

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

LUANA RIBEIRO SILVA

ALTERAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS EM FEIJOA (*Acacia sellowiana*)  
SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO

DISSERTAÇÃO

PATO BRANCO

2020

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

**LUANA RIBEIRO SILVA**

**ALTERAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS EM FEIJOA (*Acça sellowiana*)  
SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

**DISSERTAÇÃO**

**PATO BRANCO**

**2020**

LUANA RIBEIRO SILVA

**ALTERAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS EM FEIJOA (*Acca sellowiana*)  
SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

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

Orientador: Prof. Dr. Moeses Andriago Danner

Coorientador: Prof. Dr. Clevison Luiz  
Giacobbo

PATO BRANCO

2020

S586a Silva, Luana Ribeiro.  
Alterações morfofisiológicas em feijoa (*Acca sellowiana*) sob diferentes níveis de sombreamento / Luana Ribeiro Silva. -- 2020.  
79 f. : il.

Orientador: Prof. Dr. Moeses Andriago Danner  
Coorientador: Prof. Dr. Clevison Luiz Giacobbo  
Dissertação (Mestrado) - Universidade Tecnológica Federal do Paraná.  
Programa de Pós-Graduação em Agronomia. Pato Branco, PR, 2020.  
Inclui bibliografia.

1. Radiação solar. 2. Aclimação (Plantas). 3. Fotossíntese. 4. Folhas - Morfologia. I. Danner, Moeses Andriago, orient. II. Giacobbo, Clevison Luiz, 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 Campus 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.º 201**

### **ALTERAÇÕES MORFOFISIOLÓGICAS EM FEIJOA (*Acça Sellowiana*) SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

Por

**LUANA RIBEIRO SILVA**

Dissertação apresentada às oito horas e trinta minutos do dia vinte e um de fevereiro de dois mil e vinte, como requisito parcial para obtenção do título de MESTRA EM AGRONOMIA, Linha de Pesquisa – Horticultura, Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção Vegetal), 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:

---

**Dr. Leandro Galon**

UFFS/Erechim

(à distância, por videoconferência)

---

**Dra. Anelise Tessari Perboni**

UTFPR/Dois Vizinhos

---

**Dr. Moeses Andriago Danner**

UTFPR/Pato Branco

Orientador

---

**Dr. Alcir José Modolo**

Coordenador do PPGAG

A Deus fonte de amor e misericórdia,  
À minha família,  
Aos amigos queridos.

Dedico

## AGRADECIMENTOS

Creio que um dos maiores desafios no presente momento, seria demonstrar em poucas linhas o sentimento de gratidão que emana em meu coração, pela dádiva de contemplar mais esta vitória e por todos aqueles que estiveram presente nesta caminhada, me ajudando e apoiando para que este sonho se tornasse realidade.

Agradeço primeiramente a Deus, fonte inesgotável de amor e força que me conduziu dia após dia nesta trajetória. Este amor que me fortaleceu em dias em que tudo parecia sem cor, nos dias em que as tempestades pareciam ser maiores que minha força. Sem Deus isso jamais seria possível.

Agradeço aos meus amados pais Luzimar e Raimundo Nonato pelo amor, carinho, compreensão e por todas as palavras de alento. Sem vocês eu não teria conseguido, sou grata por cada palavra de luz, de força e por me abraçarem mesmo estando a quilômetros de distância. Inexprimível é meu amor por vocês. Grata também à Josélia, Natália, Jarlaiane, ao Ivo Aguiar, ao meu irmão Mateus, minha cunhada Maria e ao Matheus Silveira pelo apoio e carinho. Gratidão à Mariana, Kaciele, Mariele pela amizade. E também aos meus amigos CCB pelo companheirismo.

Agradeço ao meu orientador Dr. Moeses Andrigo Danner pelos conselhos e pelas palavras de incentivo. Pelas vezes que me encorajou mesmo sem perceber, pela paciência e auxílio. Obrigada pela dedicação e motivação!

Grata a todos os amigos do Grupo de Estudos em Fruteiras Nativas do Sul do Brasil. À Ângela, Amanda e Vanessa pelo apoio, risadas e força. Ao Rafael e Sílvia pelo auxílio com as análises estatísticas. Agradeço também ao professor Drº Joel Donazzolo pela disponibilidade em contribuir com este trabalho. Ao Lucas Dotto e Chaiane pela amizade e apoio durante essa trajetória.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa e à UTFPR pela estrutura necessária à realização dos experimentos. Ao PPGAG pela oportunidade e à banca por participar deste momento tão importante pra mim.

Imensamente grata a todos que estiveram presentes direta ou indiretamente na minha vida, que tornaram o caminho mais leve e o riso mais fácil!

“Foi o tempo que dedicastes à tua rosa que a fez tão importante”  
(Antoine de Saint-Exupéry).

## RESUMO

RIBEIRO SILVA, Luana. Alterações morfofisiológicas em feijoa (*Acca sellowiana*) sob diferentes níveis de sombreamento. 81 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Área de Concentração: Produção vegetal), Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR). Pato Branco, 2020.

As espécies vegetais possuem exigências específicas quanto à disponibilidade luminosa necessária ao seu desenvolvimento. Neste contexto, a heterogeneidade na disponibilidade de luz comumente presente nos ambientes naturais de crescimento pode ocasionar diferentes respostas morfológicas, anatômicas e fisiológicas nas plantas, constituindo-se, portanto, em mecanismos de aclimação e alteração fenotípica em decorrência da variação na luz disponível. A feijoa (*Acca sellowiana*) apresenta importância econômica, medicinal e ecológica, entretanto, informações ecofisiológicas sobre esta espécie ainda são escassas. Sob a hipótese de aclimação da feijoa em diferentes condições de disponibilidade luminosa, foram avaliados parâmetros de crescimento, acúmulo e alocação de biomassa, parâmetros morfofisiológicos em folhas, trocas gasosas e parâmetros de florescência da clorofila a. As mudas foram cultivadas por 21 meses em quatro níveis de sombreamento: 0% (pleno sol), 30%, 50% e 80% de interceptação da radiação solar. O acúmulo em massa seca total foi significativamente superior em mudas cultivadas pleno sol e 30% de sombra durante o período de estudo. A maior área foliar e área foliar específica foram obtidas em mudas cultivadas sob 80% de sombreamento, e relativamente menores a pleno sol, embora neste tratamento tenha sido observado o maior número de folhas. Para os pigmentos fotossintéticos houve diferença significativa apenas para o teor de carotenoides e relação carotenoides/clorofila total, o qual foi maior em plantas sob pleno sol. A assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e a taxa de transporte de elétrons foi limitada sob 80% de sombreamento. Observou-se incremento da condutância estomática e taxa de transpiração sob pleno sol e 30% de sombreamento, enquanto que a concentração intercelular de CO<sub>2</sub> foi maior em 80% de sombreamento. O limbo foliar mais espesso foi observado em folhas sob condições de pleno sol e 30% de sombreamento. A feijoa apresenta mecanismos de aclimação principalmente em relação às modificações na morfofisiologia e anatomia das folhas. Diante dos fatores evidenciados no presente estudo, é sugerida a utilização e cultivo desta espécie em condições de pleno sol a 30% de sombreamento, denotando assim a exigência de radiação solar para o ótimo desenvolvimento da mesma, e constatando-se, portanto, característica de espécie heliófila. Aliado a isso, foi identificada a capacidade da feijoa em suportar o sombreamento e isto pode relacionar-se diretamente às estratégias de aclimação, muito embora, sob reduzida disponibilidade de luz o seu desenvolvimento seja incipiente.

**Palavras-chave:** Feijoa. Radiação solar. Aclimação. Fotossíntese. Morfofisiologia das folhas. Trocas gasosas.

## ABSTRACT

RIBEIRO SILVA, Luana. Morphophysiological changes in feijoa (*Acca sellowiana*) under different levels of shading. 81 f. Dissertation (Masters in Agronomy) - Graduate Program in Agronomy (Concentration Area: Crop), Federal University of Technology – Paraná (UTFPR). Pato Branco, 2020.

Plant species have specific requirements regarding the luminous availability necessary for their development. In this context, the heterogeneity in the availability of light commonly present in natural growth environments can cause different morphological, anatomical and physiological responses in plants, thus constituting mechanisms of acclimatization and phenotypic alteration due to the variation in available light. *Acca sellowiana* has economic, medicinal and ecological importance, however, ecophysiological information about this species is still scarce. Under the hypothesis of acclimation of feijoa under different conditions of light availability, growth parameters, biomass accumulation and allocation, leaf morphophysiological parameters, gas exchange and chlorophyll a flowering parameters were evaluated. The seedlings were grown for 21 months in four levels of shade: 0% (full sun), 30%, 50% and 80% interception of solar radiation. The accumulation in total dry mass was significantly higher in seedlings grown under full sun and 30% shade during the study period. The largest leaf area and specific leaf area were obtained from seedlings grown under 80% shade, and relatively smaller in full sun, although in this treatment the largest number of leaves was observed. For photosynthetic pigments, there was a significant difference only for carotenoid ter and carotenoid / total chlorophyll ratio, which was higher in plants under full sun. The net assimilation of CO<sub>2</sub> and the electron transport rate was limited under 80% shading. There was an increase in stomatal conductance and perspiration rate under full sun and 30% of shading, while the intercellular CO<sub>2</sub> concentration was greater in 80% of shading. The thickest leaf blade was observed in leaves under conditions of full sun and 30% shading. Feijoa has acclimatization mechanisms mainly in relation to changes in leaf morphophysiology and anatomy. In view of the factors evidenced in the present study, it is suggested the use and cultivation of this species in conditions of full sun at 30% shading, thus denoting the requirement of solar radiation for its optimum development, and therefore, being a characteristic of heliophile species. Allied to this, the ability of feijoa to support shading was identified in this study and this can be directly related to acclimatization strategies, although under reduced light availability its development is incipient.

**Keywords:** Feijoa. Solar radiation. Acclimatization. Photosynthesis. Morphophysiology of leaves. Gas exchange.

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Arbusto (A), folha (B), flores (C) e botões florais (D) de feijoa (*Acca sellowiana*). Universidade Tecnológica Federal do Paraná – UTFPR – Campus Pato Branco (26° 10' 34" S e 52° 41' 22" W)..... 17
- Figura 2 – Crescimento em altura de planta (cm) (A) e diâmetro de caule (mm) (B), número de folhas por planta (C), área foliar de 100 folhas (D), área foliar específica de 10 folhas (E) de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020..... 36
- Figura 3 – Folhas de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento. (A) Pleno sol; (B) 30% de sombreamento; (C) 50% de sombreamento; (D) 80% de sombreamento, aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020..... 37
- Figura 4 – Massa seca total e partição da massa seca entre raízes e parte aérea (A), Índice de Qualidade de Dickson (B) de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020..... 38
- Figura 5 – Anatomia estrutural das folhas de feijoa (*Acca sellowiana*). A: Pleno sol; B: 30% de sombreamento. C: 50% de sombreamento. D: 80% de sombreamento. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020..... 40
- Figura 6 – Clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofila total (C), carotenoides (D), razão entre clorofila *a* e clorofila *b* (E) e razão entre carotenoides e clorofila total (F) expressos em  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$  de área foliar em mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020..... 41
- Figura 7 – Radiação fotossinteticamente ativa (A) (PAR, em  $\mu\text{mol}$  de ftons  $\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), Taxa líquida de assimilação de  $\text{CO}_2$  (B) ( $A$  em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), taxa de transpiração (C) ( $E$  em  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), condutância estomática (D) ( $G_s$  em  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  (E) ( $C_i$  em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ), e eficiência da carboxilação (F) ( $E_iC$  em  $\mu\text{mol m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020..... 43
- Figura 8 – Fluorescência inicial ( $F'$ ) (A), Fluorescência máxima ( $F_m'$ ) (B), Rendimento quântico efetivo do PSII (C) ( $Y(II)$ , em  $\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), Taxa de transporte de elétrons (D) (ETR, em  $\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) em folhas de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020..... 45

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Espessura ( $\mu\text{m}$ ) dos tecidos foliares de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.....39

