofila Total
CO ₂	Dióxido de carbono
E	Transpiração
ETR	Taxa de transporte de elétrons
F _m	Fluorescência máxima
F _o	Fluorescência inicial
F _v	Fluorescência variável (F _m -F _o)
G _s	Condutância estomática
LCH I	Complexo Coletor de Luz do PSI
LHCII	Complexo Coletor de Luz do PSII
PAR	Radiação fotossinteticamente ativa
PSI	Fotossistema I
PSII	Fotossistema II
ROS	Reactive Oxygen Species (Espécies Reativas de Oxigênio)
SLA	Área foliar específica
Y (II)	Rendimento quântico efetivo do FSII

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	12
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	15
2.1 PITANGUEIRA.....	15
2.2 RESPOSTAS DAS PLANTAS A DIFERENTES INTENSIDADES DE LUZ.....	17
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3.1 ÁREA DE ESTUDO.....	23
3.2 MATERIAL VEGETAL E TRATAMENTOS.....	23
3.3 CRESCIMENTO, ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E MORFOLOGIA FOLIAR.....	24
3.4 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS.....	24
3.5 TROCAS GASOSAS.....	25
3.6 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA.....	25
3.7 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	26
4 RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	27
4.1 CRESCIMENTO, ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E MORFOLOGIA FOLIAR.....	27
4.2 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS.....	29
4.3 TROCAS GASOSAS.....	30
4.4 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA.....	32
4.5 DISCUSSÃO.....	34
5 CONCLUSÕES.....	44
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	45
REFERÊNCIAS.....	46

1 INTRODUÇÃO

Eugenia uniflora L. (Myrtaceae), também conhecida como pitangueira, é um arbusto ou pequena árvore nativa do Brasil, Uruguai, Guiana Francesa e Suriname (WILSON et al., 2009). É uma espécie bastante versátil, encontrada em diferentes tipos de vegetação e ecossistemas, incluindo florestas, restingas, ambientes áridos e semiáridos no nordeste brasileiro (LEDERMAN et al., 1992). É comumente usada como árvore ornamental em jardins ou cultivada em pomares domésticos (DONADIO et al., 2002). A pitanga, fruto da pitangueira, é apreciada para o consumo *in natura*, e também para a fabricação de polpas, sucos, sorvete, picolé, geleia, licor e vinho (DONADIO, 1983; LEDERMAN et al., 1992).

O chá da folha e da casca de *E. uniflora* tem propriedades medicinais e é usado na medicina popular contra dor de garganta, diarreia, reumatismo, cólica, dor de cabeça e no controle da hipertensão (ROVEDDER et al., 2016). Outros efeitos biológicos do extrato bruto de folhas de *E. uniflora* têm sido descritos na literatura, como atividade antibacteriana, anti-inflamatória, antioxidante e analgésica (FALCÃO, 2018). Além de ser utilizada pela indústria cosmética (MELO et al., 2007).

E. uniflora é ecologicamente importante como uma espécie colonizadora em áreas perturbadas, bem como fonte de alimento para a fauna local (MARGIS et al., 2002). No entanto, apesar de sua importância cultural, ecológica e econômica, pouco se sabe sobre as respostas fisiológicas de *E. uniflora* em diferentes níveis de luz. É necessário entender sua adaptabilidade a uma gama de condições de luz e como isso está relacionado ao seu crescimento. Este conhecimento ajudará a estabelecer métodos eficazes para sua conservação *ex situ*, propagação artificial, recuperação populacional, sua utilização em programas de restauração de florestas e estimular seu cultivo a nível comercial.

Estudo com mudas mostrou que *E. uniflora* é uma espécie que exige muita luz (SCALON et al., 2001). No entanto, outros relatos descreveram como tolerante à sombra (baseado em sua ocorrência no sub-bosque sombreado) (BIANCHINI et al., 2003).

A luz é um fator importante que afeta a morfologia foliar e a fotossíntese, regulando o crescimento e a sobrevivência das plantas e determinando

sua distribuição geográfica (KIM et al., 2011). Por isso, entender a resposta das plantas à luz tem sido um foco de longo prazo na pesquisa eco-fisiológica de plantas (ZHANG et al., 2005).

Sendo a luz um recurso fundamental para a fotossíntese, tanto a baixa como a alta radiação solar podem limitar o desempenho da planta (LUSK et al., 2008). O crescimento normal das plantas necessita de radiação solar ideal, porque irradiações excessivamente altas e baixas resultariam em fotoinibição e deficiência de luz, respectivamente, acarretando em redução severa do crescimento da planta (SHAO et al., 2014). Sob condições de alta irradiância, ocorre a fotoinibição: o aparelho fotossintético absorve energia luminosa excessiva, resultando na inativação ou comprometimento dos centros de reação contendo clorofila dos cloroplastos e conseqüente redução da atividade fotossintética (BERTAMINIA et al., 2006). Em contraste, sob condições de baixa irradiância, é produzido ATP insuficiente para permitir a fixação de carbono e a biossíntese de carboidratos. Isso leva a uma redução no crescimento das plantas (SHAO et al., 2014).

Portanto, para utilizar eficientemente a radiação solar e, ao mesmo tempo, evitar danos, as plantas frequentemente exibem uma notável capacidade de ajustar sua morfologia e fisiologia a diferentes condições de luz por aclimatação ou, mais amplamente, plasticidade fenotípica, ou seja, a capacidade de um dado genótipo de produzir diferentes fenótipos sob condições ambientais contrastantes (VALLADARES et al., 2007; VALLADARES e NIINEMETS, 2008).

A aclimatação ao ambiente de luz é uma característica ecofisiológica fundamental para o estabelecimento, crescimento e sobrevivência de espécies arbóreas (WALTERS, 2005, VALLADARES e NIINEMETS 2008). A aclimatação ao ambiente está associada a alterações anatômicas e fisiológicas nas folhas (BOARDMAN, 1977; EVANS e POORTER, 2001) até mudanças no aparato fotossintético (KONO e TERASHIMA, 2014).

Assim, o objetivo principal deste estudo foi investigar o crescimento e respostas relacionadas a fisiologia de mudas de *E. uniflora* a um gradiente de luz simulado por sombreamento artificial, afim de fornecer uma base teórica e prática para sua conservação ex situ, propagação artificial, cultivo a nível comercial e utilização em programas de restauração de florestas. O trabalho aborda as

seguintes questões: (1) Como as mudas de *E. uniflora* respondem a diferentes níveis de sombreamento em termos de crescimento, morfologia, produção e alocação de massa seca? (2) Existem diferenças no teor de clorofila a, b, clorofila total e carotenoides entre as folhas de *E. uniflora* desenvolvidas em diferentes intensidades de sombreamento? (3) Existem diferenças na taxa de assimilação líquida de CO₂, taxa de transpiração, condutância estomática e concentração intercelular de CO₂ entre folhas de *E. uniflora* desenvolvidas em diferentes intensidades de sombreamento? (4) *E. uniflora* apresenta plasticidade fisiológica quando submetida a diferentes condições de intensidade luminosa? (5) Em que nível de luz as mudas de *E. uniflora* respondem de maneira mais favorável? Levando em consideração a ampla distribuição geográfica da espécie e sua versatilidade de ambientes, ocorrendo em sub-bosque, borda de mata, capoeira, matas ciliares, a hipótese do trabalho é que *E. uniflora* possui estratégias distintas de aclimação em diferentes intensidades de luz.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 PITANGUEIRA

Eugenia uniflora L. (Myrtaceae), também conhecida como pitangueira ou cerejeira brasileira, é nativa da América do Sul, variando do Suriname ao sul do Brasil e Uruguai, embora seja cultivada e amplamente naturalizada em outras partes do mundo (DONADIO et al., 2002), tendo registros de cultivo no sul dos Estados Unidos, ilhas do Caribe, Índia, China, Egito, Nigéria e Austrália (WEYERSTAHL et al., 1988; KANAZAWA et al., 2000; BEZERRA et al., 2000).

O nome pitangueira, pitanga ou pitanga-vermelha é derivada do termo tupi “pi’tãg”, que significa vermelho, alusão à coloração de seus frutos (DONADIO et al., 2002).

É uma espécie bastante versátil, encontrada em diferentes tipos de vegetação e ecossistemas, incluindo florestas, restingas, ambientes áridos e semiáridos no nordeste brasileiro (LEDERMAN et al., 1992). Apesar de sua ampla distribuição geográfica e diversidade ecossistêmica, *E. uniflora* ocorre predominantemente na Mata Atlântica como uma árvore de 4-5 m de altura, raramente atingindo 12 m (BARROSO e MARQUES, 1997) ou se tornando um arbusto de 0,7 m de altura em restinga do sul (DILLENBURG et al., 1992) e sudeste (ARAÚJO et al., 1998).

A espécie é importante fonte de alimento para aves e mamíferos nas florestas e tem grande importância na regeneração natural (DE ALMEIDA et al., 2012). No Brasil, também é usada como árvore ornamental em jardins ou cultivada em pomares domésticos (DONADIO et al., 2002).

As pitangas, frutos da pitangueira, são redondas, com cerca de 3 cm de diâmetro, com oito sulcos na superfície, e sua coloração varia de laranja a roxo (BEZERRA et al., 2000). Tem sabor exótico e agradável sendo apreciadas para o consumo *in natura* e também para o preparo de polpa e suco, além da fabricação de sorvetes, geleias, licores e vinhos (LEDERMAN et al., 1992; BEZERRA et al., 2000).

Os frutos têm um alto teor de carboidratos (cerca de 38%), onde a maltose, lactose e frutose são os principais compostos identificados (AMOO et al.,

2006; COSTA et al., 2013). Tem alto teor de vitamina C, vitamina A, riboflavina (B12) e niacina (B3) (COSTA et al., 2013). Frutos imaturos apresentam alto teor de polifenóis, que diminui com a maturação (CELLI et al., 2011). Por outro lado, o teor de carotenoides aumenta com a maturação, evidenciada por um aumento na coloração laranja-avermelhada (DE LIMA et al., 2002).

E. uniflora é utilizada para fins terapêuticos (SCHAPOVAL et al., 1994; OGUNWANDE et al., 2005), pela indústria de cosméticos (MELO et al., 2007) e em áreas de restauração florestal, sendo ecologicamente importante como espécie colonizadora em áreas perturbadas (BIANCHINI et al., 2003), bem como alimento para a fauna local (MARGIS et al., 2002).

As folhas da pitangueira são frequentemente utilizadas na medicina tradicional brasileira devido às suas propriedades diuréticas, antirreumáticas, antifebril, anti-inflamatórias e hipoglicemiantes (CORRÊA, 1984; FERRO et al., 1988; SCHAPOVAL et al., 1994). O óleo essencial extraído das folhas da *E. uniflora*, possui atividades antimicrobiana e antioxidante (SOBEH et al. 2016; VICTORIA et al., 2012), antifúngicas (COSTA et al., 2010), antitumoral (OGUNWANDE et al., 2005), inseticida (JUNG et al., 2013) e antidepressiva (VICTORIA et al., 2013).

O suco de pitanga apresentou efeito anti-inflamatório sobre as células epiteliais da gengiva oral (SOARES et al., 2014) indicando que propriedades benéficas da pitanga poderiam ser exploradas na indústria nutracêutica. Estudos recentes mostraram que o extrato bruto aquoso de *E. uniflora* tem potencial como nova alternativa terapêutica para o câncer cervical humano (NUNEZ et al., 2018).

Os benefícios atribuídos a *E. uniflora* são devidos a metabólitos secundários em suas folhas, que possuem atividade antibacteriana e antifúngica, incluindo compostos fenólicos como flavonoides, terpenos, taninos, antraquinonas e óleos essenciais (AMORIM et al., 2009).

E. uniflora é hermafrodita com flores brancas polinizadas por insetos. As flores são pequenas, com quatro pétalas e muitos estames amarelos. A floração ocorre duas vezes ao ano, em janeiro e setembro, e o amadurecimento acontece em fevereiro e outubro. As sementes permanecem viáveis por até um mês e germinam em 3 a 4 semanas. As plântulas de *E. uniflora* crescem lentamente, algumas começam a frutificar quando têm 2 anos, porém, algumas podem atrasar a

frutificação por 5 ou 6 anos, ou até 10 em situações desfavoráveis. Os frutos se desenvolvem e amadurecem rapidamente, aproximadamente 3 semanas após a abertura das flores (SALGUEIRO et al., 2004).

As folhas de pitangueira são opostas, verde escuras e brilhantes, com coloração vinho quando novas (SILVA, 2006). As pitangueiras são heliófilas, higrófitas e possuem ciclo de vida semidecidual (LORENZI, 1992).