## LISTA DE ABREVIATURAS

A	Assimilação líquida de CO <sub>2</sub>
AFE	Área Foliar Específica
ATP	Trifosfato Adenosina
BE	Epiderme Abaxial
C <sub>i</sub>	Concentração Intercelular de CO <sub>2</sub>
Clor <i>a</i>	Clorofila <i>a</i>
Clor <i>alb</i>	Relação clorofila <i>a</i> por clorofila <i>b</i>
Clor <i>b</i>	Clorofila <i>b</i>
Clor T	Clorofila Total
Car	Carotenoides
CO <sub>2</sub>	Gás Carbônico
DE	Epiderme Adaxial
<i>E</i>	Taxa de Transpiração
EiC	Eficiência Instantânea da Carboxilação
EROS	Espécies Reativas de Oxigênio
ETR	Taxa de Transporte de Elétrons
F'	Fluorescência inicial
F <sub>m</sub>	Fluorescência máxima
FSI	Fotossistema I
FSII	Fotossistema II
G <sub>s</sub>	Condutância estomática
LB	Lâmina Foliar
LCH I	Complexo Coletor de Luz do FSI
LCH II	Complexo Coletor de Luz do FSII
NADPH	Nicotinamida Adenina Dinucleotídeo Fosfato
PAR	Radiação Fotossinteticamente Ativa
Ph	Floema
PP	Parênquima Paliçádico
SP	Parênquima Esponjoso
Xy	Xilema
Y(II)	Rendimento Quântico Efetivo do FSII

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>13</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA.....</b>	<b>16</b>
2.1 FEIJOA.....	16
2.2 DISPONIBILIDADE DE LUZ E RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS EM PLANTAS.....	20
<b>3 MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>32</b>
<b>4 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....</b>	<b>35</b>
4.1 CRESCIMENTO, ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E MORFOLOGIA FOLIAR.....	35
4.2 ANATOMIA FOLIAR.....	39
4.3 PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES.....	40
4.4 TROCAS GASOSAS.....	42
4.5 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA.....	44
4.6 DISCUSSÃO.....	45
<b>5 CONCLUSÕES.....</b>	<b>60</b>
<b>6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>61</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>63</b>

## 1 INTRODUÇÃO

A feijoa (*Acca sellowiana*) é uma espécie frutífera encontrada nos biomas Pampa e Mata Atlântica. É nativa do planalto meridional brasileiro e do norte do Uruguai, e neste último, na fitofisionomia da Floresta Ombrófila Mista ocorrendo com maior frequência em altitudes de 1800 a 2700, podendo ser encontrada em altitudes inferiores a estas, associada também à formação de bosques e matas de araucária (DUCROQUET et al., 2000; QUINTERO, 2012; MORETTO et al., 2014).

Seu fruto possui atividade antibactericida, antioxidante e antialérgica, além de auxiliar na atividade imunológica e anti-inflamatória através da presença de flavonoides, apresenta também expressivo potencial para pesquisas e desenvolvimento de produtos de interesse gastronômico (AMARANTE; SANTOS, 2011; MARCUTA; MARZA, 2014). Esta espécie pode desempenhar um papel ecologicamente importante por contribuir para a manutenção da estrutura de comunidades animais atuando como atrativo e fonte de alimentos para diversas espécies, e desta forma auxiliando também na manutenção da diversidade de vertebrados no Planalto do Sul do Brasil (BOGONI et al., 2018).

A feijoa tem sido produzida em países como França, Israel, Itália, Rússia, e Nova Zelândia demonstrando-se participativa importância deste último em sua produção, com aproximadamente 800 toneladas para o ano de 2018 (ZHU, 2018; SMERIGLIO et al., 2019). A Colômbia, atualmente considerada a maior produtora desta fruta apresentou uma área plantada de 335 hectares e produção aproximada de 2.765 toneladas para o ano de 2018 (MADR – Gobierno de Colombia, 2018). Além destes, outros países têm demonstrado interesse na cadeia produtiva da feijoa, dentre eles a China (ZHU, 2018).

No Brasil, apesar de ser o centro de origem da espécie, a inexpressividade no cultivo de feijoa ocorre por vários motivos, dentre eles a necessidade de informações detalhadas a respeito de técnicas de cultivo e de conhecimento científico em relação ao desempenho da espécie em especial aos aspectos edafoclimáticos, atrelado a isso há desconhecimento da população sobre as potencialidades deste fruto e suas características nutracêuticas (SANTOS et al., 2011; AMARANTE et al., 2013). Neste sentido, embora seja evidenciada sua

importância ecológica, cultural e socioeconômica até o presente não existem informações disponíveis na literatura que relatem a influência de diferentes condições de luminosidade sob os parâmetros de crescimento e morfofisiologia da feijoa, pois as variações nas condições ambientais são fatores determinantes na distribuição, sobrevivência e adaptação das espécies vegetais (VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

No âmbito da família Myrtaceae, em trabalho realizado por Scalon et al. (2001) sobre a pitangueira, foi relatado maior crescimento das mudas sob condição de pleno sol quando comparado aos tratamentos 50% e 70% de sombreamento. Para o jabolão (*Syzigium cumini*), os níveis de 18% e 30% de sombreamento proporcionaram mudas de melhor qualidade, em relação a pleno sol e 50% de sombreamento (SALLES et al., 2017).

A habilidade em responder às mudanças na disponibilidade de recursos ambientes, dentre eles a luz, é caracterizada como plasticidade fenotípica. As espécies vegetais que dispõem de maior plasticidade, possuem, portanto, maior capacidade em aclimatar-se, superar estresses e sobreviver em ambientes que apresentem instabilidade e/ou heterogeneidade quanto aos recursos disponíveis, e isto é então possibilitado pela existência de alterações fisiológicas, bioquímicas e morfológicas (VALLADARES et al., 2005).

Os ajustes morfofisiológicos tais como modificações em tecidos foliares e espessura da lâmina foliar, mudanças na proporção de tecidos fotossintetizantes e não fotossintetizantes (BOARDMAN, 1977; EVANS; POORTER, 2001; RABELO et al., 2013) alterações na produção e composição de pigmentos fotossintéticos (SILVESTRINE et al., 2007; LAGE-PINTO et al., 2012) e ajustes no aparato fotossintético e na capacidade fotossintética (PORTES et al., 2010; KONO; TERASHIMA, 2014) são exemplos de mecanismos de aclimação. Estudos sobre tais fatores podem possibilitar suporte à conservação *in situ* e *ex situ*, com aprimoramento na produção de mudas para cultivos comerciais da feijoa, e para restauração e enriquecimento florestal (ALBUQUERQUE et al., 2015).

Em observância aos locais de ocorrência natural desta espécie nos planaltos do sul do Brasil, nas bordas de matas e nos capões com dossel mais aberto (REITZ et al., 1983; DUCROQUET et al., 2000; QUINTERO, 2012), tem-se a

hipótese que o seu crescimento e desenvolvimento é favorecido em ambientes que não possuem restrições quanto à disponibilidade de luz. Outra hipótese aventada é de que esta espécie possa desenvolver estratégias que lhe possibilitem aclimação, mesmo sob baixa intensidade luminosa.

Mediante isto, objetivou-se a partir deste estudo verificar as alterações morfofisiológicas em feijoa sob diferentes níveis de luminosidade, abordando as seguintes questões: (i) Sob qual intensidade luminosa o desenvolvimento de mudas de *Acca sellowiana* é melhor? (ii) Quais os principais ajustes anatômicos e fisiológicos evidenciados na mesma quando submetida a diferentes intensidades luminosas?

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

### 2.1 FEIJOA

A feijoa (*Acca sellowiana*) (Berg.) Burret, denominada sinonimamente de feijoa sellowiana, conhecida também como goiabeira-serrana ou goiaba do mato, é uma Myrtaceae nativa da América do Sul, compreendendo os territórios do Sul do Brasil até a região nordeste do Uruguai, comumente encontrada nas terras altas da fronteira com o Uruguai e o Brasil (SANTOS et al., 2011; KABIRI et al., 2016). Sua distribuição estende-se desde o Norte do Uruguai, Rio Grande do Sul, Santa Catarina até o Norte do Estado do Paraná, no Brasil, ocorrendo também na Argentina, embora, em menor frequência (LORENZI, 2002; KELLER; TRESSENS, 2007).

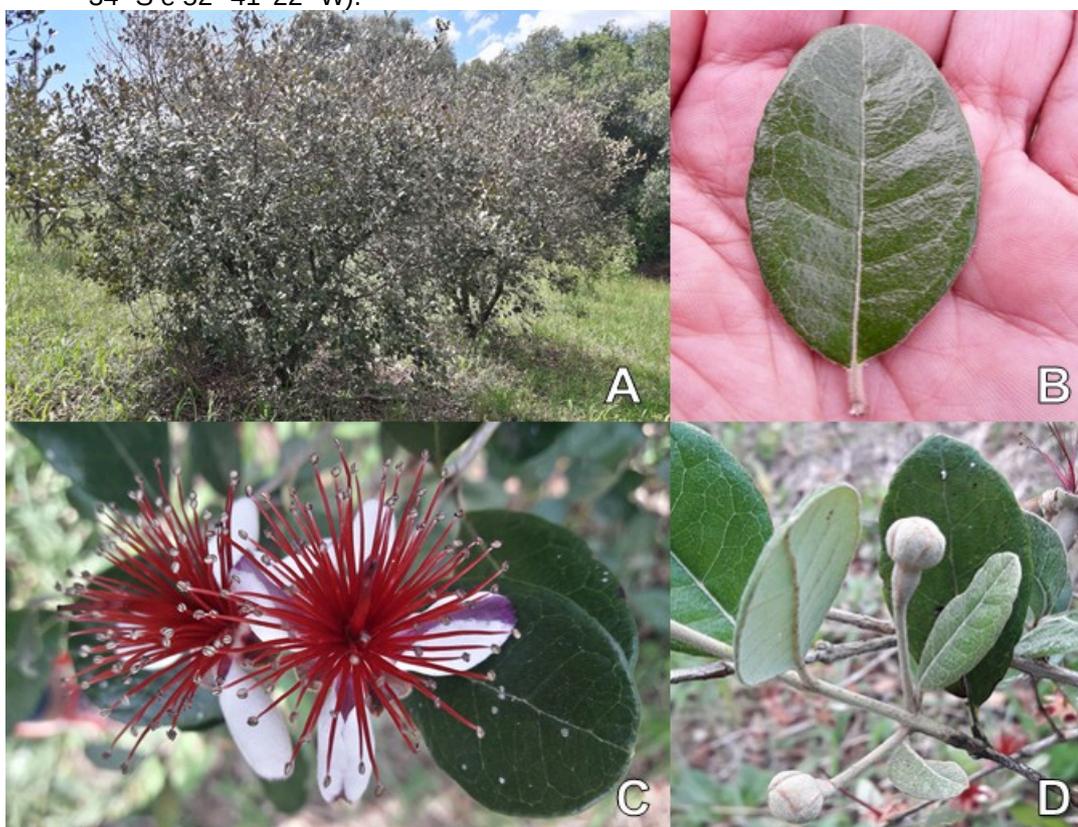
Espécie presente na fitofisionomia da Floresta Ombrófila Mista ocorre frequentemente em altitudes de 1800 a 2700, no entanto, pode ser encontrada em altitudes inferiores associada à formação de bosques e matas de araucária. A feijoa também é frequentemente observada na zona dos campos, dos pinhais do planalto meridional e do escudo rio-grandense, ocorrendo preferencialmente nas orlas ou no interior dos capões, em submatas ralas e abertas dos pinhais, bem como em florestas secundárias, e sendo raramente encontrada ou até mesmo ausente em formações mais fechadas (DUCROQUET et al., 2000; LORENZI, 2008; QUINTERO, 2012).

Apresenta crescimento arbustivo, perenifólio, com 2-6 m de altura, e tronco com ramificações. O seu fruto é classificado como um pseudofruto do tipo pomo, constituindo-se em uma baga de formato ovoide, polpa de coloração gelo e de textura granular, casca lisa de aspecto encerado brilhante e esverdeado, podendo apresentar casca semirrugosa ou de aspecto rugoso, com diâmetro de 3-5 cm, comprimento de 4-10 cm, peso de 20-250 g e rendimento de polpa em até 50 %. O fruto da goiabeira-serrana é similar ao da goiabeira comum (*Psidium guajava* L.) e por essa semelhança foi assim chamado, no entanto, as semelhanças restringem-se apenas ao aspecto físico, pois a sua casca não é comestível, a polpa apresenta sabor singular doce-acidulado e aroma marcante (MATTOS, 1986; LORENZI, 2008;

AMARANTE; SANTOS, 2011; MONFORTE et al., 2014).