A única cultivar registrada no Brasil é a Tropicana, lançada pela Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária (IPA), sendo recomendada para plantio na zona da mata de Pernambuco (DE LIRA JUNIOR et al, 2007). Pesquisas básicas pode ser o passo inicial para possibilitar e ampliar seu cultivo comercial.

2.2 RESPOSTAS DAS PLANTAS A DIFERENTES INTENSIDADES DE LUZ

Muitos processos morfológicos e fisiológicos em plantas são influenciados pela radiação solar, que é um dos fatores ambientais mais importantes que afetam a sobrevivência, crescimento, reprodução e distribuição das plantas (KUMAR et al., 2011). No entanto, a intensidade da luz é o fator ambiental mais difícil de controlar (WANG et al., 2007). A luz é um recurso dinâmico que pode mudar dentro de horas, dias ou semanas (CANHAM et al., 1990).

As plantas são classificadas como plantas de sol e plantas de sombra, dependendo de sua capacidade de adaptabilidade a níveis diferenciados de luz (BOARDMAN, 1977). O conceito de plantas de sol e sombra tem sido usado para plantas que necessitam de alta radiação solar e sombreamento intenso, respectivamente, para se desenvolverem (CUZZUOL e MILANEZ, 2012). Porém, poucas espécies atendem a essas limitações. Estudos mostram que a maioria das espécies são capazes de tolerar condições de radiação solar intermediárias. Elas são, portanto, categorizadas como plantas facultativas de sol e plantas facultativas de sombra (CUZZUOL e MILANEZ, 2012).

A capacidade das plantas de crescer em regimes de luz diferentes de seus habitats originais depende da plasticidade, isto é, capacidade de aclimação (CLOUGH et al., 1979; WALTERS e FIELD, 1987).

Aclimação envolve alteração dos processos metabólicos (incluindo

captação de luz e captura de CO₂) provocada por vários mecanismos, desde ajustes na morfologia das folhas até mudanças no aparato fotossintético (TERASHIMA et al., 2006; KONO e TERASHIMA, 2014), todos com impacto na fotossíntese.

Estudos indicam ajustes morfológicos para melhorar a interceptação de luz em condições sombreadas (SMITH, 1982). Estes ajustes normalmente incluem investir em biomassa acima do solo (folhas e caule) e também produzir folhas finas para otimizar a captura e a utilização da luz (EVANS e POORTER, 2001; GOMMERS et al., 2013).

As folhas geralmente exibem uma grande plasticidade em relação à aclimatação ao ambiente (VALLADARES e NIINEMETS, 2008). Outra resposta comum que otimiza a captura de luz e o ganho de carbono sob baixa radiação solar é aumentar a área da superfície de captura de luz, através da produção de folhas com uma grande área superficial relativa à biomassa, ou seja, uma área foliar específica (SLA) alta (BJÖRKMAN, 1981; SULTAN e BAZZAZ, 1993). Geralmente, o aumento da área foliar com sombreamento é uma das formas utilizadas para aumentar a superfície fotossintética, garantindo rendimento mais eficiente em baixas intensidades luminosas e, conseqüentemente, compensando as baixas taxas fotossintéticas por área foliar, característica das folhas sombreadas (JONES e MCLEOD, 1940). A área foliar é uma característica comumente utilizada na avaliação da tolerância de espécies sombreadas.

Em geral, as folhas de sol têm maior peso por área do que as folhas de sombra (VALLADARES e NIINEMETS 2008), que estão relacionadas a folhas mais grossas e/ou área foliar reduzida das folhas de sol em comparação às folhas de sombra. O aumento da espessura das folhas do sol está geralmente associado a maior proporção de parênquima paliçádico por unidade de área e um aumento na quantidade de enzimas fotossintéticas (EVANS e POORTER, 2001).

Uma vez que a luz solar tenha sido interceptada por um órgão assimilatório, a absorção de fótons depende da extensão e da natureza dos pigmentos que absorvem luz nos tecidos fotossintéticos. Em plantas terrestres, os principais pigmentos que absorvem luz são as clorofilas (Clor) *a* e *b*, além de uma variedade de carotenoides, que atuam como pigmentos acessórios (MATHUR et al., 2018).

A clorofila é geralmente sintetizada e foto-oxidada na presença de luz. No entanto, o excesso de luz pode causar maior degradação e, conseqüentemente, diminuir os níveis de clorofila (GONÇALVES et al., 2005). Por outro lado, sob luz limitante, as plantas põem em movimento uma série de mecanismos compensatórios, como um aumento substancial dos pigmentos fotossintéticos. Essa resposta permite que a planta mantenha antenas fotossintéticas suficientes para capturar a energia luminosa necessária (CZECZUGA, 1987), uma vez que folhas altamente pigmentadas apresentam maior eficiência de absorção de luz por folha (DAI et al., 2009).

As folhas de sombra possuem características que aumentam a captação de luz, como maior teor de clorofila, menor proporção de clorofila a/b e mais nitrogênio alocado aos complexos coletores de luz do que folhas de sol (EVANS e POORTER, 2001, VALLADARES e NIINEMETS, 2008).

A clorofila tende a ser foto-oxidada com alta irradiância e, como os carotenoides podem prevenir a foto-oxidação da clorofila, a relação entre clorofila e carotenoides pode ser usada como um indicador potencial de danos foto-oxidativos causados por radiação solar forte (HENDRY e PRICE, 1993).

Os carotenoides demonstraram ter duas funções principais na fotossíntese: como agentes fotoprotetores, evitando danos fotooxidativos às moléculas de clorofila e, como pigmentos acessórios de captação de luz, estendendo a faixa espectral sobre a qual a luz conduz a fotossíntese (COGDELL e GARDINER, 1993).

Parâmetros de trocas gasosas, como a taxa fotossintética, também respondem a mudanças de luz e são úteis para entender os mecanismos de adaptação à mesma (LICHTENTHALER et al., 2007). Alguns desses mecanismos são condutância estomática e regulação da taxa fotossintética para um uso eficiente da luz disponível (AASAMAA e SÖBER, 2011).

A fotossíntese é um processo bioquímico e biofísico complexo que compreende a síntese de pigmentos fotossintéticos, o transporte de elétrons por energia da luz e o ciclo de Calvin (WANG et al., 2013).

A luz fraca limitará o desempenho do aparato fotossintético, enquanto o excesso de luz pode danificá-lo. O excesso de luz, absorvido pelas antenas de

coleta de luz de PSI (LHCI) e PSII (LHCII), pode ser destrutivo para as plantas (MATHUR et al., 2018). Os danos ao aparato fotossintético das plantas, podem ser verificados através de análises de fluorescência da clorofila, pois geram informações a respeito dos processos de eficiência fotossintética de uma planta (KALAJI et al., 2016).

Na situação de escassez de luz, é produzido ATP insuficiente para a fixação de carbono e a biossíntese de carboidratos (SHAO et al., 2014), levando à redução no crescimento das plantas, e redução da capacidade de sobreviver à seca (TAIZ et al., 2017). Para evitar isso, as plantas que crescem sob pouca luz precisam maximizar a absorção de luz. Um dos efeitos importantes do estresse por sombra é a redução da fotossíntese líquida (YANG et al., 2018).

Na condição de excesso de luz, no entanto, o problema é inverso, pois as plantas precisam maximizar a capacidade do PSII para utilizar energia abundante de luz disponível e, ao mesmo tempo, lidar com o excesso de luz solar quando a capacidade fotossintética é excedida. Como consequência, as plantas desenvolveram uma variedade de características que otimizam a interceptação, a absorção e o processamento de luz (MATHUR et al., 2018).

Portanto, plantas que se desenvolvem em ambientes sombreados investem mais em complexos de captação de luz, enquanto plantas que crescem ao sol investem mais em proteínas de transporte de elétrons e ciclo Calvin. Assim, as variações na radiação solar causam alterações na assimilação de carbono fotossintético devido às diferenças na velocidade máxima de carboxilação e na taxa máxima de regeneração da ribulose 1,5-bifosfato (Rubisco) (CUZZUOL e MILANEZ, 2012).

A energia luminosa absorvida pelas moléculas de clorofila pode seguir três caminhos: (1) ser usada para conduzir a fotossíntese (fotoquímica), (2) o excesso de energia pode ser dissipado como calor ou (3) reemitido como luz - fluorescência da clorofila. Esses três processos ocorrem em competição, de modo que qualquer aumento na eficiência de um resultará em uma diminuição no rendimento dos outros dois. Assim, medindo o rendimento da fluorescência da clorofila, podem ser obtidas informações sobre alterações na eficiência da fotoquímica e dissipação de calor (MAXWELL e JOHNSON, 2000).

Para a quantificação dos efeitos do estresse na fotossíntese, os métodos de fluorescência da clorofila têm muitas vantagens. Um aspecto importante é que a medição é não destrutiva e rápida, afetando minimamente a planta (BILGER et al., 1995). Foram desenvolvidos fluorômetros que medem o rendimento de fluorescência sob condições de luz ambiente (SCHREIBER et al. 1986). Portanto, as medições de fluorescência altamente sensíveis não estão mais restritas a laboratórios escuros e não há necessidade de condições especiais de medição, como a adaptação ao escuro, para obter informações essenciais. Desta forma, as medições de fluorescência podem fornecer informações sobre a utilização e dissipação de energia luminosa no estado estacionário quando a fotossíntese está totalmente operativa (BILGER et al., 1995). Vários parâmetros e razões de fluorescência da clorofila foram estabelecidos como indicadores não invasivos da funcionalidade do aparelho fotossintético (LICHTENTHALER e RINDERLE, 1988; KRAUSE e WEIS, 1991).

As variáveis de fluorescência utilizadas para avaliar o funcionamento do PS II incluem: fluorescência inicial (F_0), fluorescência máxima de (F_m), fluorescência variável (F_v), eficiência quântica máxima do fotossistema II (razão F_v/F_m) (SCHOLLES e HORTON, 1993), taxa de transporte de elétrons (ETR) através dos fotossistemas II e I (KRAUSE e WEIS, 1991) e o rendimento quântico efetivo do PSII (Y_{II}).

Quando determinada no estado adaptado ao escuro, a variável F_v/F_m é uma medida do potencial rendimento quântico de PSII (BILGER et al., 1995). O parâmetro F_0 , é a fluorescência mínima produzida quando todos os centros de reação estão no estado oxidado ou aberto. Quando as folhas são brevemente expostas a um nível de luz saturante, todos os centros PSII estão fechados. Ou seja, a quinona A (QA) é reduzida e um sinal máximo de fluorescência (F_m) é observado. O F_v/F_m , é uma variável diretamente correlacionada com a eficácia fisiológica da maquinaria fotossintética (GONÇALVES et al., 2001). Esta relação é considerada proporcional à eficiência quântica do PSII (BJÖRKMAN e DEMMING, 1987).

O rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Y_{II}), corresponde à fração de energia que é convertida fotoquimicamente no PSII e pode ser facilmente descrito como rendimento quântico do PSII em amostras adaptadas à luz (DOS

ANJOS et al., 2012).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDO

O experimento foi conduzido na área experimental da Universidade Tecnológica Federal do Paraná - UTFPR - Campus Pato Branco (26° 10' 34" S e 52° 41' 22" W). O clima é do tipo Cfa (subtropical, sem estação seca, com temperatura média do mês mais frio menor que 18 °C e temperatura média do mês mais quente superior a 22 °C) da classificação de Köppen (ALVARES et al., 2013).

3.2 MATERIAL VEGETAL E TRATAMENTOS

As sementes utilizadas para obtenção das mudas de pitangueira foram obtidas de frutos coletados em novembro de 2016, em duas plantas matrizes localizadas em propriedade particular no município de Coronel Vivida-PR (25° 57' 36" S e 52° 35' 22" W).

As sementes foram despulpadas e semeadas em tubetes (288 cm³) contendo substrato comercial Plantmax. As plântulas foram cultivadas por 70 dias em estufa com irrigação diária.

Após esse período, foram transplantadas para vasos (40 L) contendo mistura de terra, substrato comercial e vermiculita na proporção 3:1,5:0,5 e submetidas a casas-de-sombra com quatro tratamentos de sombreamento: 0, 30, 50 e 80% de interceptação da radiação solar incidente. O nível de 0% foi obtido colocando as plantas em pleno sol, em área aberta e livre de sombreamentos, enquanto que os demais níveis foram obtidos com a utilização de telas de náilon preta, conhecidas comercialmente como telas Sombrite®, conforme especificações do fabricante.

Cada tratamento foi constituído de 12 plantas distribuídas ao acaso, sendo que cada planta representava uma repetição. Cada variável avaliada teve seu número peculiar de repetições de acordo com a metodologia empregada na análise em questão.

As plantas foram irrigadas diariamente para manter a capacidade de

campo e receberam, durante o experimento, duas adubações do fertilizante NPK 8-28-16, sendo em cada adubação distribuído 20 g por planta. Periodicamente foi realizado o controle das plantas daninhas com arranquio manual.