As suas folhas são ovais, opostas, dicolores com tonalidades verde-luzente na face adaxial e albotomentosas na face abaxial. As flores são formadas por quatro pétalas de aspecto subcarnoso, com aroma peculiar, em tom avermelhado na parte interna e cerosas externamente, os estames apresentam cor escarlate, prolongando-se até 2 cm acima da flor, e estigma ligeiramente engrossado, são consideradas hermafroditas e predominantemente alógamas, pela presença de barreiras à autofecundação (LEGRAND; KLEIN, 1977; STEWART; CRAIG, 1987). Na região sul a floração da goiabeira-serrana ocorre nos entre os meses de outubro e janeiro. E a maturação dos frutos ocorre entre o final de fevereiro até final de maio (DUCROQUET et al., 1991), a qual é identificada quando o fruto se desprende naturalmente da árvore, e quando o mesmo apresenta agradáveis características de sabor e aroma (SCHOTSMANS et al., 2011).

Figura 1 – Arbusto (A), folha (B), flores (C) e botões florais (D) de feijoa (*Acca sellowiana*). Universidade Tecnológica Federal do Paraná – UTFPR – Campus Pato Branco (26° 10' 34" S e 52° 41' 22" W).



Fonte: Autora

Relatos históricos indicam que a primeira coleta desta espécie foi

realizada na região de Pelotas, situado no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil, no ano de 1815 por Frederich Sellow, do qual derivou-se o nome *sellowiana* (SCHOTSMANS et al., 2011). No ano de 1856 o botânico alemão Otto Berg realizou a descrição do gênero *Acca* e no ano de 1859 descreveu o gênero *Feijoa* (THORP; BIELESKI, 2002; MORETTO et al., 2014). Após alguns anos, Burret observou que não existiam diferenças entre esses gêneros outrora descritos, e então no ano de 1941 o mesmo adotou o nome de *Acca sellowiana* (Berg) Burret. (THORP; BIELESKI, 2002).

No Brasil e no Uruguai, além de alguns cultivos pequenos, os frutos não são produzidos em escala comercial, muito embora, alguns sejam colhidos de plantas em áreas nativas ou domésticas. A expansão do cultivo da feijoa fora de sua área de ocorrência natural e, portanto, seu desenvolvimento comercial em outros países principalmente os europeus, se deu por causa de Edouard Andrè, um conhecido botânico e horticultor francês, que importou a planta como fruteira ornamental, a qual era comum em jardins domésticos e em regiões de clima quente (SMERIGLIO et al., 2019).

A partir disso, o seu cultivo expandiu-se, bem como a seleção de cultivares em países como França, Israel, Itália, Rússia e Nova Zelândia, sendo que para este último é relatada uma produção estimada em 800 toneladas para o ano de 2018, conferindo-lhe, portanto, expressiva importância na produção mundial desta fruta (ZHU, 2018; SMERIGLIO et al., 2019; SÁNCHEZ-MORA et al., 2019). Considerada a maior produtora, a Colômbia apresentou uma área plantada de 335 hectares e uma produção de aproximadamente 2.765 toneladas para o ano de 2018 (MARD – Gobierno de Colombia, 2018). Além destes países, a China também vem despertando interesse na cadeia produtiva da feijoa (ZHU, 2018).

Neste contexto, nota-se que as espécies de frutas nativas têm atraído o interesse de produtores e do mercado consumidor global (AMARANTE et al., 2017). O Brasil é considerado um dos principais centros de diversidade genética de espécies frutíferas ainda pouco estudadas. O potencial para exploração em escala comercial destas espécies tem sido evidenciado no decorrer dos anos à medida que são disponibilizadas informações a respeito da sua importância socioeconômica, bem como sobre os atributos de qualidade de seus frutos sob o ponto de vista de

apreciação e propriedades nutraceuticas (WESTON, 2010).

Diante disso, a feijoa vem recebendo notável atenção, sendo considerado um fruto com potencial econômico e perspectivas futuras quanto à expansão de sua cadeia produtiva (CORADIN, 2011). Muito embora, é perceptível que a falta de tradição no cultivo ocorre, sobretudo, pela escassez de informações técnicas e de conhecimento científico em relação às características agrônomicas e comportamento edafoclimático da planta (AMARANTE et al., 2013). Nisto, sob a percepção dos agricultores brasileiros é evidente a necessidade de ações mais contundentes, pois embora se vislumbre a existência de mercado e o potencial de produção, a cadeia de comercialização da espécie ainda possui desenvolvimento inexpressivo (DONAZZOLO, 2012).

O cultivo e a exploração comercial de frutos nativos como a feijoa podem permitir a oferta e inserção de novos produtos no mercado, constituindo-se em uma nova alternativa de frutos à população, sendo estes detentores de propriedades nutraceuticas desejáveis. Desta forma, o consumo dos mesmos pode possibilitar uma alimentação com qualidade organoléptica à medida que suas propriedades funcionais podem trazer benefícios à saúde (AMARANTE; SANTOS, 2011).

Na medicina tradicional, a infusão das folhas da planta era usada para tratar a disenteria e cólera, principalmente em crianças. Em alguns países, as farmácias homeopáticas vendiam chá de feijoa por este propósito. No entanto, a infusão mais poderosa pode ser obtida a partir da casca seca de frutas de feijoa (JULES; PAULL, 2006).

Os seus frutos são consumidos basicamente frescos ou como suco, mas também são usados pela indústria alimentícia para a produção de vários produtos de confeitaria, além de sorvetes, bolos e doces (MOKHTARI et al., 2018). Nota-se que a feijoa apresenta notórias potencialidades quanto a sua exploração. Estudos recentes relataram que este fruto é uma excelente fonte de vitaminas (dentre elas a vitamina C), polifenóis, fibra alimentar e minerais essenciais (citando-se o potássio) (ZHU, 2018). Além disso, apresenta eficácia antimicrobiana a qual pode ser atribuída à presença de bioativos fitoquímicos e citoprotetores, que podem ser úteis em vários campos de estudo alimentício, nutraceutico e farmacêutico

(PHAN et al., 2019; SMERIGLIO et al., 2019).

Satisfatoriamente, os componentes bioativos foram encontrados não apenas na polpa, mas também em um nível relativamente alto nos outros tecidos biológicos da planta, como casca, folha e flor em botões florais (PENG et al., 2019). Acentuando-se a sua valorização em função das qualidades nutricionais e sensoriais únicas (PHAN et al., 2019), associada também às propriedades antiinflamatória, antioxidante, e estimulante de imunidade (WESTON, 2010).

É demonstrado expressivo potencial da feijoa para pesquisa gastronômica e desenvolvimento de produtos, os quais podem contribuir nos âmbitos social e econômico, principalmente para as populações locais engajadas em sua produção. Tais fatores também se aliam à nova tendência de consumo, segundo a qual experiências sensoriais marcantes podem ser encontradas especialmente em produtos locais regionais (MARCUTA et al., 2014; AMARAL et al., 2019).

Sob uma perspectiva ambiental, o cultivo desta espécie pode apresentar ampla contribuição para manutenção da biodiversidade e fauna, isto porque, além das frutas, as pétalas doces de suas flores têm importância na cadeia alimentar de diversos animais silvestres, sobretudo, de aves. A partir desta perspectiva é possível sua recomendação para projetos de reflorestamento e/ou enriquecimento florestal (DUCROQUET; HICKEL, 1997; AMARAL et al., 2019).

## 2.2 DISPONIBILIDADE DE LUZ E RESPOSTAS MORFOFISIOLÓGICAS EM PLANTAS

A radiação solar é um dos fatores abióticos mais importantes (YANG et al. 2018a) por estar diretamente relacionada ao fornecimento de energia utilizada no processo fotossintético, influenciando também nos processos centrais relacionados à fisiologia, bioquímica, divisão celular, distribuição e sobrevivência das plantas (KONG et al., 2016; WU et al., 2017; YANG et al., 2018a). Em qualquer habitat, a intensidade da luz varia temporalmente e espacialmente. Para a maioria das plantas as variações na disponibilidade de luz sejam elas mais intensas ou moderadas podem acarretar em consideráveis modificações nas características fotossintéticas (ZERVOUDAKIS et al., 2012; WU et al., 2017).

A intensidade e qualidade da luz são variáveis que possuem grande relevância para o crescimento vegetal, não somente pelo fornecimento de energia necessária à realização do processo fotossintético, mas também pelos efeitos ocasionados na morfologia das plantas, em decorrência dos produtos resultantes da fotossíntese líquida que podem ocasionar alterações no desenvolvimento vegetal. Desta forma, a depender da luz disponível as respostas na produção e partição de biomassa vegetal para os órgãos da planta podem ser variáveis e, portanto, o crescimento vegetal pode ser alterado (GONÇALVES et al., 2010; FERNANDEZ et al., 2017; YANG et al., 2018b).

A luz tem importância não somente para o processo assimilatório de carbono, como também exerce influência na absorção e transporte de nutrientes, atuando também na regulação do processo metabólico do carbono e na ativação enzimática necessária à etapa bioquímica da fotossíntese (LEE, 2013). Aliado a isso, as condições luminosas quando associadas a fatores como baixa disponibilidade de nutrientes no solo e deficit hídrico podem comprometer diretamente o desenvolvimento das plantas (SANTOS JÚNIOR et al., 2006).

O processo que envolve o fluxo de água no contexto solo-planta-atmosfera é dependente das condições hídricas do solo (LARCHER, 2006). Desta forma, a restrição hídrica pode ocasionar limitações no crescimento e alterações no metabolismo das plantas, citando-se a influência em processos como abertura e fechamento de estômatos (ZYVCAK et al., 2013), modificações no potencial hídrico foliar (VIEIRA et al., 2014), no transporte de elétrons (ABID et al., 2016), alterações nas trocas gasosas (MEDEIROS et al., 2013) e ainda nos processos relacionados à produção de pigmentos fotossintetizantes (CHEN et al., 2016).

Atrelado a isso, a disponibilidade de nutrientes dentre eles o nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio pode influenciar também no processo de fotossíntese. Tendo em vista que, estes podem atuar diretamente nos processos de abertura e fechamento dos estômatos, indução de reações luminosas no estroma (DINAKAR et al., 2012), empilhamento dos tilacóides, processos enzimáticos de assimilação de CO<sub>2</sub> e na eficiência de carboxilação (DING et al., 2008), produção de ATP e NADPH, e por conseguinte a restrita disponibilidade de nutrientes pode influenciar no crescimento e acúmulo em biomassa vegetal (DOMINGUES et al., 2010;

WARREN, 2011).

As plantas podem ser classificadas em plantas de sol ou de sombra de acordo com as respostas expressas diante das alterações na irradiância (CLAUSSEN, 1996). Esses conceitos têm sido utilizados para descrever plantas que necessitam de alta radiação solar ou aquelas que demandam sombreamento intenso para seu desenvolvimento, no entanto, algumas espécies por apresentarem a capacidade de tolerar condições de radiação solar intermediárias, são, portanto, denominadas de plantas facultativas de sol e plantas facultativas de sombra (CUZZUOL; MILANEZ, 2012).

Em função da variação na disponibilidade de luz, algumas plantas desenvolvem mecanismos de aclimatação (SEARLE et al., 2011), os quais podem se relacionar a ajustes e/ou modificações em processos fisiológicos e morfológicos, sendo estes muitas das vezes necessários para que a planta utilize eficientemente a energia luminosa e conseqüentemente aumente o ganho de carbono (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2008). Ajustes nas estruturas foliares e caulinares, alteração em processos metabólicos, e modificações no aparato fotossintético relacionadas à captação de luz e CO<sub>2</sub> são exemplos destes mecanismos (GOMMERS et al., 2013; KONO; TERASHIMA, 2014; TIAN et al., 2016), que podem ser considerados como respostas plásticas funcionais, ou seja, são relacionados à plasticidade da espécie (BÄCHTOLD; MELO JÚNIOR, 2015) conhecida como a capacidade do organismo em ajustar seu desenvolvimento em função das condições do ambiente no qual está inserido (GRATANI, 2014).

As folhas são consideradas órgãos vegetais com maior nível de plasticidade e adequação a diferentes condições ambientais (GRATANI et al., 2006), as modificações estruturais e morfofisiológicas, bem como o padrão de alocação de biomassa nas folhas podem promover alterações na quantidade de luz que é disponibilizada aos cloroplastos, e por conseguinte auxiliam no processo de aclimatação das plantas às condições de luminosidade (OGUCHI et al., 2005). Esses ajustes relacionam-se à eficiência do aparato fotossintético para absorção, transferência e utilização adequadas da energia luminosa disponível (GONÇALVES et al., 2010) e, desta forma, podem influenciar diretamente no processo fotossintético (LIMA JR. et al., 2006), podendo indicar maior ou menor plasticidade

adaptativa de uma espécie a um determinado ambiente, e permitir inferências ecológicas sobre a eficiência no crescimento e a sobrevivência das plantas (CABRAL et al., 2018).

Por intermédio de ajustes na anatomia e morfologia foliar, as plantas podem ter um melhor desempenho sob condições de estresse, principalmente em relação ao sombreamento (FENG et al., 2019). Neste contexto, os ajustes morfológicos, dentre eles o aumento da área foliar específica (AFE) em condições de sombra, são comumente citados como mecanismos relacionados à eficiência na interceptação da radiação solar. Neste processo, ocorre o investimento em folhas com área superficial maior, no entanto, com menor densidade em massa. Considera-se que o incremento em AFE sob ambientes sombreados é um mecanismo de adaptação das folhas a condições de reduzida luminosidade, para que a partir disso seja obtida melhoria na captação da energia luminosa e conseqüentemente no ganho em carbono, de forma a assegurar a eficiência fotossintética (MONTGOMERY; GIVNISH, 2008; MIRALLES et al., 2011).

Por outro lado, folhas sob condições de maior intensidade luminosa tendem apresentar maior espessura e uma área foliar relativamente menor, muito embora, a massa foliar seja mais expressiva quando comparadas às folhas de sombra. O aumento em espessura e conseqüentemente em massa pode estar associado à adição de camadas de parênquima paliçádico por unidade de área o que pode conduzir ao aumento da eficiência fotossintética em decorrência do maior aporte de enzimas fotossintetizantes, e aliado a isso, a menor área foliar pode auxiliar na redução do estresse por transpiração em virtude da menor proporção de tecido foliar em contato com o ambiente (EVANS; PORTER, 2001).

Essas alterações na anatomia foliar sob maior luminosidade se constituem também em importantes estratégias para aproveitamento da luz disponível. O aumento nas camadas de parênquima paliçádico e conseqüentemente de um maior número de cloroplastos pode promover a otimização na utilização da luz e conseqüentemente da atividade fotossintética, em decorrência principalmente de um maior aporte de enzimas fotossintetizantes (MEDIAVILLA et al., 2001; OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003; TERASHIMA et al., 2006). Todas essas características relacionam-se a ajustes compensatórios em função das flutuações na

disponibilidade de luz, de forma a possibilitar à planta seu desenvolvimento e/ou sobrevivência assegurados pela manutenção de sua atividade fotossintética.

A luz é absorvida pelos pigmentos das plantas, estes são, portanto, os principais alvos receptores da luz (BAYAT et al., 2018). Modificações nos teores de pigmentos fotossintéticos também constituem estratégias de aclimação em plantas para alcançar a melhor eficiência fotoquímica (SCHÖTTLER; TÓTH, 2014). Estes pigmentos estão compreendidos em clorofilas *a* e *b* as quais estão relacionadas à absorção da luz, e também os carotenoides que atuam como pigmentos acessórios (MATHUR et al., 2018). As clorofilas são moléculas ajustadas e complexamente desenvolvidas para desempenhar as funções de absorção de luz, transferência de energia e transferência de elétrons durante o processo fotossintético (JESUS; MARENCO, 2008). Sob alta irradiância, pode ocorrer o desequilíbrio entre a síntese e degradação destes pigmentos, com predominância da degradação pelo processo foto-oxidação, enquanto que em ambientes onde a luz é um recurso limitante, as plantas podem aumentar o conteúdo de clorofilas como mecanismo de compensação para melhor captação da energia luminosa (HALLIK et al., 2012; SILVA et al., 2015).

Além do aumento em clorofila *a*, o incremento nos teores de clorofila *b* em plantas sob condições sombreadas também pode ser considerado uma importante mecanismo de aclimação vegetal em ambientes de restrita luminosidade, uma vez que a clorofila *b* absorve energia em comprimentos de ondas diferentes da clorofila *a*, o que pode possibilitar a maximização da captura de energia luminosa necessária às reações fotoquímicas (LI T. et al., 2014; TAIZ; ZEIGER, 2017). Além de cloroplastos com maior teor de pigmentos fotossintéticos, as folhas de sombra também podem aumentar a captação de luz pela maior quantidade de complexos coletores de luz LHC II e LHC I, e menor proporção de clorofila *a/b* quando comparadas às folhas de sol (EVANS; POORTER, 2001; VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Aliado a estes fatores, os pigmentos carotenoides também possuem importante contribuição para manutenção do bom funcionamento do aparato fotossintético, pois além de auxiliarem na captação de energia, esses pigmentos também atuam na proteção dos fotossistemas. Sob condições de radiação solar

intensa, pode ocorrer a transferência do excesso de energia luminosa das clorofilas para os carotenoides possibilitando então a dissipação deste excedente (SHARMA; HALL, 1993; KERBAUY, 2008).

Essa fotoproteção associa-se ao processo de interconversão de moléculas de xantofilas (ORT, 2001). Neste processo ocorre a oxidação da violaxantina e essa transforma-se em anteroxantina, a qual é transformada em zeaxantina (LI et al. 2007), e esta última atua na regulação da dissipação do excedente luminoso no Fotossistema II (FSII) (RAMALHO et al., 2000; ORT, 2001). Tendo em vista que sob alta irradiância pode haver fotoxidação de clorofilas e que os carotenoides podem atuar como pigmentos foto-protetores, a análise da relação entre carotenoides/clorofila pode auxiliar na detecção de danos ao aparato fotossintético pela elevada irradiação e consequente perdas foto-oxidativas (HENDRY; PIERCE, 1993).

As respostas adaptativas em função da luminosidade são refletidas no crescimento global da planta. O maior acúmulo de biomassa de uma espécie está diretamente ligado à capacidade da mesma de adaptar-se a diferentes condições de disponibilidade de luz, a partir dos ajustes em seu aparato fotossintético para maior eficiência de conversão de energia, maior produção de carboidratos e consequentemente maior crescimento (DOSSEAU et al., 2007). Desta forma, a favorável adaptação de uma espécie a ambientes com diferentes contrastes luminosos (de baixa ou alta radiação), está associado à eficiência na partição dos fotoassimilados para diferentes partes da planta e na rapidez em que ocorrem os ajustes morfofisiológicos no sentido de maximizar a aquisição dos recursos primários, dentre eles a captura de luz (DIAS-FILHO, 1997).

Estudos têm evidenciado a plasticidade fisiológica de espécies em relação à radiação fotossinteticamente ativa disponível, através de avaliações do crescimento inicial em função de diferentes níveis de sombreamento. São análises importantes para as inferências a respeito do grau de tolerância ou de intolerância das espécies à baixa disponibilidade de luz (SCALON et al., 2002; ALMEIDA et al., 2005). Dentre as variáveis morfológicas mais usadas para a análise do crescimento de mudas cita-se a altura, diâmetro do caule, produção de matéria seca, área foliar, relações entre a biomassa das partes aérea e radicular, e número de folhas

(MARIMON-JUNIOR et al., 2012; KENZO et al., 2011).

A altura e o diâmetro de plantas estão entre os parâmetros mais avaliados nos estudos relacionados às respostas de crescimento em função de diferentes intensidades luminosas. A altura de planta é uma das principais características biométricas utilizadas na avaliação do crescimento de plantas em fases iniciais de desenvolvimento, embora não deve ser considerada isoladamente, uma vez que uma muda mais alta não significa necessariamente melhor qualidade, devido ao processo de estiolamento. Considera-se, no entanto, que a capacidade da planta em crescer rapidamente quando sombreada se constitui como uma estratégia de escape e, de certa forma um mecanismo de adaptação (FREITAS et al., 2017; ARAUJO et al., 2019).

O maior desenvolvimento em altura em ambientes com pouca disponibilidade de luz é uma resposta bastante comum, devido ao maior investimento no alongamento celular, no intuito de obter uma melhor captura de luz (FRANCO; DILLENBURG, 2007). Por outro lado, isso pode ser o reflexo de uma tendência ao estiolamento, ou seja, um investimento inicial pronunciado no alongamento vertical do caule a fim de alcançar a luz com maior facilidade (CHIAMOLERA et al., 2011). Algumas espécies, no entanto, não são propícias a crescerem normalmente em ambientes sombreados, pois os mesmos reduzem a taxa fotossintética, e, portanto, a assimilação de CO<sub>2</sub>, com reflexos no acúmulo em biomassa, e, em decorrência disso estas plantas podem apresentar incipiente desenvolvimento em altura e/ou diâmetro (OLIVEIRA; PEREZ, 2012).

O crescimento em diâmetro pode representar uma taxa de crescimento satisfatória e que a planta está aclimatada a uma determinada condição de irradiância, não sendo apenas o reflexo da busca pela luz. Pode indicar também, uma maior disponibilidade de fotoassimilados mobilizados pela parte aérea, ou seja, maior ganho em carbono com reflexos positivos no crescimento (SCALON et al., 2001; CHIAMOLERA et al., 2011).

Estes parâmetros, como os demais relacionados ao crescimento e acúmulo de biomassa na planta podem ser agregados em um único valor através do Índice de Qualidade de Dickson (IQD), aumentando a segurança na seleção das plantas quanto ao seu vigor (SILVA et al., 2012). O IQD é considerado um eficiente

indicador de qualidade de plantas em fase inicial, pois em seu cálculo é levado em consideração a robustez e o equilíbrio da distribuição da biomassa das mudas, sendo ponderadas variáveis importantes ao mesmo tempo, de modo que a utilização destas de forma isolada poderia aumentar a seleção equivocada de mudas mais altas em detrimento das mais baixas (FONSECA et al., 2002; FONSECA et al., 2006; CALDEIRA et al., 2012). Em geral, plantas que apresentam maiores valores de IQD são consideradas mais vigorosas, indicando padrão de qualidade superior, uma vez que estas podem apresentar maiores valores de massa seca da parte aérea e massa seca total (DUTRA et al., 2015).

Mudanças na disponibilidade de luz também podem acarretar respostas nas trocas gasosas em plantas. As trocas gasosas englobam parâmetros que permitem compreender os mecanismos que regulam a entrada de  $\text{CO}_2$ , como também o processo de perda de água pelas folhas. Somado a isso, possibilitam o entendimento do mecanismo de abertura e fechamento estomático e dos processos associados à fotoproteção. Estes processos apresentam significativa importância para a sobrevivência vegetal, em ambientes onde a planta é submetida a algum tipo de estresse (ENNAHLI; EARL, 2005). Parâmetros como taxa de fotossíntese líquida, condutância estomática, transpiração, dentre outros, têm sido utilizados para caracterização das espécies vegetais sob diferentes condições de radiação (TOSENS et al., 2012; RIAÑO; BRIONES, 2013).

A condutância estomática ( $G_s$ ) é um fator de grande influência no controle das trocas gasosas, pois através dos estômatos que ocorre a entrada e saída dos gases fundamentais ao metabolismo das plantas. Essa variável é utilizada como base para comparação de processos metabólicos, devido à forte relação existente entre a condutância estomática e a fotossíntese, além dos processos de co-regulação existentes entre ambas (FLEXAS; MEDRANO, 2002). A taxa de assimilação líquida de carbono é determinada pelas características bioquímicas, fisiológicas e morfológicas relacionadas ao maquinário fotossintético (DE LUCIA et al., 2003), as quais têm sua variação em função das condições do ambiente preponderantes durante o crescimento da planta, principalmente em relação à disponibilidade de luz associada também aos fatores como temperatura,  $\text{CO}_2$ , suprimento de água e nutrientes (MOHOTTI; LAWLOR, 2012).