3.3 CRESCIMENTO, ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E MORFOLOGIA FOLIAR

O crescimento das plantas foi avaliado nas 12 plantas de cada tratamento, com base nas seguintes características: altura das plantas, diâmetro do caule, massa seca de folhas, caule e raízes. A altura das plantas foi determinada desde o colo até o ápice, com régua graduada em centímetros. O diâmetro do caule foi aferido no colo da planta com auxílio de paquímetro, em milímetros. As medições de altura e diâmetro foram realizadas no momento da instalação do experimento e aos 7, 13 e 21 meses após o plantio.

Para determinação dos padrões de alocação de biomassa obteve-se a massa seca separando as plantas em folhas (incluindo pecíolos), caules e raízes e submetendo-as a estufa de ar circulado, a 60°C, até obter massa constante. Antes da secagem mediu-se a área foliar de 100 folhas por tratamento, com o medidor da área LI - 3100 (Li-Cor, Inc.), e contou-se o número de folhas por planta, em três plantas por tratamento.

As medidas relativas a massa seca das plantas foram utilizadas para obter: área foliar específica (SLA) = área foliar total dividida pela massa foliar total, relação da massa seca da parte aérea com massa seca de raízes (RPAR), relação da altura da parte aérea com o diâmetro do caule (RAD) e o índice de qualidade de Dickson (IQD) = [massa seca total/(RAD+RPAR)] (DICKSON et al., 1960).

3.4 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

A análise dos pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides) foi realizada em 12 plantas por tratamento. Foram coletadas duas folhas do terço superior de cada planta e, no laboratório, procedeu-se a retirada de um disco foliar com 0,6 cm de diâmetro (área total de 0,56 cm²) de cada folha. Estes

foram imersos em 5,0 mL de dimetilsulfóxido (DMSO) e mantidos no escuro, em banho-maria à 65 °C, até ficarem translúcidos. As leituras de absorvância foram realizadas em espectrofotômetro UV/VIS (Shimadzu modelo UV-1800) a 480 nm (carotenoides), 649,1 nm (clorofila *a*) e 665,1 nm (clorofila *b*). Calculou-se as concentrações de clorofilas *a*, *b*, clorofila total, razão entre as clorofilas *a/b* e carotenoides, expressos em $\mu\text{mol m}^{-2}$ de área foliar (WELLBURN, 1994).

3.5 TROCAS GASOSAS

Para avaliação das trocas gasosas utilizou-se o analisador infravermelho de gases (IRGA), modelo LC-pro (ADC BioScientific Ltda., UK). Após dois minutos de aclimação do equipamento na folha, foram mensuradas: Taxa de assimilação de CO_2 (*A*) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (*Gs*) ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração intercelular de CO_2 (*Ci*) ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), taxa de transpiração (*E*) ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). De posse destes dados, foi quantificada a eficiência instantânea da carboxilação (*EiC*) (*A/Ci*) [$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}) (\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1})^{-1}$]. As medições do IRGA foram realizadas entre 9:00 e 10:00 da manhã em dia ensolarado, em folhas completamente expandidas, em bom estado fitossanitário, localizadas no terço superior das plantas. Para cada tratamento foram mensuradas cinco plantas, sendo três folhas por planta utilizadas como repetição, totalizando 15 repetições por tratamento.

3.6 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

A fluorescência da clorofila *a* foi determinada utilizando-se um fluorômetro portátil (Multi-ModeChlorophyll Fluorometer®), Modelo OS5p (Opti-Sciences Inc.), entre 9:00 e 10:00 da manhã em folhas localizadas no terço superior das plantas. As determinações foram realizadas na superfície adaxial de folhas em bom estado fitossanitário e completamente expandidas. Para cada tratamento, cinco plantas foram selecionadas, sendo utilizadas três folhas por planta como repetição, totalizando 15 repetições por tratamento.

Cada folha foi exposta a um pulso de saturação de luz de alta intensidade e obteve-se os seguintes parâmetros: F' : fluorescência mínima sob iluminação; F_m' : fluorescência máxima sob iluminação; rendimento quântico efetivo do fotossistema II (YII), a taxa relativa de transporte de elétrons (ETR).

3.7 DELINEAMENTO EXPERIMENTAL E ANÁLISES ESTATÍSTICAS

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado. Os conjuntos de dados foram submetidos ao teste de normalidade (Shapiro Wilk) e homogeneidade de variância (Bartlett) e em seguida ao teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$).

Para as variáveis em que os dados não atenderam os pressupostos de normalidade e homogeneidade da variância, realizou-se a transformação pelo procedimento Box-Cox. Todas as análises estatísticas foram processadas no software R versão 3.1.1. (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012).

4 RESULTADOS E DISCUSSÕES

4.1 CRESCIMENTO, ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E MORFOLOGIA FOLIAR

O gradiente de sombreamento testado influenciou nas variáveis de crescimento avaliadas (Figura 1). Plantas submetidas em todos os níveis de sombreamento (30, 50 e 80% de sombreamento) exibiram maior crescimento em altura em comparação com plantas de pleno sol, ao final do experimento (21 meses) (Figura 1A). O diâmetro do caule foi maior sob 30% de sombreamento e a pleno sol e menor em 50 e 80% de sombreamento (Figura 1B).

Durante os primeiros 7 meses o crescimento, tanto em altura quanto em diâmetro, não foi tão expressivo. No entanto, à medida que a idade aumentou, em todos os tratamentos o crescimento foi exponencial e diferiu significativamente (figura 1A-B).

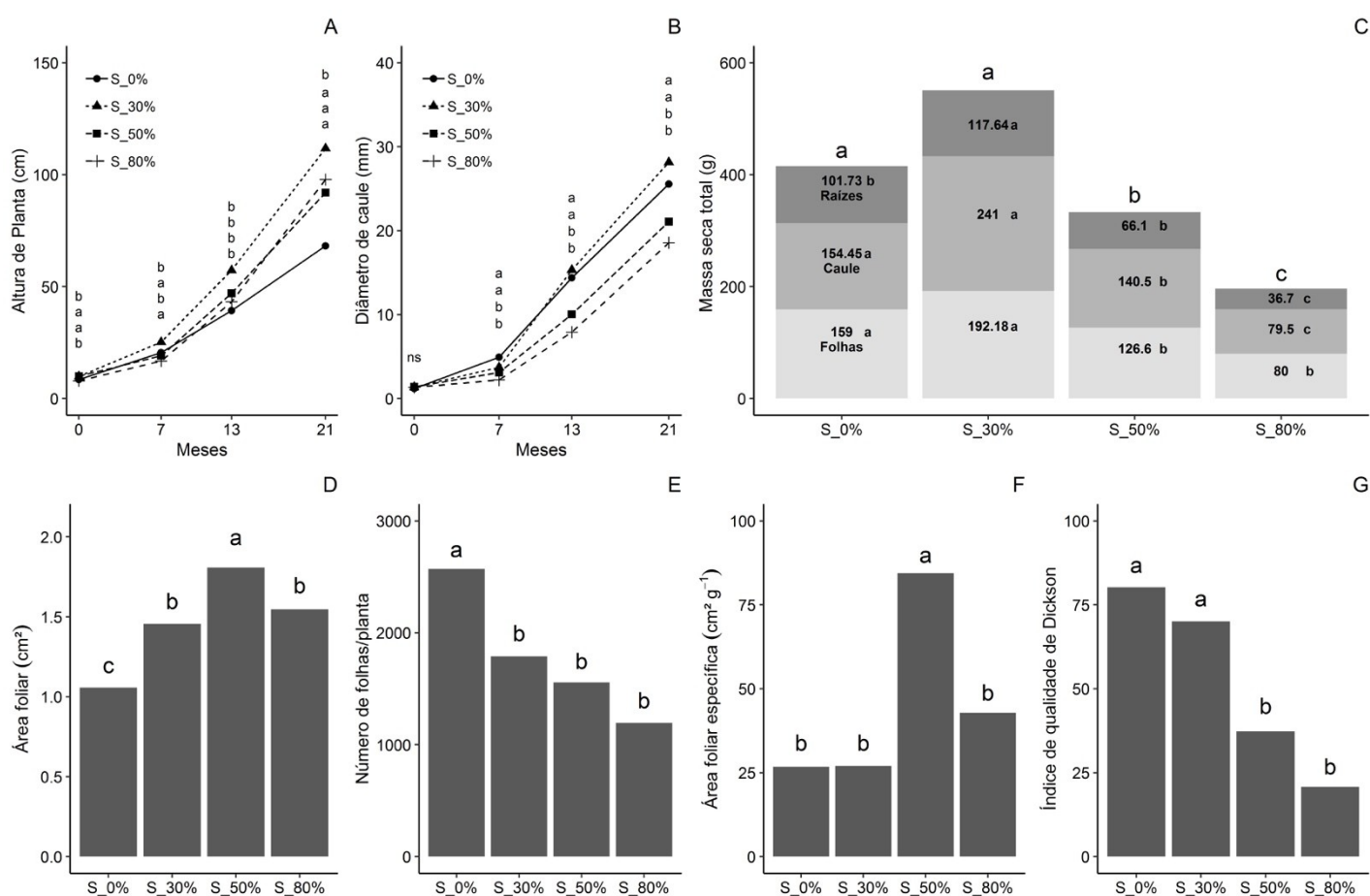
A influência da radiação solar na massa seca foi evidente ao longo deste estudo. A massa seca das folhas e raízes das plantas foram significativamente maiores em condições de pleno sol e 30% de sombreamento e diminuíram gradativamente com o aumento do nível de sombreamento (figura 1C). A massa seca do caule das plantas cultivadas sob 30% de sombreamento foi significativamente maior do que naquelas cultivadas nos demais tratamentos (figura 1A).

A massa seca total seguiu o mesmo padrão das folhas, possivelmente porque essa foi uma das variáveis que mais contribuiu para a massa seca total (entre 35% e 40%), sendo maiores nas condições de pleno sol e 30% de sombreamento e diminuíram gradativamente com o aumento do nível de sombreamento (figura 1C).

Dependendo do ambiente em que as plantas de *E. uniflora* foram expostas, houve variação no padrão de tamanho de folha, número de folhas por planta e área foliar específica (SLA) (Figuras 1D-F). A área foliar apresentou comportamento linear crescente com o aumento da intensidade de sombreamento, até o limite de 50% de sombra, decrescendo a partir de então (Figuras 1D). O número de folhas por planta em pleno sol foi significativamente maior que os demais tratamentos ($p < 0,05$) (Figura 1E). Enquanto a SLA foi significativamente maior em

50% de sombreamento (Figura1F). O índice de qualidade de mudas de Dickson foi maior sob pleno sol e 30% de sombreamento, e menor em 50% e 80% de sombreamento (figura 1G).

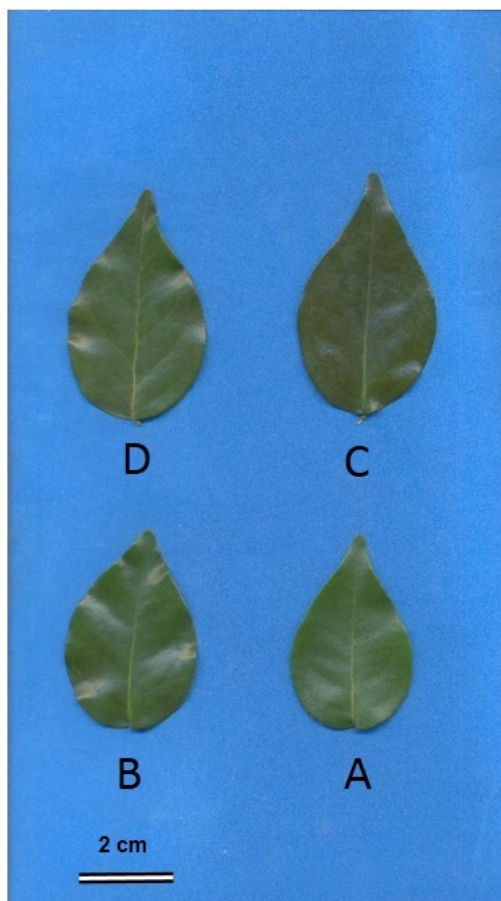
Figura 1 – Altura de planta (cm) (A, n=12), diâmetro de caule (mm) (B, n=12), Massa seca do caule, folhas, raízes e total (C, n=11); Área foliar (D, n=100); Número de folhas por planta (E, n=3); Área foliar específica (SLA) (F, n=3) e; Índice de qualidade de Dickson (IQD) (G, n=12) de mudas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.