Regulações na condutância estomática e na taxa fotossintética para eficiente utilização da luz disponível (AASAMAA; SOBER, 2011) podem indicar a existência de importantes mecanismos de aclimatação da planta (CRAVEN et al., 2010) fundamentando a importância de avaliações destas características. Estes mecanismos podem se relacionar também a alterações em parâmetros como taxa de transpiração, taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> e eficiência de carboxilação, os quais podem ocorrer como respostas às modificações na luz, com reflexos diretos no desenvolvimento das plantas. Tanto as condições de alta intensidade luminosa como também a restrição na disponibilidade de luz pode ocasionar respostas no aparato fotossintético, comprometendo o processo de fotossíntese e conseqüentemente o desenvolvimento da planta. A reduzida disponibilidade de luz pode limitar o processo fotossintético enquanto que o excesso de luz que é absorvido pelos complexos coletores de luz do FS I (LHCI) e FSII (LHCII) pode ser nocivo para as plantas (MATHUR et al., 2018).

Nesse sentido, o aumento excessivo da luz acima da capacidade de utilização pela fotossíntese pode resultar em uma condição de estresse conhecida como fotoinibição. Neste processo são observadas alterações na atividade do fotossistema II que podem ocasionar diminuição do rendimento quântico da fotossíntese (LONG et al., 1994). Danos fotoinibitórios podem originar mudanças nas propriedades físico-químicas das membranas do tilacoide e ocasionar inatividade do transporte de elétrons. Tais fatores podem comprometer o rendimento quântico do FSII, aumento da dissipação do excesso de energia não fotoquímica e diminuição da eficiência da carboxilação. Além deste, outro processo danoso ao aparato fotossintético se dá pela foto-oxidação envolvendo diretamente foto-danos aos pigmentos fotossintéticos (HENDRY; PIERCE, 1993; LONG et al., 1994).

Por outro lado, sob condições de reduzida disponibilidade de luz a produção de ATP necessário à biossíntese e incorporação de carboidratos pode ser incipiente (SHAO et al., 2014) ocasionando redução no crescimento das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2017). Para algumas espécies, estudos comparativos entre diferentes intensidades luminosas detectaram que a matéria seca de raízes, caules, folhas e plantas inteiras, bem como a taxa fotossintética, a transpiração e a condutância estomática, e o diâmetro do caule diminuíram em condições de pouca

luz (YANG et al., 2014; YANG et al., 2018b). Neste sentido, a redução na disponibilidade de luz pode influenciar diretamente no balanço de carbono nas plantas. Isto porque, a produção de carboidratos necessária ao desenvolvimento da planta pode não ser suprida adequadamente, e desta forma, o gasto de carbono durante os processos fisiológicos, dentre eles a respiração, por vezes pode ser superior em detrimento do rendimento fotossintético (LICHTENTHALER et al., 1981).

A energia luminosa absorvida pelas moléculas de clorofila pode direcionar-se a três destinos ou vias de dissipação: (1) ser usada para impulsionar o processo fotossintético (fotoquímica), (2) o excedente energético pode ser dissipado na forma de calor ou (3) ser reemitido na forma de fluorescência da clorofila (não fotoquímica). Os três processos de dissipação da energia luminosa pelas moléculas de clorofila ocorrem em competição, ou seja, qualquer aumento na eficiência de um resultará em uma diminuição no rendimento dos outros dois, como por exemplo, alteração nas taxas fotossintéticas e/ou na dissipação de calor causará alterações complementares na emissão da fluorescência. Sendo assim, variações na fluorescência podem mostrar a ausência ou presença de comprometimentos no processo fotossintético, e nisto fornecer informações sobre mudanças na eficiência da fotoquímica e na dissipação de calor (MAXWELL; JOHNSON, 2000).

Compreende-se, portanto, que as plantas quando em ambiente de alta intensidade luminosa podem desenvolver estratégias para não inviabilizar o funcionamento celular, por meio da dissipação do excesso de energia de excitação (RODRÍGUEZ-CALCERRADA et al., 2008), desenvolvendo então características que otimizam a interceptação, a absorção e o processamento de luz (MATHUR et al., 2018), para que desta forma preservem as propriedades físico-químicas e a organização funcional das membranas dos tilacoides (QUILEZ; LÓPEZ, 2004). Em contrapartida, em condições de restrita disponibilidade de luz, podem também manter o balanço adequado de ganho de carbono por meio de alterações fisiológicas e morfológicas que lhes proporcionam a captura eficiente de luz (SILVESTRINI et al., 2007). Além desses, outros mecanismos como a redução da fotossíntese líquida também podem estar presentes em plantas sob estresse por sombreamento (YANG et al. 2018b).

Fatores diversos podem ocasionar limitações na assimilação de CO<sub>2</sub>,

dentre eles o fechamento estomático, variações no estado de ativação de enzimas, decréscimos no conteúdo total de proteínas (LAWLOR, 2002). As modificações no ambiente luminoso podem influenciar diretamente na assimilação de carbono devido principalmente às alterações causadas na velocidade máxima de carboxilação e/ou na taxa de regeneração da ribulose-1,5-bifosfato (Rubisco) (CUZZUOL; MILANEZ, 2012).

Tendo em vista que os fatores que limitam a fotossíntese variam de acordo com o regime de luz no ambiente de crescimento, observa-se que plantas desenvolvidas em ambientes sombreados tendem a investir mais na conformação e produção de complexos coletores de luz, enquanto que as plantas desenvolvidas ao sol investem em proteínas do ciclo de Calvin, citando-se a Rubisco como uma das mais importantes, além do investimento em proteínas envolvidas no transporte de elétrons (LAISK et al., 2005). As plantas desenvolvidas no sol necessitam de menor investimento em complexos coletores de luz, porque sob tais condições, a disponibilidade de luz é maior e as folhas podem absorver mais energia luminosa em detrimento da sua capacidade de processamento no aparato fotossintético, o que poderia ocasionar danos ao processo fotossintético e/ou danos aos complexos coletores de luz (MAGALHÃES et al., 2009).

As medições de trocas gasosas são eficientes para estimar as taxas fotossintéticas, porém, de forma isolada podem não ser suficientes para evidenciar possíveis efeitos nocivos ou deletérios ocorrentes nas estruturas dos cloroplastos, em virtude disso, são utilizadas em complementariedade as avaliações de fluorescência da clorofila *a*, sendo que estas podem subsidiar o conhecimento sobre o nível de excitação da energia que conduz a fotossíntese e fornece informações necessárias para estimar a inibição ou danos no processo de transferência de elétrons do FSII (ROLFE;SCHOLES, 2010; SANTOS et al., 2010).

A fluorescência da clorofila *a* é um método utilizado de forma abrangente, englobando medições que permitem avaliar as respostas das plantas quando submetidas a condições ambientais estressantes (STRASSER et al., 2000; OUKARROUM et al., 2007). É um método considerado não-invasivo e eficiente, apresentando confiabilidade e de caráter não-destrutivo, permitindo mensurações de forma rápida e fácil. A partir dessas mensurações é possível se obter informações

sobre o estado do aparato fotossintético considerando aspectos funcionais e estruturais, principalmente do fotossistema II (FSII) (CHRISTEN et al., 2007; OUKARROUM et al., 2007; THOREN et al., 2010).

É possível então detectar efeitos oriundos de estresses ambientais e/ou injúrias ocorrentes no processo fotossintético. Somado a isso, obtêm-se informativos sobre possíveis modificações na conformação dos tilacoides e alterações na absorção e transferência de energia luminosa na cadeia de transporte de elétrons (YUSUF et al., 2010).

As principais variáveis que permitem estimar o desempenho funcional do FSII são: a fluorescência inicial ( $F_0$ ), a fluorescência máxima ( $F_m'$ ), e a fluorescência variável ( $F_v$ ) que representam, portanto, a emissão de fluorescência pelas moléculas de clorofila *a* situadas no complexo coletor de luz do FSII, a relação entre esses parâmetros que caracteriza a eficiência quântica do FSII dada por ( $F_v/F_m$ ), bem como a taxa de transporte de elétrons através dos fotossistemas I e II (ETR) (KRAUSE; WEISS, 1991) e o rendimento quântico efetivo do FSII ( $Y_{II}$ ) (Genty et al., 1989). A  $F'$  representa a fluorescência quando todos os centros de reação estão “abertos”. A fluorescência máxima ( $F_m$ ) indica que os centros de reações estão “fechados”, nisto ocorre a completa redução da quinona A ( $Q_A$ ) a partir de um pulso de luz incidente no centro de reação (BJÖRKMAN; DEMMING, 1987). A  $F_v$  é resultante da diferença entre  $F_m$  e  $F'$ , e representa o fluxo de elétrons do centro de reação do FSII (P680) até a plastoquinona ( $PQH_2$ ) e o rendimento quântico máximo do FSII, dado pela razão  $F_v/F_m$ , que também simula a eficiência quântica do FSII (KRAUSE; WEISS, 1991; SILVA et al., 2007).

Abrangendo tais fatores, o rendimento quântico efetivo do fotossistema II ( $Y_{II}$ ) é um dos parâmetros mais utilizados em estudos a respeito da fluorescência da clorofila *a*, pois o mesmo possibilita estimativas sobre a eficiência quântica do FSII, ou seja, a proporção de energia absorvida pela clorofila no FSII que está sendo de fato direcionada para a redução do primeiro acceptor estável de elétrons ( $Q_A$ ) e então impulsionando o processo fotoquímico. Refere-se, portanto, à energia que está sendo utilizada fotoquimicamente (GENTY et al., 1989).

### 3 MATERIAL E MÉTODOS

O presente experimento foi realizado na área experimental da Universidade Tecnológica Federal do Paraná – UTFPR – Campus Pato Branco (26°10'34" S e 52°41'22" W, altitude: 766 metros). O clima do referido local é do tipo Cfa da classificação de Köppen, caracterizado como clima subtropical úmido, com média de temperatura no mês mais quente superior a 22 °C, e inferiores a 18 °C durante o mês mais frio (ALVARES et al., 2013).

Para obtenção das mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) foram utilizadas sementes oriundas de frutos coletados em uma matriz localizada em propriedade particular (planta 006, 28°30'26.7" S e 50°56'43.6" W, altitude 960 metros) no município de Vacaria – RS (28°30'25" S e 50°56'28" W, altitude: 954 metros). As mudas foram cultivadas em sacos de 3,3 litros em viveiro com tela de sombreamento de 50%, da semeadura até 12 meses. Então foram transplantadas para vasos (40 L) contendo mistura de terra, substrato comercial e vermiculita (3:1,5:0,5 v: v: v) e dispostas nos tratamentos: pleno sol ou em “casas-de-sombra” cobertas totalmente com telas de sombreamento de náilon preta, as quais estavam em disponibilidade na referida área experimental e apresentavam 30, 50 e 80% de interceptação da radiação solar

Em cada tratamento foram distribuídas 12 plantas de feijoa (repetições). A irrigação por gotejamento foi realizada diariamente. Além disso, duas adubações foram realizadas durante o período experimental, sendo a primeira no mês em que ocorreu o transplântio e a segunda adubação em 12 meses após o transplântio, distribuindo-se 20 g de fertilizante NPK 8-28-16 por planta. O controle de plantas daninhas foi realizado periodicamente a partir de arranque manual.

Avaliou-se o crescimento nas 12 plantas de cada tratamento, e englobando os parâmetros: altura das plantas e diâmetro do caule, que foram realizadas na instalação do experimento e aos 7, 13 e 21 meses após o transplântio, e da massa seca de folhas, caule e raízes aos 21 meses do transplântio. Os padrões de alocação de biomassa foram determinados a partir da obtenção da massa seca. Para isto, foram separadas as partes constituintes das plantas: folhas (incluindo pecíolos) caules e raízes, submetendo-as ao processo de secagem em estufa de ar

forçado a 60°C, até obter massa constante. Antes do processo de secagem realizou-se a medição da área foliar de 100 folhas para cada tratamento, utilizando um medidor de área LI – 3100 (Li-Cor, Inc.), e realizou-se a contagem do número de folhas por planta de cada tratamento. A partir das medidas relativas à massa seca das plantas foram mensurados outros parâmetros, tais como: 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).

Os pigmentos fotossintéticos (clorofila *a*, clorofila *b* e carotenoides) foram analisados nas 12 plantas por tratamento. Para isso, foram coletadas duas folhas do terço superior de cada planta e em laboratório procedeu-se a retirada de um disco foliar de cada folha com 0,6 cm de diâmetro (área total de 0,56 cm<sup>2</sup>). Estes foram imersos em 5,0 mL de dimetilsulfóxido (DMSO) e mantidos no escuro, em banho-maria a 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*). Por meio desses dados foram calculadas as concentrações de clorofilas *a* e *b*, clorofila total, razão entre as clorofilas *a/b* e razão entre carotenoides e clorofilas (WELLBURN, 1994).