As barras ou pontos nos gráficos representam as médias dos tratamentos de sombreamento, que diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$) quando apresentam letras distintas. Figuras A e B - Letras do teste de médias seguem a ordem da legenda superior a esquerda, comparando-se os tratamentos em cada data de avaliação. Figura C - Letras dentro das barras comparou-se a alocação de massa seca nas diferentes porções da planta entre os tratamentos; Letras acima das barras comparou a massa seca total entre os tratamentos.

A morfologia foliar foi afetada pelos níveis de sombreamento. Plantas submetidas a 50% (figura 2C) tiveram as maiores folhas (figura 1D), seguidas pelas plantas de 30% de sombra (figura 2B) e 80% de sombra (figura 2D), enquanto as folhas de plantas cultivadas sob pleno sol (figura 2A) foram as menores (figura 1D).

Figura 2 – Folhas de mudas de *E. uniflora* cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento. (A) Pleno sol; (B) 30% de sombreamento; (C) 50% de sombreamento; (D) 80% de sombreamento. UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.

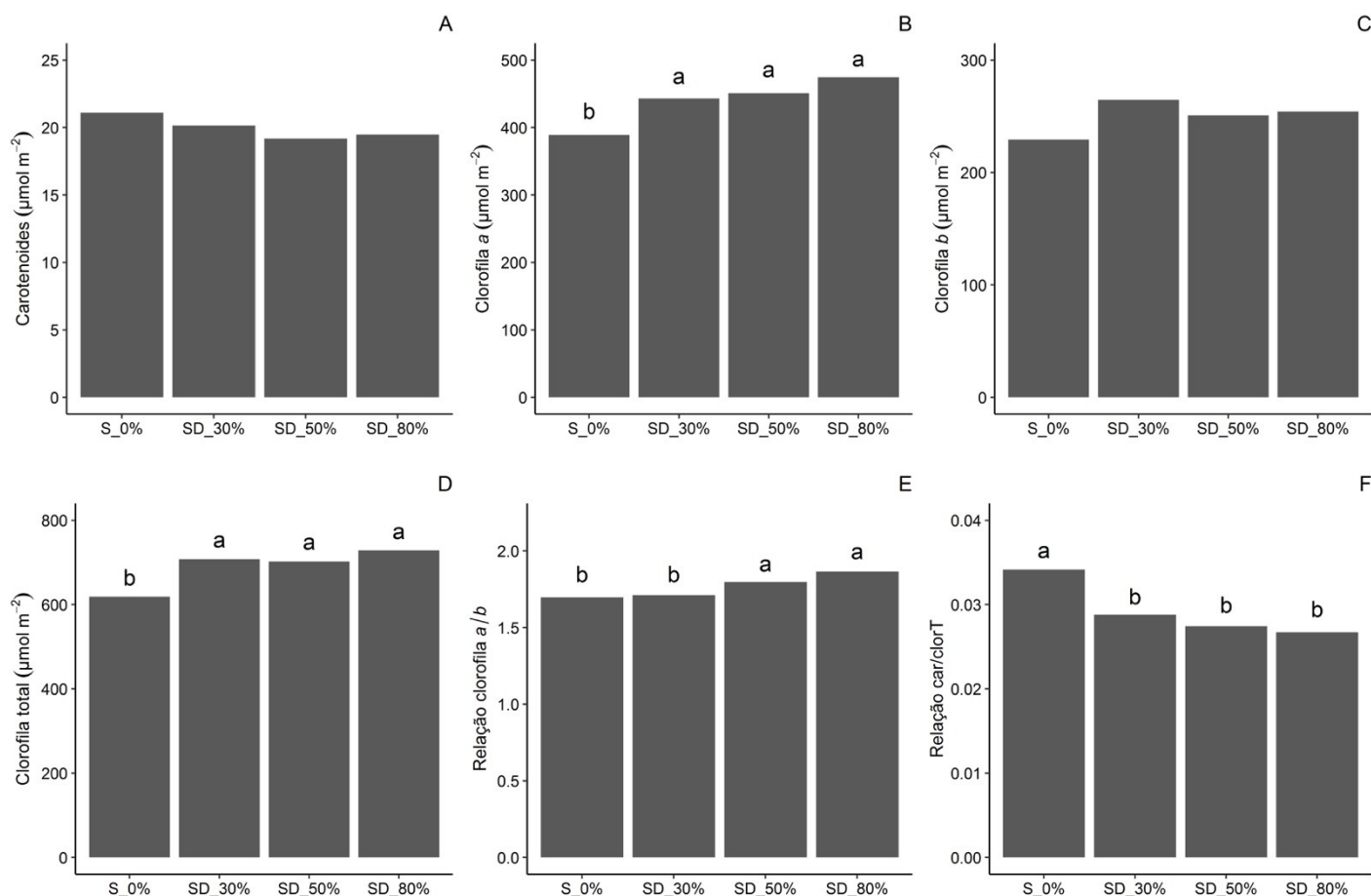


4.2 PIGMENTOS FOTOSSINTÉTICOS

Dos pigmentos fotossintéticos, clorofila *a*, clorofila total, razão clorofila *a/b* e relação *car/clor T*, foram significativamente afetados ($p < 0,05$) pelos tratamentos (figura 3 A-F).

As plantas sob pleno sol tiveram reduções significativas no conteúdo de clorofila *a* (figura 3B) e total (figura 3D), e um aumento na relação *car/clorT* (figura 3F) quando comparado com os demais tratamentos. O conteúdo de carotenoides (figura 3A) e clorofila *b* (figura 3C) não diferiu entre os tratamentos. A razão clorofila *a/b* foi maior nos tratamentos de 50% e 80% de sombreamento (figura 3E).

Figura 3 – Carotenoides (A), clorofila a (B), clorofila b (C), clorofila total (D), relação clorofila *a/b* (E), e relação carotenoides e clorofila total (Car/Clor T) (F) expressos em $\mu\text{mol m}^{-2}$ de área foliar em mudas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.

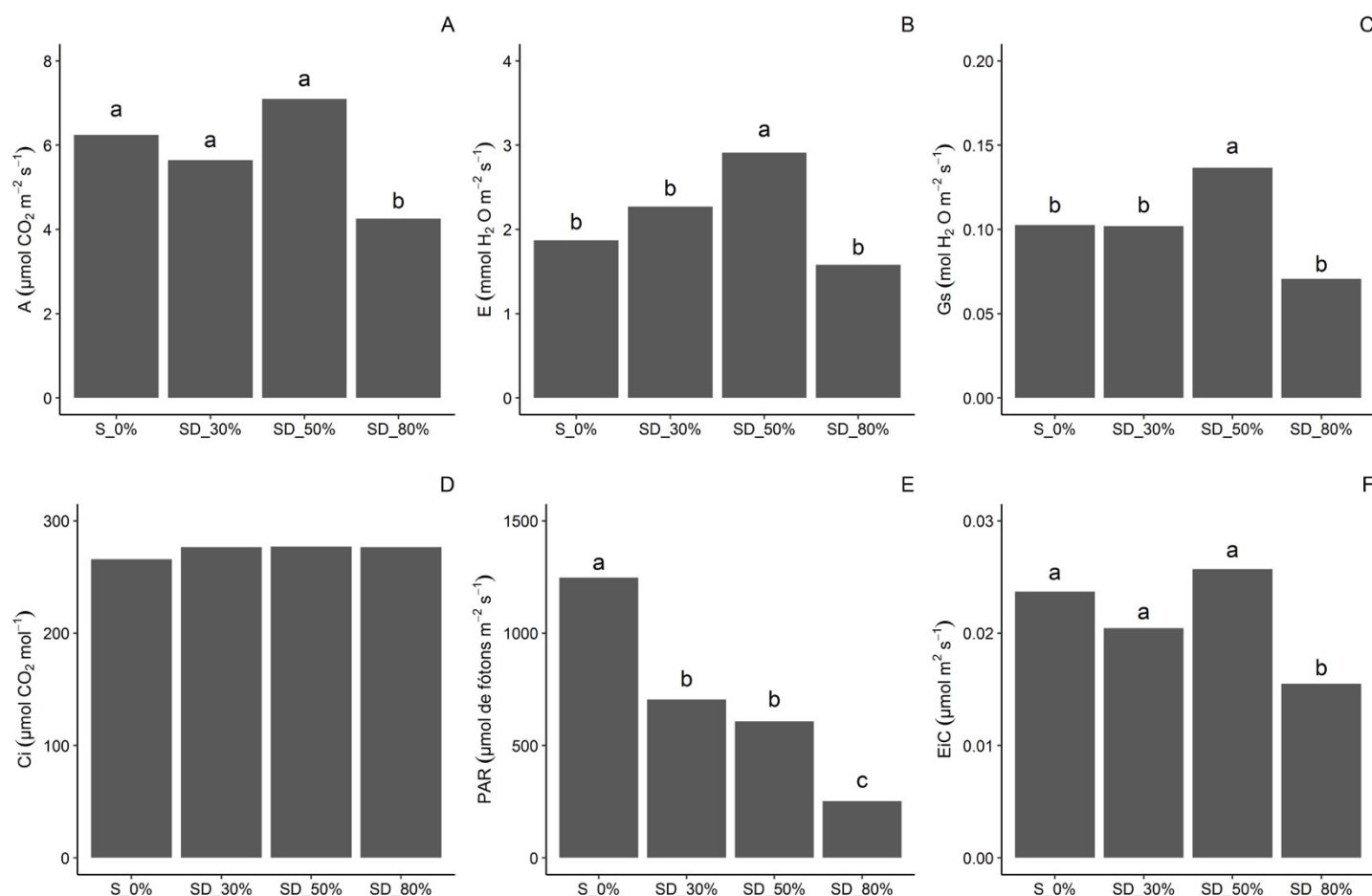


As barras nos gráficos representam as médias dos tratamentos de sombreamento, que diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$) quando apresentam letras distintas.

4.3 TROCAS GASOSAS

Nas folhas de *E. uniflora* foram encontrados efeitos significativos do sombreamento nas trocas gasosas. A taxa líquida de assimilação de CO_2 foi reduzida sob 80% de sombreamento, sendo maior nos demais tratamentos, os quais não diferiram entre si (figura 4A). Respostas semelhantes foram observadas na eficiência instantânea de carboxilação (EiC), ou seja, os menores valores foram observados em plantas submetidas a 80% de sombreamento (figura 4F).

Figura 4 – Taxa líquida de assimilação de CO₂ (A) (A em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), taxa de transpiração (B) (E em $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (C) (Gs em $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração intercelular de CO₂ (D) (Ci em $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$), radiação fotossinteticamente ativa (E) (PAR em $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), e eficiência instantânea de carboxilação (F) (EiC, em $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) de mudas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.



As barras nos gráficos representam as médias dos tratamentos de sombreamento, que diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$) quando apresentam letras distintas.

A taxa de transpiração CO₂ e a condutância estomática apresentaram tendência similar, sendo significativamente ($p < 0,05$) maior nas folhas desenvolvidas em 50% de sombreamento, quando comparadas com folhas sob pleno sol, 30 e 80% de sombreamento, sem diferença significativa entre os três últimos tratamentos (figura 4B-C).

O sombreamento reduziu a radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Sendo assim, o tratamento pleno sol apresentou valores de PAR mais altos do que os tratamentos de sombreamento intermediário (30% e 50%) e alto sombreamento (80%) (figura 4E).