Para realização das análises de anatomia foliar foram coletadas duas folhas no terço superior de quatro plantas por tratamento, as quais foram fixadas em solução de FAA50 (formaldeído, ácido acético, etanol 50%, 1:1:18 v: v: v) durante 24 horas (JOHANSEN 1940). Após, foram lavadas em etanol 50% e estocadas em etanol 70%. Posteriormente, as amostras foram cortadas em fragmentos com ~5 cm<sup>2</sup> na região central do limbo foliar, desidratadas em série etílica (80%, 90% e 95%) e incluídas em metacrilato (Historesina, Leica Instruments). Realizou-se cortes transversais, com 8 micrômetros de espessura, os quais foram corados em azul de toluidina 0,12% em bórax 5% e as lâminas montadas em verniz vitral para observação e registro fotográfico. Além da análise qualitativa, mensurou-se a espessura da epiderme de ambas as faces (abaxial e adaxial), do mesofilo e limbo. Os dados de espessura (µm) foram obtidos com o auxílio do software ANATI QUANTI (AGUIAR et al., 2007). A digitalização das imagens foi realizada em

fotomicroscópio (modelo Zeiss Axiolab) com câmera digital acoplada (modelo Sony Cybershot 7.2mb).

Para avaliação das trocas gasosas utilizou-se um 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<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), concentração intracelular de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$ ), taxa de transpiração ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) e radiação fotossinteticamente ativa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ). Sendo estimada também a eficiência instantânea da carboxilação (EiC) ( $A/C_i$ ) [ $(\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}) / (\mu\text{mol mol}^{-1})^{-1}$ ].

Determinou-se também a fluorescência da clorofila *a*, por meio de um fluorômetro portátil (Multi-ModeChlorophyll Fluorometer®), Modelo OS5p. Cada amostra foi exposta a um pulso de saturação de luz de alta intensidade, obtendo-se: fluorescência inicial (F'), fluorescência máxima (F<sub>m</sub>), rendimento quântico máximo do PSII (YII), taxa relativa de transporte de elétrons (ETR).

As avaliações das trocas gasosas e da fluorescência da clorofila foram realizadas entre 9:00 e 10:00 da manhã em dia ensolarado, em folhas completamente expandidas localizadas no terço superior das plantas, e apresentando bom estado fitossanitário. As mensurações foram realizadas em cinco plantas por tratamento, utilizando-se três folhas por planta e totalizando 15 repetições por tratamento.

O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado. O conjunto de dados foi submetido ao teste de normalidade (Shapiro Wilk) e homogeneidade de variância (Bartlett) e em seguida à análise de variância e ao teste de Scott-Knott. Para as variáveis em que os dados não atenderam os pressupostos de normalidade e homogeneidade da variância foram realizadas transformações, sendo BoxCox para as variáveis razão entre clorofila *a* clorofila *b* e razão entre carotenoides e clorofila total, log ( $x + k$ ) para taxa de transpiração, e transformação raiz cúbica ( $x + k$ ) para as variáveis condutância estomática e eficiência da carboxilação. Todas as análises estatísticas foram processadas no software R versão 3.1.1. (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012).

## 4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

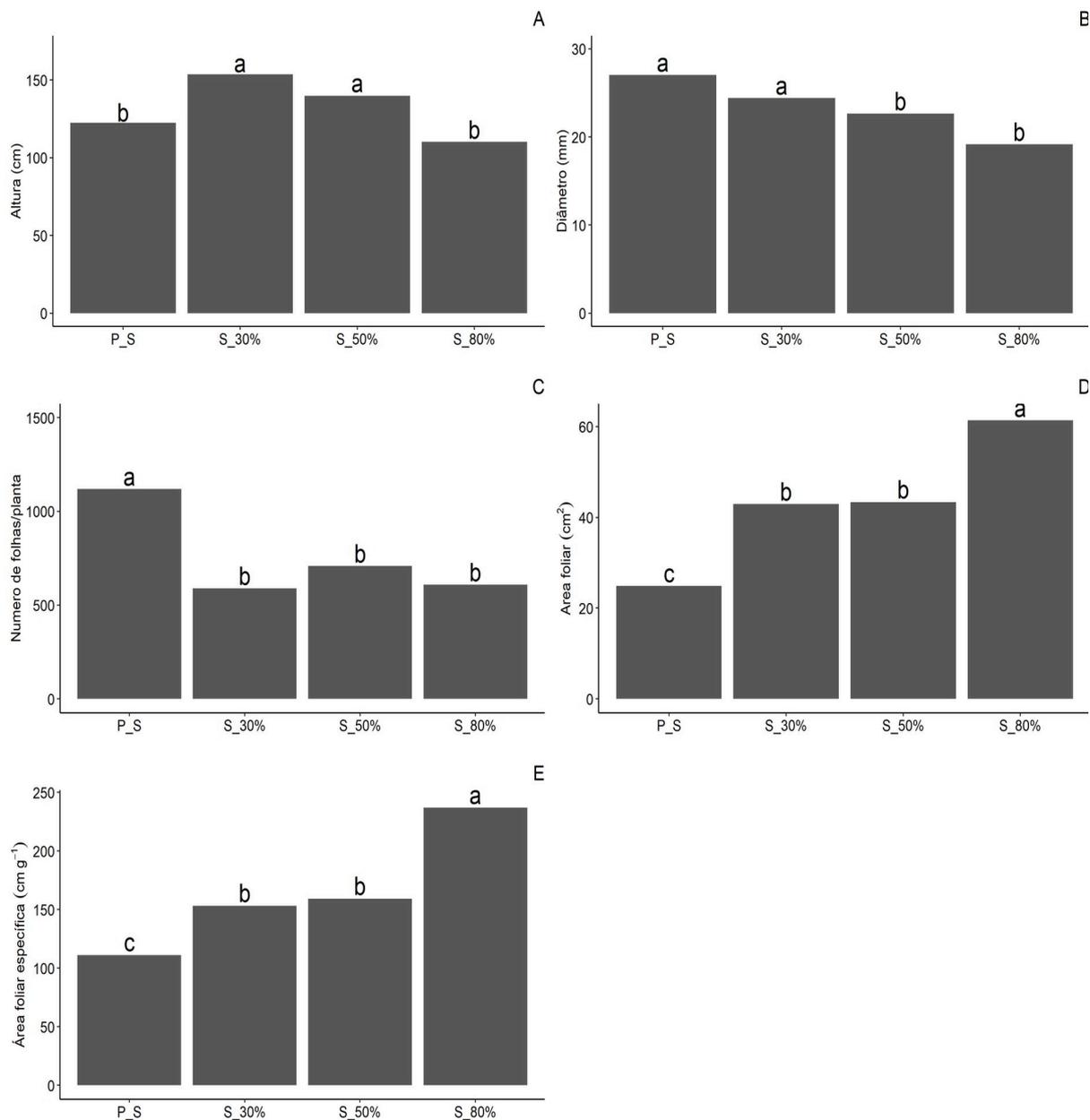
### 4.1 CRESCIMENTO, ALOCAÇÃO DE BIOMASSA E MORFOLOGIA FOLIAR

O maior crescimento em altura (Figura 2A) foi observada nas mudas de feijoa submetidas a 30% e 50% de sombreamento, enquanto as menores alturas deram-se nos tratamentos pleno sol e 80% de sombreamento. A maior diferença entre médias foi observada para tratamentos 30% e 80% de sombreamento correspondendo a 43 cm de altura.

O crescimento em diâmetro (Figura 2B) foi maior nas mudas de feijoa submetidas aos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento, com contraste mais expressivo entre médias dos tratamentos pleno sol e 80% de sombreamento (8,0 mm).

O número de folhas (Figura 2C) foi maior nas mudas em pleno sol, em relação aos demais níveis de sombreamento. Enquanto que, a área foliar total e específica foi maior sob 80% de sombreamento e menor nas mudas em pleno sol (Figura 2D e 2E). Foi observado maior contraste de médias entre os tratamentos pleno sol e 80% de sombreamento, sendo esta diferença de aproximadamente 37 cm<sup>2</sup> para área foliar e 125 cm.g<sup>-1</sup> para área foliar específica.

Figura 2 – Crescimento em altura de planta (cm) (A) e diâmetro de caule (mm) (B), número de folhas por planta (C), área foliar de 100 folhas (D), área foliar específica de 10 folhas (E) de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.

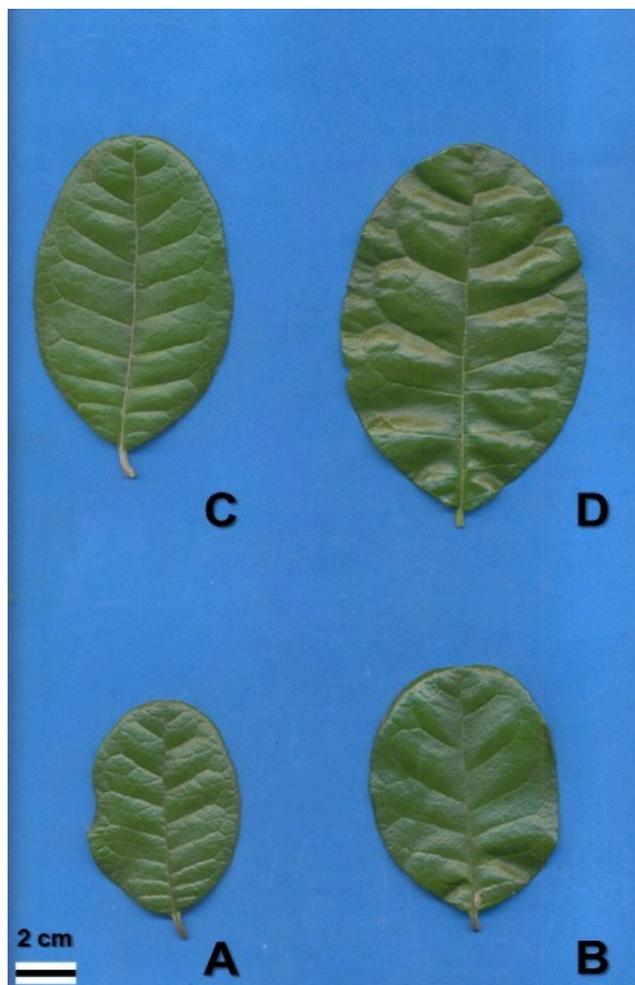


Barras representam as médias de cada tratamento e contendo letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV de altura: 12,8%; CV de diâmetro: 17,2%; CV (%) de número de folhas por planta: 27,8%; CV (%) de área foliar de 100 folhas: 22,4 %; CV (%) de área foliar específica de 10 folhas: 38,0%.

Folhas de feijoa apresentaram modificações em sua morfologia quando submetidas aos diferentes níveis de sombreamento. Plantas submetidas a 80% (Figura 3D) tiveram as maiores folhas (Figura 2D), seguidas pelas plantas de 50% de sombra (Figura 3C) e 30% de sombra (figura 3B), enquanto as folhas de plantas

cultivadas sob pleno sol (Figura 3A) foram as menores (Figura 2D).

Figura 3 – Folhas de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) cultivadas sob diferentes níveis de sombreamento. (A) Pleno sol; (B) 30% de sombreamento; (C) 50% de sombreamento; (D) 80% de sombreamento, aos 21 meses após o transplante. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.