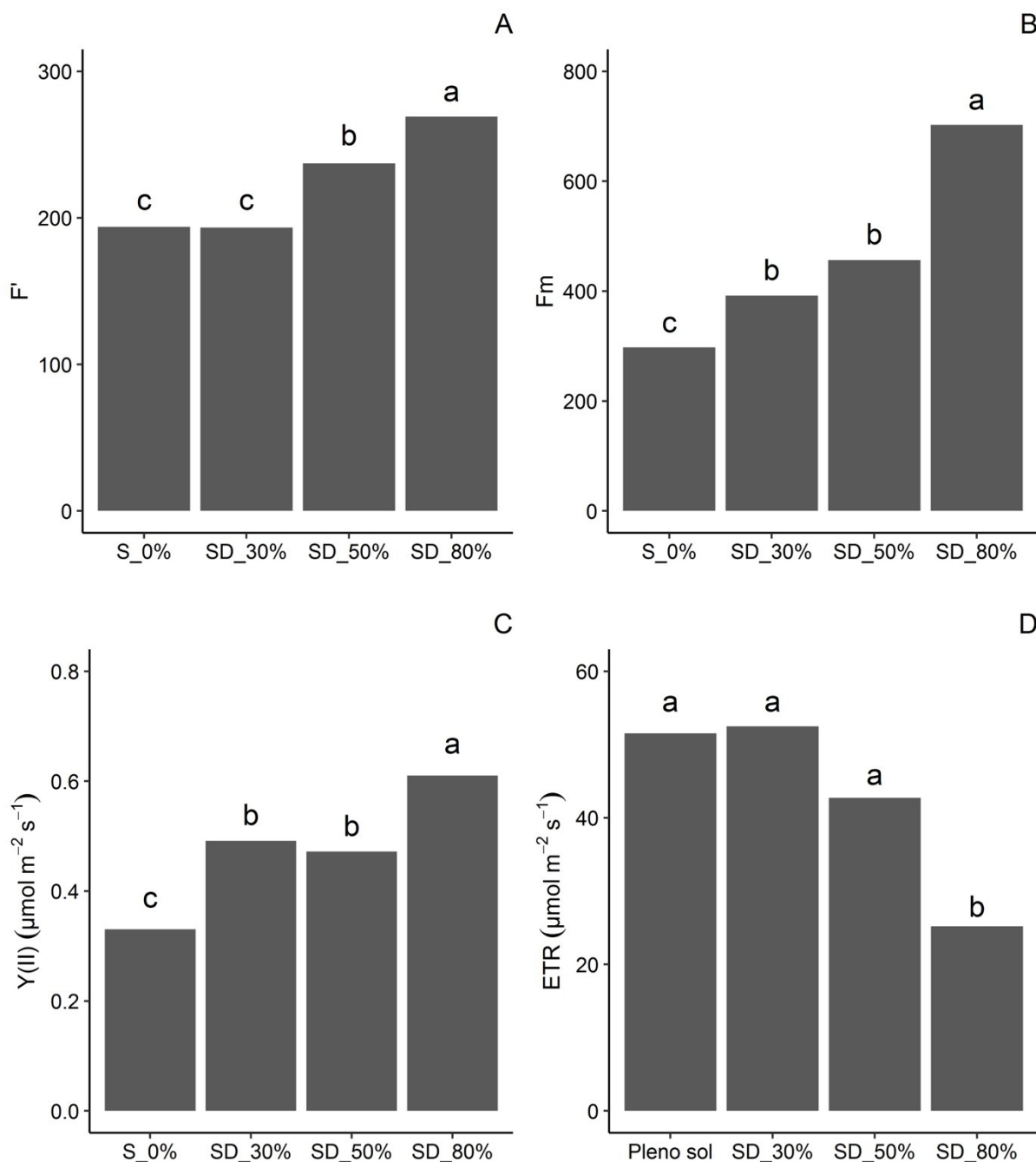
4.4 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

Os parâmetros de fluorescência da clorofila em folhas de *E. uniflora* foram significativamente afetados pela sombra. O sombreamento aumentou significativamente F' , F_m' e Y (II). Os valores máximos para F' foram observados sob 80% de sombreamento, seguidos de 50, 30% de sombreamento e pleno sol, respectivamente. Já a ordem de aumento de F_m' foi: 80% de sombreamento > 50% e 30% de sombreamento > pleno sol (figura 5).

O sombreamento de 80% também aumentou o rendimento quântico efetivo do PSII. O maior valor foi obtido no tratamento de maior sombreamento (80%) diminuindo de forma gradativa nos demais tratamentos até pleno sol. O Y (II) foi 48, 42 e 84% maior nos tratamentos de sombreamento (30, 50 e 80%) do que nas folhas sob pleno sol, respectivamente (figura 5).

O tratamento com 80% de sombreamento resultou em uma redução significativa ($p < 0,05$) na taxa de transporte de elétrons (ETR) (figura 5D).

Figura 5 – Fluorescência mínima (F') (A), fluorescência máxima (Fm') (B), rendimento quântico efetivo do PSII $Y(II)$ (C), taxa de transporte de elétrons (ETR) (D) em folhas de *E. uniflora* em condições de: Pleno sol (S_0%), 30% de sombreamento (S_30%), 50% de sombreamento (S_50%) e 80% de sombreamento (S_80%). UTFPR, Pato Branco-PR, 2019.



As barras nos gráficos representam as médias dos tratamentos de sombreamento, que diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ($p \leq 0,05$) quando apresentam letras distintas.

4.5 DISCUSSÃO

Testou-se a hipótese de que *E. uniflora* possui estratégias distintas de aclimatação em diferentes intensidades de luz. Os resultados mostram que a hipótese foi satisfatoriamente corroborada, uma vez que a espécie se mostrou capaz de desenvolver diferentes fenótipos sob as diferentes condições de disponibilidade de luz. No entanto, embora haja claramente alguma plasticidade fisiológica, pois, as mudas crescidas sob 50 e 80% de sombreamento mostraram algumas características típicas de planta de sombra, as condições desse ambiente foram menos favoráveis para o desenvolvimento das plantas.

Submeter mudas de *E. uniflora* a diferentes níveis de sombreamento, resultou em mudanças nas respostas de crescimento. As diferenças no crescimento (altura de planta e diâmetro de caule) entre os tratamentos se tornaram pronunciadas com o aumento da idade (figura 1A e 1B). Um retardo de crescimento pode ter ocorrido nos primeiros meses, porque pode levar algum tempo até que a morfologia das plantas esteja adequadamente adaptada à intensidade da luz, e/ou devido a danos causados às mudas no momento do transplante.

No entanto, ao final do experimento, aos 21 meses, os resultados mostram que 30% de redução da exposição à luz total, proporcionou o maior crescimento em altura e diâmetro do caule das plantas.

Estudo anterior mostrou que mudas de *E. uniflora* são exigentes em sol, pois crescem melhor em pleno sol, apresentando maior altura e diâmetro de caule sob essa condição (SCALON et al., 2001). No entanto, utilizaram apenas dois tratamentos de sombreamento (50 e 70%). A falta de tratamentos de sombreamento moderado entre 0 e 50% de interceptação da luz total pode ter inibido a identificação desse resultado. Neste trabalho monitorou-se uma gama maior de interceptação da radiação solar. Ao fazê-lo, observou-se resposta diferente do trabalho anterior, onde sombreamento moderado (30%) proporcionou melhor resposta nas variáveis de crescimento avaliadas.

Apesar de apresentarem elevado crescimento em altura, as plantas sob 30% de sombreamento não apresentaram diferença em sua massa seca total em comparação com as plantas sob pleno sol (figura 1C), sugerindo que esse

aumento em altura não foi resultado de um aumento na produção de massa seca, mas de alocação diferente de assimilados para o caule, favorecendo seu crescimento em altura (MECHERGUI e PARDOS, 2017; FAMIANI et al., 2007), comprovado pela maior massa seca do caule em 30% de sombreamento (figura 1C) e diâmetro de caule similar em ambos tratamentos (figura 1B).

O elevado crescimento em altura associado com o menor diâmetro do caule nas plantas submetidas a 50 e 80% de sombreamento (figura 1A e 1B), e menor índice de qualidade de mudas de Dickson (figura 1G), podem revelar a ocorrência de estiolamento nas plantas. Isso indica uma resposta do fototropismo para modificar a distribuição foliar da planta para ajudá-la a receber luz suficiente (WANG et al., 2009; MAPES et al., 2014). Essa estimulação do alongamento do caule é tipicamente considerada como parte da "síndrome de evitar sombra" (TSUKAYA, 2005). Isso é consistente com outros estudos, que mostram que, em ambiente de luz limitada, os padrões de alocação de fotossintatos favorecem o alongamento da parte aérea (WALTERS et al., 1993).

As plantas parecem usar duas estratégias para enfrentar as condições de sombreamento: (1) até 30% de sombreamento tolera e apresenta ótimo crescimento, e (2) modifica o processo de desenvolvimento e crescimento, para evitar a sombra em sombreamento superior a 50%.

Portanto, a massa seca total é a variável mais importante a ser analisada para a seleção do nível de sombreamento mais adequado para o desenvolvimento das plantas, uma vez que a maior altura das plântulas pode revelar a ocorrência de estiolamento.

A massa seca total por planta foi significativamente maior sob pleno sol e 30% de sombra e diminuiu linearmente com o aumento dos níveis de sombreamento (Figura 1C). Os efeitos positivos no acúmulo de massa seca em 30% de sombreamento e pleno sol foram alcançados por diferentes mecanismos. Primeiramente o elevado número de folhas por planta (figura 1E) e massa seca das folhas (figura 1C). Sendo a massa seca das folhas uma das variáveis que mais contribuiu para a massa seca total (entre 35 e 40% em todos os tratamentos), isso explica parcialmente esse resultado. Segundo, as diferenças observadas na massa seca, são explicadas, em partes, pelas maiores taxas de assimilação líquida de CO₂

nesses tratamentos (figura 4A). A assimilação líquida de CO₂ foi semelhante para as folhas desenvolvidas a pleno sol e até 50% de sombra, o que sugere nenhuma alteração aparente na capacidade de fixação de C até esse nível de sombra.

Quando a luz é um recurso limitante, a planta aumenta a eficiência da captação de luz pelo aumento da área foliar específica (SLA) (EVANS e POORTER, 2001). O SLA foi modificado pela sombra. Em ambientes de luz mais alta, a área foliar específica tende a diminuir (TAKENAKA et al., 2001). O aumento na área foliar específica sob 50% de sombreamento pode ser resultado de mudanças no tamanho, forma e número de células mesófilas reduzindo a espessura foliar, agindo para maximizar a absorção de luz (BJÖRKMAN, 1981), e facilitar as trocas gasosas (CO₂, O₂ e H₂O) (KIM et al., 2011). Portanto, estudos futuros sobre as modificações morfológicas na estrutura foliar podem contribuir para elucidar as alterações das plantas de *E. uniflora* em diferentes condições de sombreamento.

A maior e menor área foliar foram observados em 50% de sombreamento e pleno sol, respectivamente (figuras 2 e 1D). Estudo mostra que plantas de sombra desenvolvem folhas maiores e mais finas para aumentar a colheita de luz (TAIZ et al., 2017). Sob 80% de sombreamento o tamanho das folhas foi maior que a pleno sol e menor que sob 50% de sombreamento. Isso pode ter sido um ajuste para reduzir a demanda respiratória da parte aérea, afim de ajudar a compensar a diminuição da capacidade fotossintética das folhas sob o maior nível de sombreamento (CAMPBELL e MILLER, 2002).

A maioria das espécies de plantas expande a área de sua superfície foliar para compensar a baixa disponibilidade de luz dentro dos ambientes florestais, capturando a luz de maneira mais eficiente quando submetida a intensidades de pouca luz (MENGARDA et al., 2009). Por outro lado, folhas menores e mais espessas em ambientes de alta disponibilidade de luz proporcionam uma menor superfície de contato entre a folha e o ambiente, e maior resistência à perda de água pela transpiração (FINI et al., 2010).

O número de folhas por planta foi maior em pleno sol e diminuiu nos tratamentos sob sombreamento (figura 1E). Este resultado é apoiado por outros trabalhos (ZERVOUDAKIS et al. 2012; MENDES et al. 2001). Aparentemente os níveis de sombreamento influenciaram na cor das folhas (figura 2). A cor das folhas

pode ser usada para identificar estresse causado pela adaptação às mudanças ambientais (BRAND et al., 1997). Portanto, mensurar a cor das folhas em estudos futuros também pode ajudar a entender as respostas da espécie as diferentes intensidades luminosas.

Outra estratégia que aparentemente a espécie usa para aumentar a capacidade fotossintética quando submetida a sombra é aumentar a concentração de clorofila. A clorofila absorve a energia luminosa na fotossíntese e o conteúdo de clorofila está diretamente relacionado à taxa fotossintética (MAO et al., 2007). A maior concentração de clorofila (*a* e total) nos tecidos foliares das plantas que se desenvolveram sob intensidades de sombreamento (30, 50 e 80%), demonstra que sob essas condições, a síntese de maior quantidade de clorofila é uma estratégia de aclimatação para aumentar a eficiência da captura de luz e contrabalançar a menor radiação que chega à folha, uma vez que folhas altamente pigmentadas apresentam maior eficiência de absorção de luz por folha (DAI et al., 2009). Teores elevados de clorofila sob condições de pouca luz encontrados em *E. uniflora* podem, portanto, serem considerados resposta de aclimatação da espécie à sombra.

Além das clorofilas totais, a razão entre a clorofila *a/b* têm sido um parâmetro chave para julgar a tolerância à sombra de uma determinada espécie (GIVNISH, 1988), na qual espécies mais tolerantes exibem menor razão sob sombra em comparação com as cultivadas em ambientes de alta luminosidade. Tem sido demonstrado que espécies tolerantes à sombra produzem uma proporção maior de clorofila *b* em relação à clorofila *a*, o que leva a uma menor razão Clor *a/b*, para aumentar a eficiência da absorção de luz azul em ambientes de pouca luz (YAMAZAKI et al., 2005). *E. uniflora* no presente estudo respondeu de forma oposta: maiores valores de Clor *a/b* foram obtidos sob os níveis de sombreamento (50 e 80%) (figura 3E).