Fonte: Autora

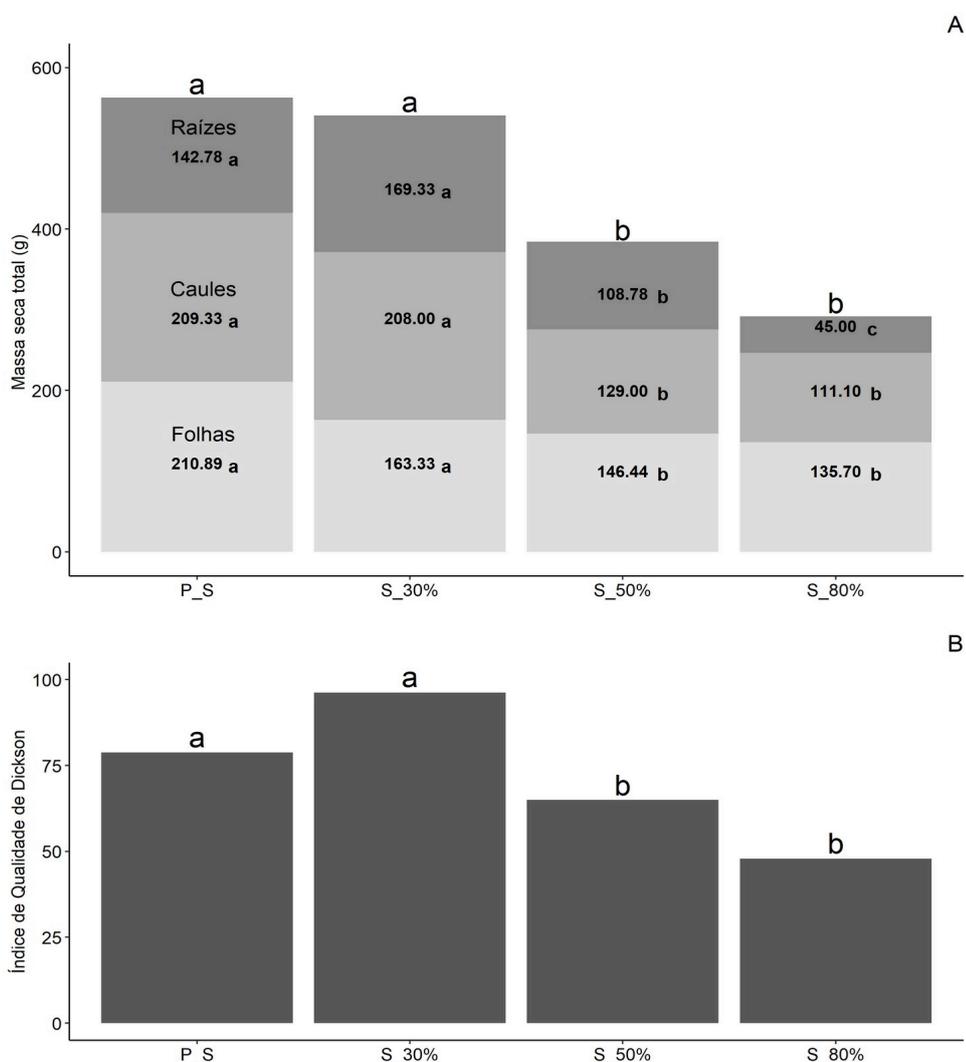
As maiores médias para massa seca total foram obtidas nos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento, enquanto que menor acúmulo em massa seca total foi observado nos tratamentos 50% e 80% de sombreamento. A maior diferença entre médias foi obtida entre os tratamentos pleno sol e 80% de sombreamento correspondendo a 272 gramas (Figura 4A).

As maiores médias em massa seca de folhas, caules e raízes foram observadas nos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento, ocorrendo decréscimo na massa seca dessas partições com redução da luminosidade a partir do tratamento 50% de sombreamento. Maior contraste entre médias de massa seca

de folhas, caules e raízes foi observada para os tratamentos pleno sol e 80% de sombreamento, correspondendo a uma diferença de 75 g, 130 g e 98 g respectivamente (Figura 4A).

Os maiores valores para o Índice de Qualidade de Dickson foram observados em feijoas submetidas aos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento, enquanto que, menores médias foram obtidas em 50% e 80% de sombreamento (Figura 4B).

Figura 4 – Massa seca total e partição da massa seca entre raízes e parte aérea (A), Índice de Qualidade de Dickson (B) de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.



Barras representam as médias de cada tratamento e contendo letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV (%) de massa seca total: 36.86 %. CV (%) da partição massa seca de raízes: 38.1 %. CV (%) da partição de massa seca do caule: 28.53%. CV (%) da partição de massa seca das folhas: 36.9%. CV (%) do Índice de Qualidade de Dickson: 36.25%.

## 4.2 ANATOMIA FOLIAR

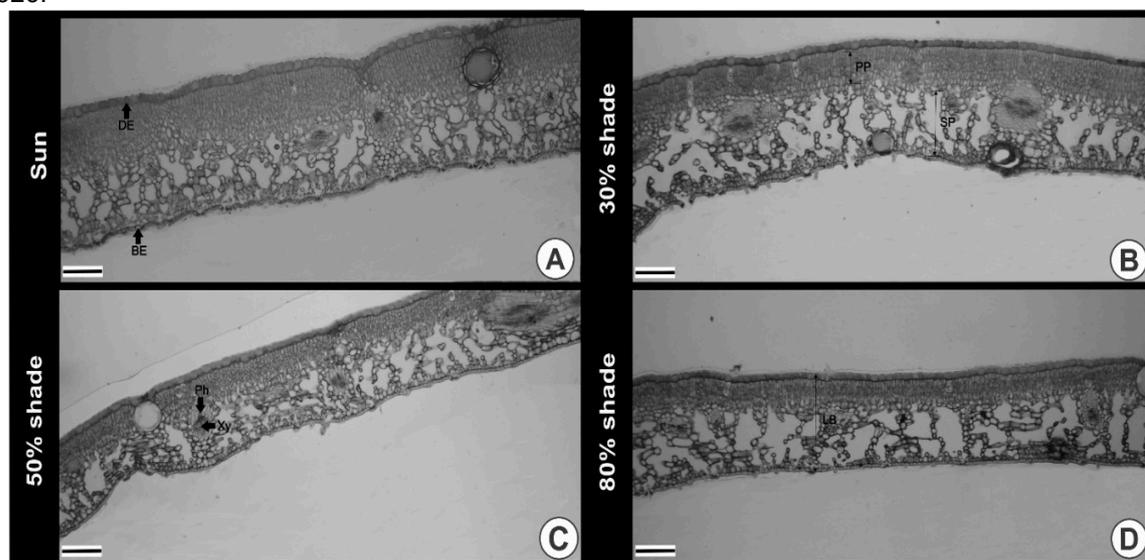
O limbo foliar mais espesso foi observado em folhas sob condições de pleno sol e 30% de sombreamento, quando comparado aos tratamentos 50% e 80%. Por meio da análise dos tecidos foliares separadamente, constatou-se redução na espessura destes à medida que houve aumento no sombreamento, com exceção do parênquima lacunoso, para o qual não se observou diferença significativa entre os tratamentos utilizados. Observou-se também a organização e sobreposição de múltiplas camadas de parênquima paliçádico sendo isto em maior quantidade nas folhas de feijoa a pleno sol, em relação aos demais níveis de sombreamento (Tabela 1 e Figura 5).

Tabela 1 – Espessura ( $\mu\text{m}$ ) dos tecidos foliares de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplantio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.

Trat	AD	PP	PL	AB	LF
PS	20.26 <b>a</b> (6.37%)	128.02 <b>a</b> (40.21%)	159.50 <b>a</b> (50.10%)	10.57 <b>a</b> (3.32%)	318.37 <b>a</b> (100%)
30%	15.95 <b>b</b> (5.40%)	94.04 <b>b</b> (31.10%)	184.54 <b>a</b> (61.00%)	7.55 <b>b</b> (2.50%)	302.09 <b>a</b> (100%)
50%	13.09 <b>b</b> (5.00%)	77.66 <b>b</b> (31.40%)	150.12 <b>a</b> (61.00%)	6.43 <b>c</b> (2.60%)	247.32 <b>b</b> (100%)
80%	12.17 <b>b</b> (5.28%)	61.79 <b>b</b> (26.72%)	151.21 <b>a</b> (65.40%)	6.03 <b>c</b> (2.60%)	231.21 <b>b</b> (100%)
CV (%)	19.04	16.36	13.52	9.76	12.52

Entre parênteses o valor em percentual expressa a proporção da espessura de cada tecido em relação ao total da folha (limbo). Médias seguidas de letras distintas, na coluna, diferem entre si pelo teste de Scott Knott ( $p \leq 0,05$ ). Trat= tratamentos; PS= pleno sol; AD= face adaxial da epiderme; PP= parênquima paliçádico; PL= parênquima lacunoso; AB= face abaxial da epiderme; LF= limbo foliar; CV (%) = coeficiente de variação em porcentagem.

Figura 5 – Anatomia estrutural das folhas de feijoa (*Acca sellowiana*). A: Pleno sol; B: 30% de sombreamento. C: 50% de sombreamento. D: 80% de sombreamento. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.

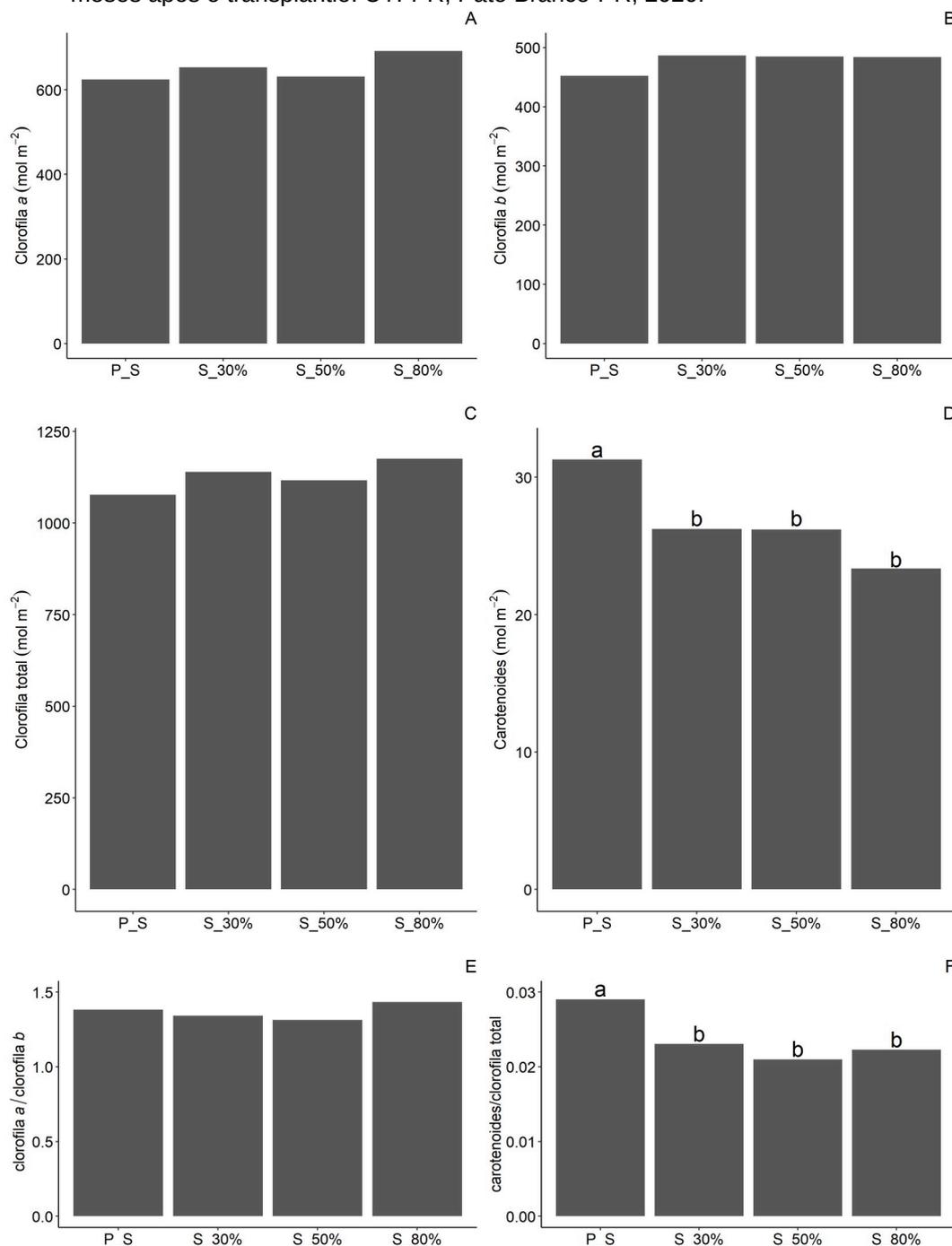


Barras: 50  $\mu\text{m}$ . Abreviaturas: BE (epiderme abaxial); DE (epiderme adaxial); LB (lâmina foliar); Xy (xilema); Ph (floema); PP (parênquima paliçádico); SP (parênquima esponjoso).