Estudo com *Euglena gracilis*, espécie tolerante à sombra, mostrou maiores valores na relação Clor *a/b* em resposta à sombra. Sugeriram, então, que a diminuição da razão Clor *a/b* não pode ser tomada como uma resposta generalizada tolerante à sombra para todos os organismos fotossintéticos (BENERAGAMA e GOTO, 2010). As mudanças nas proporções Clor *a/b*, dependendo do ambiente de luz, possivelmente são uma característica das próprias espécies (BENERAGAMA e

GOTO, 2010).

A relação Car/Clor reflete a relação entre a absorção de luz e a proteção contra danos causados por luz nas plantas (BJÖRKMAN e DEMMIG-ADAMS, 1995). Neste experimento, o maior valor da relação Car/Clor T em pleno sol sugere a capacidade da *E. uniflora* em minimizar os danos causados pela alta radiação, pois os carotenoides protegem as clorofilas contra altas radiações (HASHIMOTO et al., 2016).

Os carotenoides têm duas funções principais na fotossíntese: como agentes fotoprotetores, evitando danos fotooxidativos às moléculas de clorofila e, como pigmentos acessórios de captação de luz, estendendo a faixa espectral de absorção de luz para a fotossíntese (HASHIMOTO et al., 2016). O fato dos tratamentos não terem apresentado diferenças quanto ao teor de carotenoides (figura 3A) sugerem que, a primeira função foi a mais exigida em ambientes expostos a alta radiação solar, e a segunda quando as plantas estavam submetidas a ambientes sombreados.

As folhas de *E. uniflora* desenvolvidas à 50% de sombreamento tiveram taxa de transpiração mais alta do que as folhas desenvolvidas sob os demais tratamentos. Provavelmente devido ao fato de que plantas desenvolvidas a pleno sol e 30% de sombreamento possuíam importantes adaptações morfoanatômicas, especialmente maior espessura da folha, possivelmente devido a um aumento no comprimento das células mesófilas paliçádicas e número de camadas (BOARDMAN, 1977), o que limita a perda de água por transpiração (BJÖRKMAN, 1981). Portanto, estudos sobre anatomia foliar, através de cortes transversais nas folhas, são necessárias para confirmação dessa hipótese. Já a redução da transpiração em 80% de sombreamento pode ser consequência do aumento da umidade relativa do ar no ambiente deste tratamento, o que limita a transpiração (FINI et al., 2010).

A redução na taxa de transpiração, associada a elevada taxa de assimilação líquida de CO₂, nos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento, indicam a existência de mecanismos de adaptação em *E. uniflora*, no sentido de diminuir as perdas de água sob essas condições.

Além disso, as menores taxas de transpiração encontradas nos

tratamentos de pleno sol, 30% e 80% de sombreamento, foram associadas a decréscimos no valor de condutância estomática, o que pode ser atribuído ao fechamento estomático (ZHANG et al., 2003). Sob pleno sol e 30%, as reduções observadas em condutância estomática indicam que o fechamento estomático foi devido à saturação de luz e funcionou para diminuir a perda de água. Ou devido a restrição de água, houve fechamento parcial dos estômatos (MEDRANO et al., 2002). Apesar de o fornecimento de água ter sido constante durante o experimento, os tratamentos proporcionaram mudanças no microclima que as plantas estavam submetidas.

Em contraste, sob o tratamento de 80% de sombreamento as plantas fecharam os estômatos devido à umidade relativa do ar elevada no ambiente. A redução na taxa de assimilação líquida de CO₂ nesse tratamento parece não estar relacionada a fatores estomáticos, visto que não houve diferença estatística entre pleno sol e 30% de sombreamento, e sim a limitações na fase fotoquímica da fotossíntese. Isso é evidenciado pelo menor valor da eficiência instantânea de carboxilação sob 80% de sombreamento (figura 4F), mostrando que não foi possível assimilar grande quantidade de CO₂, mesmo que estivesse disponível no espaço intercelular, mostrando que a limitação eram os produtos da fase fotoquímica.

Aparentemente a causa da diminuição da assimilação líquida de CO₂ sob 80% de sombreamento, é devido a limitação na produção de ATP e NADPH. Essa hipótese é sustentada pelo fato de que a taxa líquida de assimilação de CO₂ foi associada a uma maior velocidade de transporte de elétrons (ETR) (figura 4A e 5D). As maiores taxas foram obtidas em plantas cultivadas sob pleno sol, 30 e 50% de sombreamento, e diminuíram drasticamente com o aumento do nível de sombreamento para 80%. O estresse de baixa luminosidade inibe a assimilação e a produção de plantas afetando as trocas gasosas (WEI et al., 2005; GREGORIOU et al., 2007). A baixa radiação fotossinteticamente ativa (253,1 μmol de fótons m⁻² s⁻¹) no maior nível de sombreamento, levou a uma redução na taxa líquida de assimilação de CO₂ (YANG et al., 2018) e, portanto, na acúmulo de massa seca, o que pode ser observado pela menor massa seca total nesse tratamento (figura 1C).

A concentração intercelular de CO₂ (C_i) não diferiu estatisticamente entre os tratamentos (figura 4D), sugerindo que o C_i não foi o principal fator a reduzir

a taxa líquida de assimilação de CO₂ nas folhas de plantas sob 80% de sombreamento (figura 4A).

A fluorescência é um dos pilares dos estudos da regulação fotossintética e das respostas das plantas ao meio ambiente (STIRBET et al., 2018). O valor da ETR representa a quantidade relativa de elétrons passando pelo PSII durante a fotossíntese em estado estacionário (TEZARA et al., 2003). A exposição às condições de alto sombreamento (80%) resultou em valor de ETR bastante reduzido (figura 5D). Esse declínio de ETR em 80% mostra que, apesar do sistema antena do PSII ter sido eficiente, comprovado pelo valor de Y(II), chegava pouca energia para contribuir com a ETR.

O rendimento quântico efetivo do PSII Y(II), foi maior em 80% de sombreamento e menor em pleno sol (figura 5C). Uma queda no rendimento quântico efetivo do PSII a pleno sol mostra que parte da luz absorvida não foi convertida em energia fotoquímica (DOS ANJOS et al., 2012). Possivelmente, a luz não aproveitada foi dissipada em forma de calor. Isso, atrelado aos altos valores de ETR nesse tratamento, possivelmente contribuíram para a remoção da energia excessiva absorvida pela clorofila neste tratamento.

O menor rendimento quântico do PSII e menor valor da fluorescência mínima e máxima da clorofila em condições de pleno sol, sugerem que a maquinaria fotossintética de *E. uniflora* têm a capacidade de lidar com o excesso de energia luminosa evitando a fotoinibição.

Outro estudo importante seria determinar a atividade de enzimas antioxidantes (superóxido dismutase, ascorbato peroxidase e catalase). As espécies reativas de oxigênio (ROS) prejudiciais que são produzidas em excesso de energia luminosa estão envolvidas no mecanismo de fotoinibição (ASADA, 1999). As plantas desenvolveram mecanismos enzimáticos e não enzimáticos para proteger as células dos efeitos tóxicos das ROS (ALSCHER et al., 2002). Os mecanismos não enzimáticos envolvem antioxidantes de baixo peso molecular (ascorbato, glutatona, e tocoferol), enquanto os mecanismos antioxidantes enzimáticos envolvem a atividade da superóxido dismutase, ascorbato peroxidase, catalase e outras enzimas (ASADA, 1999).

Como o sistema antioxidativo é fundamentalmente importante na

proteção do aparato fotossintético contra a destruição fotooxidativa (POLLE, 1997), a maior atividade de enzimas antioxidantes possivelmente seria encontrada em plantas expostas a maior radiação solar, visto que estas apresentaram tolerância ao dano fotooxidativo, devido a elevada capacidade fotossintética que essas plantas apresentaram. A atividade de enzimas antioxidantes contribuiria para elucidar questões relacionadas ao dano fotooxidativo.

A fim de captar mais luz sob condições de sombreamento, as plantas foram capazes de aumentar a eficiência de interceptação de luz pela maior plasticidade das variáveis de coleta de luz (morfologia da folha e teor de clorofila) (VALLADARES et al., 2002). Isto é corroborado pelo aumento nos valores de $Y(II)$.

Possivelmente os níveis de sombra afetam significativamente o teor e a composição do óleo essencial das folhas de *E. uniflora*, conforme relatado para outras espécies (MATTANA et al., 2010; KUMAR et al., 2014). Portanto estudos que quantifiquem o teor de óleo essencial e seus componentes em diferentes níveis de sombreamento são de extrema importância, uma vez que o óleo essencial de *E. uniflora* têm diversas atividades biológicas que permitem muitas aplicações medicinais e farmacêuticas, sendo um nicho de mercado com elevado potencial.

Outro estudo importante também deve ser realizado é estabelecer o ponto de compensação de luz da espécie, pois essa característica é unificadora para comparar as tolerâncias de sombra em plantas (CRAINE et al., 2012). O ponto de compensação de luz é um indicador direto da capacidade em utilizar luz fraca. Quanto mais baixo o ponto de compensação da luz, mais fácil será a fotossíntese sob condições fracas de luz. Aparentemente, os resultados do presente trabalho indicam que este ponto de compensação de luz é baixo para a espécie, pois as mudas sombreadas tiveram elevada sobrevivência (dados não mostrados) e acúmulo de massa seca, ainda que menor quando comparada com as plantas de pleno sol e 30% de sombreamento.

Os resultados sugerem que condições de pleno sol até 30% de sombreamento são ótimos para que *E. uniflora* possa alcançar seu máximo potencial de crescimento, mas pode ser cultivada em condições de sombreamento, pois possui capacidade de regular corretamente o seu metabolismo e se adaptar a diferentes condições de luz. Porém essa capacidade de aclimatação diminui em

condições superiores a 50% de interceptação da luz solar incidente. No entanto, a menor plasticidade fenotípica sob 80% também pode estar associada a uma estratégia conservadora de uso de recursos (VALLADARES et al., 2000). Essa hipótese é suportada pelas seguintes evidências: (i) Maior crescimento em altura e diâmetro de caule, e massa fresca total em 30% de sombreamento; (ii) estiolamento das plantas em 50 e 80% de sombreamento; (iii) Maior massa seca total em 30% de sombreamento e pleno sol; (iv) Maior índice de qualidade de mudas em pleno sol e 30% de sombreamento; (v) O tamanho da folha e área foliar específica aumentam linearmente até 50% de sombreamento, decrescendo em 80% de sombreamento; (vi) Assimilação líquida de CO₂ é semelhante em folhas desenvolvidas a pleno sol até 50% de sombra; (vii) Aumento do teor de clorofila a e total, em todos tratamentos de sombreamento; (viii) Menor valor de ETR sob 80% de sombreamento; (ix) Maior condutância estomática em 50% de sombreamento; (x) Menor eficiência instantânea de carboxilação (EiC) em 80% de sombreamento; (xi) evidências de eficiência na dissipação térmica do excesso de energia absorvida nos tratamentos sob maiores incidência da radiação solar.

O desempenho das mudas de *E. uniflora* sob diferentes condições de luz, sugere que esta espécie possui alta tolerância a condições extremas de luz, embora tenha menor taxa de fotossíntese e acúmulo de biomassa sob sombreamento intenso. Possivelmente essa aclimação bem-sucedida em ampla gama de condições de luz permite a extensa distribuição geográfica da espécie no continente sul-americano.

Os argumentos apresentados aqui sugerem que a espécie pode ser usada para programas de recuperação de áreas degradadas, em áreas totalmente devastadas, ou ainda em programas de enriquecimento florestal ou sistemas agroflorestais, nos quais já existem outras espécies arbóreas, proporcionando ambientes de sombreamento leves/moderados, com baixa redução da exposição da luz solar total. A importância do cultivo de *E. uniflora* em sistemas agroflorestais deve ser enfatizada, uma vez que os frutos e o óleo essencial extraído das folhas podem proporcionar retornos econômicos para os agricultores. Tais estratégias demonstram a importância de compreender as exigências ecofisiológicas de diferentes espécies de plantas para ajudar a conciliar a conservação da

biodiversidade, restauração florestal e renda para comunidades rurais e agricultores.

Já a produção de mudas de *E. uniflora* em viveiros deve ser realizada em até 30% de sombreamento devido o menor tempo necessário para colocar as plantas prontas para venda e elevada qualidade das plantas.

Vale ressaltar que este estudo foi realizado com mudas de *E. uniflora*, cultivadas sob condições de luz constante, e demonstrou que os ajustes ocorreram durante essa fase de crescimento. Seria importante entender como *E. uniflora* se adaptam ao crescimento sob intensidades de luz flutuantes, como as encontradas no ambiente natural.

5 CONCLUSÕES

1. O elevado sombreamento (50 e 80% de sombra) reduziu drasticamente o acúmulo de massa seca em mudas de *E. uniflora*, e houve sinais de estiolamento das plantas nessa condição.

2. As mudas sombreadas apresentaram como resposta para elevar a capacidade fotossintética, aumentar o teor de clorofila a e total. No entanto, esta resposta não foi suficiente em elevado sombreamento (80%), pois, houve limitação na assimilação líquida de CO₂ e na taxa de transporte de elétrons neste tratamento.

3. *E. uniflora* apresenta algumas características de aclimação a diferentes intensidades de radiação solar, principalmente por meio de modificações em características fisiológicas, morfológicas, em relação às folhas e aparato fotossintético.

4. Em conclusão, sugere-se as condições de pleno sol à 30% de sombreamento como ótima intensidade luminosa para o cultivo de *E. uniflora*.

5. Com base nos resultados *E. uniflora* pode ser classificada como uma planta de sol facultativa.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Foi levantada inicialmente a hipótese de que *E. uniflora* possui estratégias distintas de aclimatação em diferentes intensidades de luz, devido sua ampla distribuição geográfica da espécie e sua versatilidade de ambientes, ocorrendo em sub-bosque, borda de mata, capoeira e matas ciliares.

Os resultados obtidos suportam satisfatoriamente essa hipótese, pois a espécie se mostrou capaz de desenvolver diferentes fenótipos sob as diferentes condições de disponibilidade de luz. No entanto, apesar de os tratamentos de sombreamento terem proporcionado algumas respostas de características típicas de planta de sombra, as condições desse ambiente não foram as mais adequadas para o desenvolvimento da espécie.

Compreender a variabilidade na fisiologia e morfologia em resposta a intensidade luminosa é importante para saber como uma espécie de planta é capaz de crescer em diferentes habitats, o que também guiará a seleção de habitats adequados para possível introdução da espécie.

Este estudo contribuiu para uma compreensão da tolerância à sombra de *E. uniflora*. Os resultados demonstram que a condição de pleno sol até 30% foi ideal para seu desenvolvimento, enquanto 80% de sombra influenciou negativamente na taxa de assimilação líquida de CO₂ e acúmulo de massa seca. Porém, apesar desse resultado, a espécie mostrou tolerância ao sombreamento no estágio de plântulas, sugerindo seu potencial e viabilidade de uso em ambientes sombreados ainda no estágio de plântula (reflorestamento, sistemas agroflorestais).

Esta informação é necessária para estimular o cultivo comercial e auxiliar para a conservação eficaz da *E. uniflora*.

REFERÊNCIAS

AASAMAA, Krõõt; SÕBER, Anu. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO₂ concentration and light intensity, and the effect of abscisic acid on the sensitivities in six temperate deciduous tree species. **Environmental and Experimental Botany**, v. 71, n. 1, p. 72-78, 2011.

ALSCHER, Ruth Grene; ERTURK, Neval; HEATH, Lenwood S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. **Journal of experimental botany**, v. 53, n. 372, p. 1331-1341, 2002.

ALVARES, Clayton Alcarde et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.

AMOO, I. A.; ADEBAYO, O. T.; OYELEYE, A. O. Chemical evaluation of winged beans (*Psophocarpus Tetragonolobus*), Pitanga cherries (*Eugenia uniflora*) and orchid fruit (*Orchid fruit myristic a*). **African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development**, v. 6, n. 2, 2006.

AMORIM, Ana Carolina L. et al. Antinociceptive and hypothermic evaluation of the leaf essential oil and isolated terpenoids from *Eugenia uniflora* L.(Brazilian Pitanga). **Phytomedicine**, v. 16, n. 10, p. 923-928, 2009.

ARAÚJO, DSD de et al. Comunidades vegetais do Parque Nacional da restinga de Jurubatiba. In *Ecologia das Lagoas Costeiras do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e do município de Macaé (RJ)* (F.A. Esteves, ed.). Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p.39-62. , 1998.

ASADA, Kozi. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. **Annual review of plant biology**, v. 50, n. 1, p. 601-639, 1999.

BENERAGAMA, C. K.; GOTO, K. Chlorophyll a:b ratio increases under low-light in shade-tolerant' *Euglena gracilis*. 2010.

BERTAMINI, Massimo et al. Low-night temperature increased the photoinhibition of photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves. **Environmental and Experimental Botany**, v. 57, n. 1-2, p. 25-31, 2006.

BEZERRA, João Emmanoel Fernandes; SILVA JUNIOR, Josué Francisco da; LEDERMAN, Ildo Eliezer. **Frutas nativas pitanga (*Eugenia uniflora* L.)**. Funep, 2000.

BIANCHINI, Edmilson et al. Diversidade e estrutura de espécies arbóreas em área

alagável do município de Londrina, sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 3, p. 405-419, 2003.

BILGER, Wolfgang; SCHREIBER, Ulrich; BOCK, Michael. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**, v. 102, n. 4, p. 425-432, 1995.

BJÖRKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In 'Physiological plant ecology. 1. Responses to the physical environment. Encyclopedia of plant physiology. New Series. Vol. 12A'.(Eds OL Lange, PS Nobel, CB Osmond, H Ziegler) pp. 57–107. 1981.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: **Ecophysiology of photosynthesis**. Springer, Berlin, Heidelberg, p. 17-47. 1995.

BJÖRKMAN, Olle; DEMMIG, Barbara. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 4, p. 489-504, 1987.

BOARDMAN, NK t. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual review of plant physiology**, v. 28, n. 1, p. 355-377, 1977.

BRAND, Mark H. Shade influences plant growth, leaf color, and chlorophyll content of *Kalmia latifolia* L. cultivars. **HortScience**, v. 32, n. 2, p. 206-208, 1997.

CAMPBELL, Stuart J.; MILLER, Cameron J. Shoot and abundance characteristics of the seagrass *Heterozostera tasmanica* in Westernport estuary (south-eastern Australia). **Aquatic Botany**, v. 73, n. 1, p. 33-46, 2002.

CANHAM, Charles D. et al. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. **Canadian journal of forest research**, v. 20, n. 5, p. 620-631, 1990.

CELLI, Giovana Bonat; PEREIRA-NETTO, Aducto Bellarmino; BETA, Trust. Comparative analysis of total phenolic content, antioxidant activity, and flavonoids profile of fruits from two varieties of Brazilian cherry (*Eugenia uniflora* L.) throughout the fruit developmental stages. **Food research international**, v. 44, n. 8, p. 2442-2451, 2011.

CLOUGH, J. M.; TEERI, J. A.; ALBERTE, R. S. Photosynthetic adaptation of *Solanum dulcamara* L. to sun and shade environments. **Oecologia**, v. 38, n. 1, p. 13-21, 1979.

COGDELL, Richard J.; GARDINER, Alastair T. [18] Functions of carotenoids in

photosynthesis. In: **Methods in enzymology**. Academic Press, 1993. p. 185-193.

CORRÊA, Manuel Pio. Dicionário de plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas. In: **Dicionário de Plantas úteis do Brasil e das Exóticas Cultivadas**. Imprensa Nacional Brasília, 1984.

COSTA, Andre Gustavo Vasconcelos et al. Bioactive compounds and health benefits of exotic tropical red-black berries. **Journal of functional foods**, v. 5, n. 2, p. 539-549, 2013.

COSTA, Deomar P. et al. Influence of fruit biotypes on the chemical composition and antifungal activity of the essential oils of *Eugenia uniflora* leaves. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v. 21, n. 5, p. 851-858, 2010.

CRAINE, Joseph M. et al. Resource limitation, tolerance, and the future of ecological plant classification. **Frontiers in plant science**, v. 3, p. 246, 2012.

CUZZUOL, Geraldo Rogério Faustini; MILANEZ, Camilla Rozindo Dias. Morphological and physiological adjustments in juvenile tropical trees under contrasting sunlight irradiance. In: **Advances in Photosynthesis-Fundamental Aspects**. InTech, 2012.

CZECZUGA, B. Carotenoid contents in leaves grown under various light intensities. **Biochemical systematics and ecology**, v. 15, n. 5, p. 523-527, 1987.

DAI, Yajuan et al. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. **Environmental and experimental botany**, v. 65, n. 2-3, p. 177-182, 2009.

DE ALMEIDA, Durinézio José; FARIA, Marcos Ventura; DA SILVA, Paulo Roberto. Biologia experimental em Pitangueira: uma revisão de cinco décadas de publicações científicas Experimental biology in pitangueira: a review of five decades of scientific publications. **Ambiência**, v. 8, n. 1, p. 159-175, 2012.

DE LIMA, Vera Lúcia Arroxelas Galvão; DE ALMEIDA MÉLO, Enayde; DA SILVA, Daisyvângela E. Fenólicos e carotenoides totais em pitanga. **Scientia Agrícola**, v. 59, n. 3, p. 447-450, 2002.

DE LIRA JÚNIOR, José Severino et al. **Pitangueira**. Recife: Empresa de Pesquisa Agropecuária. IPA, 87 p. 2007.

DICKSON, Alexander; LEAF, Albert L.; HOSNER, John F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **The Forestry Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10-13, 1960.

DILLENBURG, L. R.; WAECHTER, J. L.; PORTO, M. L. Species composition and structure of a sandy coastal plain forest in northern Rio Grande do Sul, Brazil. **In: Coastal plant communities of Latin America.** p. 349-366. 1992.

DONADIO, L. C.; MORO, F. V.; SERVIDONE, A. A. Pitanga. **Frutas Brasileiras. Jaboticabal: Novos Talentos**, p. 240-243, 2002.

DONADIO, L.C. **Fruticultura para pomares domésticos.** Jaboticabal, SP:UNESP-FCAV, 126p. 1983.

DOS ANJOS, L.; OLIVA, M. A.; KUKI, K. N. Fluorescence imaging of light acclimation of brazilian atlantic forest tree species. **Photosynthetica**, v. 50, n. 1, p. 95-108, 2012.

EVANS, JoRo; 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 & Environment**, v. 24, n. 8, p. 755-767, 2001.

FALCÃO, Tamires Rocha et al. Crude extract and fractions from *Eugenia uniflora* Linn leaves showed anti-inflammatory, antioxidant, and antibacterial activities. **BMC complementary and alternative medicine**, v. 18, n. 1, p. 84, 2018.

FAMIANI, F. et al. Effects of tree shelters on young olive (*Olea europaea*) tree growth and physiology. 2007.

FERRO, Esteban et al. *Eugenia uniflora* leaf extract and lipid metabolism in *Cebus apella* monkeys. **Journal of ethnopharmacology**, v. 24, n. 2-3, p. 321-325, 1988.

FINI, A. et al. Growth, leaf gas exchange and leaf anatomy of three ornamental shrubs grown under different light intensities. **European Journal of Horticultural Science**, v. 75, n. 3, p. 111-117, 2010.

GIVNISH, Thomas J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Functional Plant Biology**, v. 15, n. 2, p. 63-92, 1988.

GOMMERS, Charlotte MM et al. Shade tolerance: when growing tall is not an option. **Trends in plant science**, v. 18, n. 2, p. 65-71, 2013.

GONÇALVES, José Francisco de Carvalho et al. Growth, photosynthesis and stress indicators in young rosewood plants (*Aniba rosaeodora* Ducke) under different light intensities. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 17, n. 3, p. 325-334, 2005.

GONÇALVES, José Francisco de Carvalho; MARENCO, Ricardo Antonio; VIEIRA, Gil. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. **Revista Brasileira de**

Fisiologia Vegetal, v. 13, n. 2, p. 149-157, 2001.

GREGORIOU, K.; PONTIKIS, K.; VEMMOS, S. Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). **Photosynthetica**, v. 45, n. 2, p. 172-181, 2007.

HASHIMOTO, Hideki; URAGAMI, Chiasa; COGDELL, Richard J. Carotenoids and photosynthesis. In: **Carotenoids in Nature**. Springer, Cham, p. 111-139. 2016.

HENDRY, G.A.F. & PRICE, A.H. **Stress indicators: chlorophylls and carotenoids**. In: Hendry, G.A.F. and Grime J.P. (Eds.) *Methods in comparative plant ecology*. Chapman & Hall, London, 148-152p. 1993

JONES, Robert H.; MCLEOD, Kenneth W. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallowtree and Carolina ash seedlings. **Forest science**, v. 36, n. 4, p. 851-862, 1990.

JUNG, Paulo Henrique et al. Insecticidal activity of *Eugenia uniflora* L. and *Melia azedarach* L. on *Atta laevigata* Smith. **Floresta e Ambiente**, v. 20, n. 2, p. 191-196, 2013.

KALAJI, Hazem M. et al. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. **Acta physiologiae plantarum**, v. 38, n. 4, p. 102, 2016.

KANAZAWA, Alice; PATIN, Amaury; GREENE, Andrew E. Efficient, highly enantioselective synthesis of selina-1, 3, 7 (11)-trien-8-one, a major component of the essential oil of *Eugenia uniflora*. **Journal of natural products**, v. 63, n. 9, p. 1292-1294, 2000.

KIM, Su Jin et al. Growth and photosynthetic characteristics of blueberry (*Vaccinium corymbosum* cv. Bluecrop) under various shade levels. *Scientia Horticulturae*, v. 129, n. 3, p. 486-492, 2011.

KONO, Masaru; TERASHIMA, Ichiro. Long-term and short-term responses of the photosynthetic electron transport to fluctuating light. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 137, p. 89-99, 2014.

KRAMER, Paul J.; DECKER, John P. Relation between light intensity and rate of photosynthesis of loblolly pine and certain hardwoods. **Plant physiology**, v. 19, n. 2, p. 350, 1944.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E1. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual review of plant biology**, v. 42, n. 1, p. 313-349, 1991.

KUMAR, R.; SHARMA, S.; SINGH, B. Influence of transplanting time on growth, essential oil yield and composition in clary sage (*Salvia sclarea* L.) plants grown under mid hills of north-western Himalayas. J. Essen. **Oil Bearing Pl**, v. 14, p. 260-265, 2011.

KUMAR, Rakesh et al. Irradiance stress and plant spacing effect on growth, biomass and quality of wild marigold (*Tagetes minuta* L.)—an industrial crop in western Himalaya. **Journal of Essential Oil Research**, v. 26, n. 5, p. 348-358, 2014.

LEDERMAN, I.E.; BEZERRA, J.E.F.; CALADO, G. **A pitangueira em Pernambuco**. Recife: IPA, 20p. (Documentos, 19). 1992.

LICHTENTHALER, Hartmut K. et al. Differences in pigment composition, photosynthetic rates and chlorophyll fluorescence images of sun and shade leaves of four tree species. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 45, n. 8, p. 577-588, 2007.

LICHTENTHALER, Hartmut K.; RINDERLE, Ursula. The role of chlorophyll fluorescence in the detection of stress conditions in plants. **CRC Critical Reviews in Analytical Chemistry**, v. 19, n. sup1, p. S29-S85, 1988.

LORENZI, Harri. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. **Nova Odessa: Editora Plantarum 352p.-col. illus.. Por Geog**, v. 4, 1992.

LUSK, Christopher H. et al. Why are evergreen leaves so contrary about shade?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 6, p. 299-303, 2008.

MAO, L. Z. et al. Comparative photosynthesis characteristics of *Calycanthus chinensis* and *Chimonanthus praecox*. **Photosynthetica**, v. 45, n. 4, p. 601-605, 2007.

MAPES, Christine; XU, Yan. Photosynthesis, vegetative habit and culinary properties of sage (*Salvia officinalis*) in response to low-light conditions. **Canadian journal of plant science**, v. 94, n. 5, p. 881-889, 2014.

MARGIS, R. et al. Genetic differentiation among three neighboring Brazil-cherry (*Eugenia uniflora* L.) populations within the Brazilian Atlantic rain forest. **Biodiversity & Conservation**, v. 11, n. 1, p. 149-163, 2002.

MARQUES, M. do CM; VAZ, AS da F.; MARQUETE, R. Flórua da APA Caiuru, Parati, RJ: espécies vasculares. **Serie estudos e contribuicoes**, n. 14, 314–382.1997.

MATHUR, S.; JAIN, L.; JAJOO, A. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants.

Photosynthetica, p. 1-12, 2018.

MATTANA, Raquel Souza et al. Shade level effects on yield and chemical composition of the leaf essential oil of *Pothomorphe umbellata* (L.) Miquel. **Scientia Agricola**, v. 67, n. 4, p. 414-418, 2010.

MAXWELL, Kate; JOHNSON, Giles N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. **Journal of experimental botany**, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000.

MECHERGUI, Taher; PARDOS, Marta. Impacts of mulching and tree shelters on Cork oak (*Quercus suber* L.) seedling survival and growth after four growing seasons. **Rev. Ecol.** 2017.

MEDRANO, H. et al. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter. **Annals of botany**, v. 89, n. 7, p. 895-905, 2002.

MELO, Rosineia M. et al. Identification of impact aroma compounds in *Eugenia uniflora* L.(Brazilian Pitanga) leaf essential oil. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v. 18, n. 1, p. 179-183, 2007.

MENDES, M. M.; GAZARINI, L. C.; RODRIGUES, M. L. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments—effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. **Environmental and Experimental Botany**, v. 45, n. 2, p. 165-178, 2001.

MENGARDA, Liana HG et al. Light as an indicator of ecological succession in brazilwood (*Caesalpinia echinata* Lam.). **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 1, p. 55-64, 2009.

NÚÑEZ, Jisette González et al. Antineoplastic potential of the aqueous crude extract of *Eugenia uniflora* L. in human cervical cancer. **Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences**, v. 54, n. 2, 2018.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy?. **Plant, Cell & Environment**, v. 26, n. 4, p. 505-512, 2003.

OGUNWANDE, I. A. et al. Studies on the essential oils composition, antibacterial and cytotoxicity of *Eugenia uniflora* L. **International journal of Aromatherapy**, v. 15, n. 3, p. 147-152, 2005.

POLLE, Andrea. Defense against photooxidative damage in plants. **Cold Spring Harbor Monograph Series**, v. 34, p. 623-666, 1997.

ROVEDDER, Ana Paula Moreira et al. Potential medicinal use of forest species of the deciduous seasonal forest from Atlantic forest biome, south Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 59, 2016.

SALGUEIRO, Fabiano et al. Even population differentiation for maternal and biparental gene markers in *Eugenia uniflora*, a widely distributed species from the Brazilian coastal Atlantic rain forest. **Diversity and Distributions**, v. 10, n. 3, p. 201-210, 2004.

SCALON, S. de PQ et al. Germinação e crescimento de mudas de pitangueira (*Eugenia uniflora* L.) sob condições de sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 23, n. 3, p. 652-655, 2001.

SCHAPOVAL, E. E. S. et al. Evaluation of some pharmacological activities of *Eugenia uniflora* L. **Journal of ethnopharmacology**, v. 44, n. 3, p. 137-142, 1994.

SCHOLES, J. D.; HORTON, P. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence: simultaneous measurements. **Methods in comparative plant ecology**. Chapman and Hall, London, p. 130-136, 1993.

SCHREIBER, U.; SCHLIWA, U.; BILGER, W1. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. **Photosynthesis research**, v. 10, n. 1-2, p. 51-62, 1986.

SHAO, Qingsong et al. Effects of shade treatments on photosynthetic characteristics, chloroplast ultrastructure, and physiology of *Anoectochilus roxburghii*. **PloS one**, v. 9, n. 2, p. e85996, 2014.

SILVA, Silvanda de Melo. Pitanga. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 28, n. 1 de abril de 2006.

SMITH, Harry. Light quality, photoperception, and plant strategy. **Annual review of plant physiology**, v. 33, n. 1, p. 481-518, 1982.

SOARES, Denise Josino et al. Pitanga (*Eugenia uniflora* L.) fruit juice and two major constituents thereof exhibit anti-inflammatory properties in human gingival and oral gum epithelial cells. **Food & function**, v. 5, n. 11, p. 2981-2988, 2014.

SOBEH, Mansour et al. Chemical profiling of the essential oils of *Syzygium aqueum*, *Syzygium samarangense* and *Eugenia uniflora* and their discrimination using chemometric analysis. **Chemistry & biodiversity**, v. 13, n. 11, p. 1537-1550, 2016.

STIRBET, A. et al. Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses?. **Photosynthetica**, v. 56,

n. 1, p. 86-104, 2018.

SULTAN, S. E.; BAZZAZ, F. A. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. **Evolution**, v. 47, n. 4, p. 1009-1031, 1993.

TAIZ, Lincoln et al. **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. Artmed Editora, 2017.

TAKENAKA, A.; TAKAHASHI, K.; KOHYAMA, T. Optimal leaf display and biomass partitioning for efficient light capture in an understory palm, *Licuala arbuscula*. **Functional Ecology**, v. 15, n. 5, p. 660-668, 2001.

TEAM, R. Core. R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing. **Vienna, Austria**. 2012.

TERASHIMA, Ichiro et al. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO₂ diffusion. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 343-354, 2006.

TEZARA, Wilmer et al. Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray. **Annals of Botany**, v. 92, n. 6, p. 757-765, 2003.

TSUKAYA, Hirokazu. Leaf shape: genetic controls and environmental factors. *International Journal of Developmental Biology*, v. 49, n. 5-6, p. 547-555, 2004.

VALLADARES, Fernando et al. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy?. **The New Phytologist**, v. 148, n. 1, p. 79-91, 2000.

VALLADARES, Fernando; GIANOLI, Ernesto; GÓMEZ, José M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. **New phytologist**, v. 176, n. 4, p. 749-763, 2007.

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

VALLADARES, Fernando; SKILLMAN, John B.; PEARCY, Robert W. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American journal of Botany**, v. 89, n. 8, p. 1275-1284, 2002.

VICTORIA, Francine Novack et al. Essential oil of the leaves of *Eugenia uniflora* L.: antioxidant and antimicrobial properties. **Food and chemical toxicology**, v. 50, n. 8, p. 2668-2674, 2012.

VICTORIA, Francine Novack et al. Involvement of serotonergic and adrenergic systems on the antidepressant-like effect of *E. uniflora* L. leaves essential oil and further analysis of its antioxidant activity. **Neuroscience letters**, v. 544, p. 105-109, 2013.

WALTERS, M. B.; KRUGER, E. L.; REICH, P. B. Growth, biomass distribution and CO₂ exchange of northern hardwood seedlings in high and low light: relationships with successional status and shade tolerance. **Oecologia**, v. 94, n. 1, p. 7-16, 1993.

WALTERS, M.B.; FIELD, C.B. Photosynthetic light acclimation in two rainforest Piper species with different ecological amplitudes. **Oecologia**, v.72, p.449-456, 1987.

WALTERS, Robin G. Towards an understanding of photosynthetic acclimation. **Journal of experimental botany**, v. 56, n. 411, p. 435-447, 2005.

WANG, Hong et al. The responses of photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence and chlorophyll content of nectarine (*Prunus persica* var. Nectarina Maxim) to greenhouse and field grown conditions. **Scientia horticulturae**, v. 112, n. 1, p. 66-72, 2007.

WANG, Lingxia et al. Dynamics of chloroplast proteome in salt-stressed mangrove *Kandelia candel* (L.) Druce. **Journal of proteome research**, v. 12, n. 11, p. 5124-5136, 2013.

WANG, YanRu; GUO, QiaoSheng; JIN, Miao. Effects of light intensity on growth and photosynthetic characteristics of *Chrysanthemum morifolium*. **Zhongguo Zhong yao za zhi= Zhongguo zhongyao zazhi= China journal of Chinese materia medica**, v. 34, n. 13, p. 1632-1635, 2009.

WEI, S. L. et al. Studies on the shade-endurance capacity of *Glycyrrhiza uralensis*. **China journal of Chinese materia medica**, v. 30, n. 2, p. 100-104, 2005.

WELLBURN, Alan R. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. **Journal of plant physiology**, v. 144, n. 3, p. 307-313, 1994.

WEYERSTAHL, P. et al. Volatile Constituents of *Eugenia uniflora* Leaf Oil1. **Planta medica**, v. 54, n. 06, p. 546-549, 1988.

WILSON, P. G. et al. Conspectus of the genus *Eugenia* (Myrtaceae) in the Philippines. **Gardens' Bull. Singapore**, v. 60, p. 399-410, 2009.

YAMAZAKI, Jun-ya et al. The stoichiometry and antenna size of the two photosystems in marine green algae, *Bryopsis maxima* and *Ulva pertusa*, in relation to the light environment of their natural habitat. **Journal of experimental botany**, v.

56, n. 416, p. 1517-1523, 2005.

YANG, Feng et al. Auxin-to-Gibberellin Ratio as a Signal for Light Intensity and Quality in Regulating Soybean Growth and Matter Partitioning. **Frontiers in plant science**, v. 9, p. 56, 2018.

ZERVOUDAKIS, George et al. Influence of light intensity on growth and physiological characteristics of common sage (*Salvia officinalis* L.). **Brazilian archives of biology and technology**, v. 55, n. 1, p. 89-95, 2012.

ZHANG, Shouren; MA, Keping; CHEN, Lingzhi. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environmental and Experimental Botany**, v. 49, n. 2, p. 121-133, 2003.

ZHANG, W. F. et al. The seasonal photosynthetic responses of seedlings of the endangered plant *Cathaya argyrophylla* to different growth light environments. **Biodiversity Science**, v. 13, n. 5, p. 387-397, 2005.