#### 4.3 PIGMENTOS FOTOSSINTETIZANTES

Os teores de pigmentos fotossintetizantes, clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e razão entre clorofila *a* e *b* não foram significativamente diferentes entre as feijoas submetidas aos quatro níveis de luminosidade (Figura 6A, 6B, 6C, 6E). Observou-se maior quantidade de carotenoides a pleno sol, em relação aos demais tratamentos. Similarmente, a razão entre carotenoides e clorofila total foi maior em feijoas sob pleno sol, em comparação aos demais níveis de sombreamento (Figura 6D, 6F).

Figura 6 – Clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C), carotenoides (D), razão entre clorofila a e clorofila b (E) e razão entre carotenoides e clorofila total (F) expressos em  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$  de área foliar em mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.



Barras representam as médias de cada tratamento e contendo letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV (%) de clorofila a: 13.04 %; CV (%) de clorofila b: 10.09 %; CV (%) clorofila total: 10.50%; CV (%) de carotenoides: 13.72%. CV (%) razão entre clorofila a e clorofila b: 11.03%; CV (%) razão entre carotenoides e clorofila total: 8.93%.

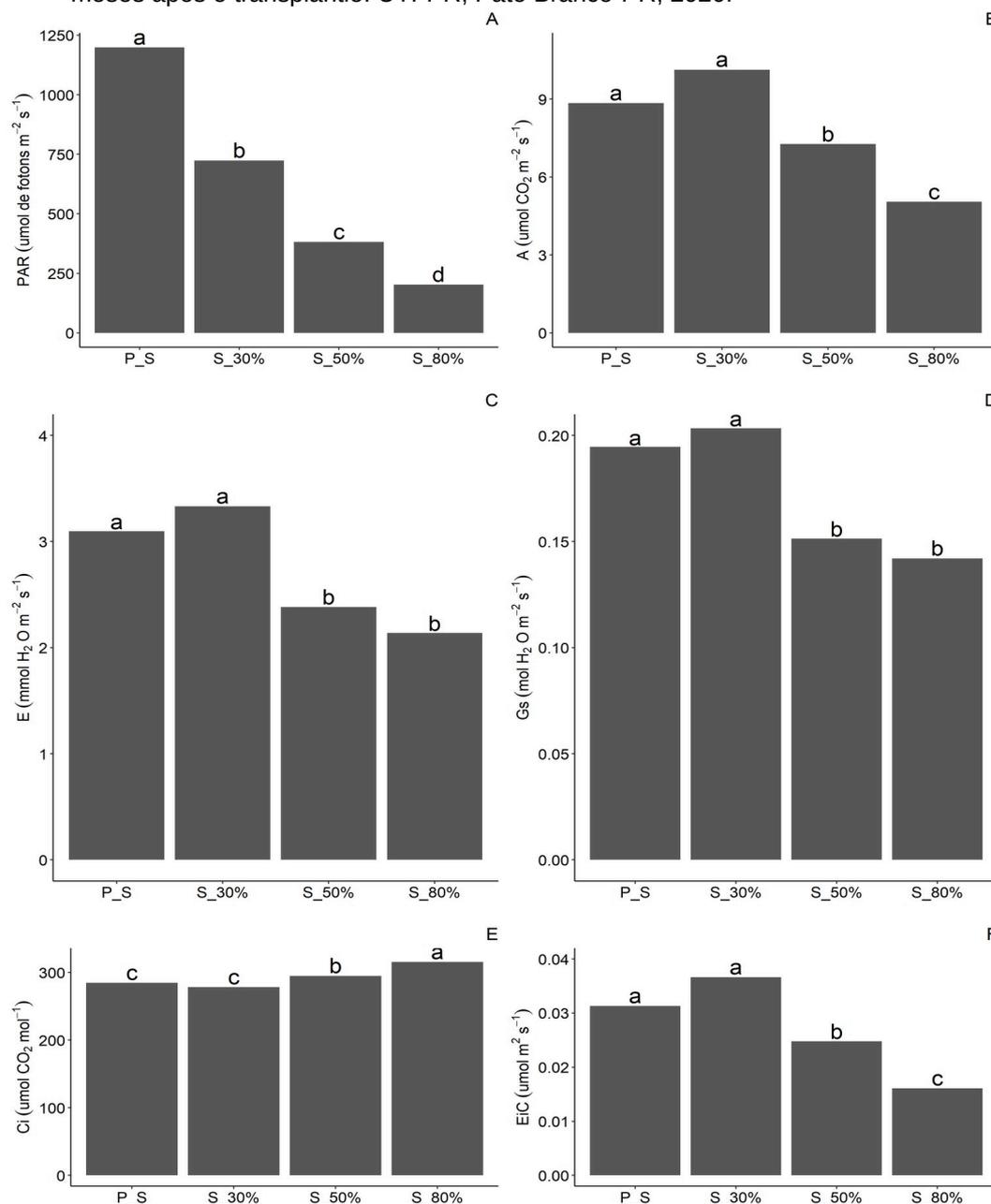
#### 4.4 TROCAS GASOSAS

A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) incidente sobre feijoas a pleno sol foi aproximadamente 6 vezes maior e correspondeu a um incremento de 996 mols de fótons em relação às mudas sob 80% de sombreamento, e estas, portanto, dispuseram de cerca de 17% da PAR disponível quando comparadas às mudas em pleno sol (Figura 7A). Maiores médias para taxa de assimilação líquida (A) foram obtidas a pleno sol e 30% de sombreamento, enquanto que as menores médias deram-se nos tratamentos 50% e 80% de sombreamento. A maior diferença entre médias foi observada para os tratamentos 30% e 80% de sombreamento correspondendo a 5 mols CO<sub>2</sub> m<sup>2</sup>. s<sup>-1</sup> (Figura 7B).

As maiores médias para Taxa de transpiração (E) foram observadas em mudas sob tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento, enquanto que, menores taxas deram-se nos tratamentos 50% e 80% de sombreamento (Figura 7C). Maior média em relação à condutância estomática (Gs) foi observada em mudas sob pleno sol, embora não tenha não diferido estatisticamente do tratamento 30% de sombreamento. Menores valores de Gs foram obtidos em feijoas a 50% e 80% de sombreamento, e a diferença entre a maior e menor média foi observada para os tratamentos pleno sol e 80% de sombreamento representando aproximadamente 0.052 mols H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup> (Figura 7D).

A concentração intercelular de CO<sub>2</sub> (Ci) foi maior para o tratamento 80% de sombreamento, em relação aos demais níveis de sombreamento, sendo as menores médias observadas em pleno sol e 30% de sombreamento (Figura 7E). Em relação à eficiência de carboxilação (EiC), as maiores médias foram obtidas sob pleno sol e 30% de sombreamento. Observou-se maior contraste entre médias para os tratamentos 30% e 80% de sombreamento correspondendo a aproximadamente 0.0206 mols m<sup>-2</sup>. s<sup>-1</sup> (Figura 7F).

Figura 7 – Radiação fotossinteticamente ativa (A) (PAR, em  $\mu\text{mol}$  de ftons  $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), Taxa líquida de assimilação de  $\text{CO}_2$  (B) (A em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), taxa de transpiração (C) (E em  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), condutância estomática (D) (Gs em  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  (E) (Ci em  $\mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$ ), e eficiência da carboxilação (F) (EiC em  $\mu\text{mol m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.



Barras representam as médias de cada tratamento e contendo letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV (%) de radiação fotossinteticamente ativa: 12.85%; CV (%) de taxa líquida de assimilação de  $\text{CO}_2$ : 27.46%; CV (%) de taxa de transpiração: 24.28 %; CV (%) de condutância estomática: 37.51%; CV (%) concentração intercelular de  $\text{CO}_2$ : 6.08%; CV (%) de eficiência da carboxilação: 28.65%.

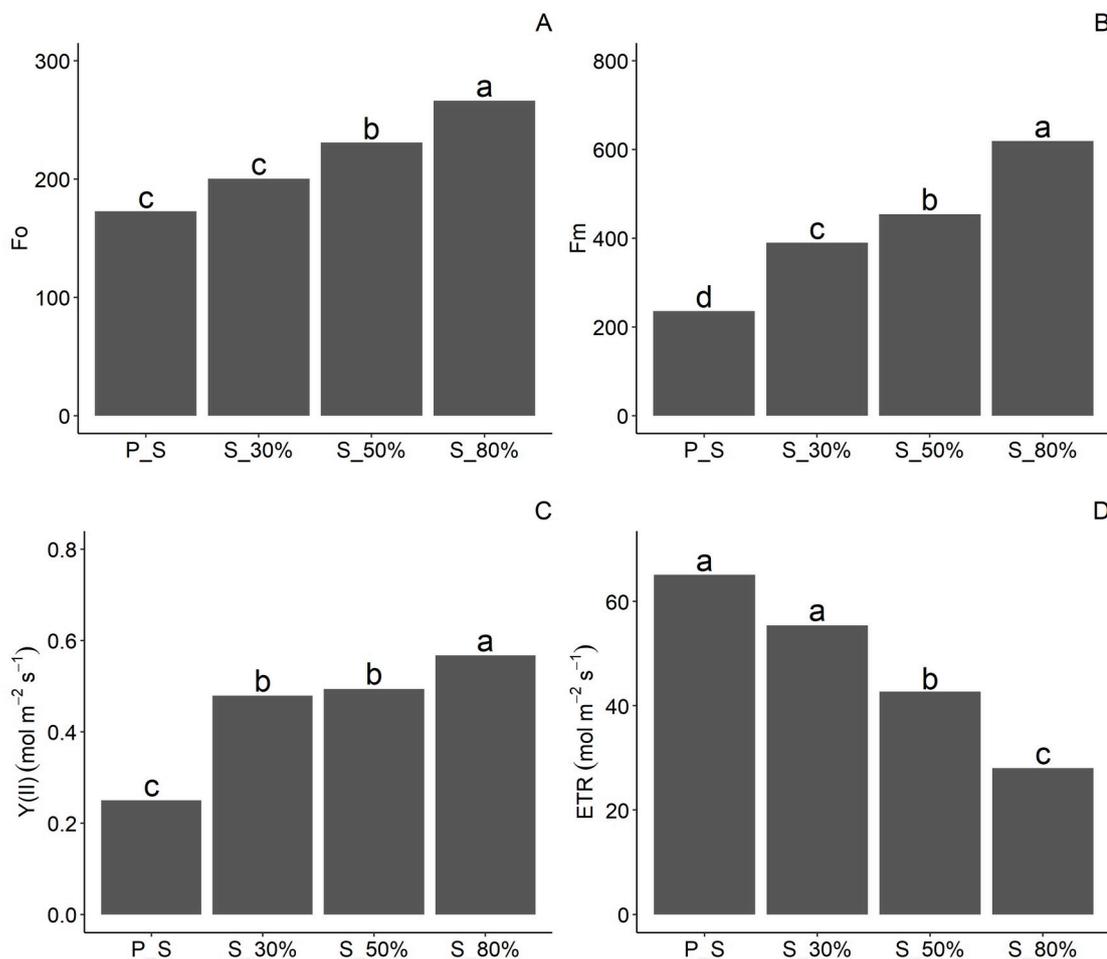
#### 4.5 FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA

O maior valor médio para fluorescência inicial ( $F'$ ) foi observado em sombreamento a 80%, representando um acréscimo de 35%, e, portanto, sendo 1.6 vezes superior em relação à menor média a pleno sol (Figura 8A). De maneira similar, a fluorescência máxima ( $F_m$ ) também apresentou maior média para o tratamento 80%, constando em um aumento de 62% e assim 2.6 vezes superior quando comparada à menor média obtida a pleno sol (Figura 8B).

Com relação ao rendimento do fotossistema II (YII) a maior média foi obtida em 80% de sombreamento, diferindo dos demais níveis de sombreamento, e apresentando-se 2.2 vezes maior em relação à menor média observada em pleno sol. A diferença entre menor e maior média representou um incremento de aproximadamente  $0.317 \text{ mols m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Figura 8C).

Para a taxa de transporte de elétrons (ETR) os maiores valores médios foram obtidos a pleno sol e em 30% de sombreamento. Foi observado maior contraste de médias entre os tratamentos pleno sol e 80% de sombreamento consistindo em uma diferença aproximada de  $37 \text{ mols m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . (Figura 8D).

Figura 8 – Fluorescência inicial (Fo) (A), Fluorescência máxima (Fm) (B), Rendimento quântico efetivo do FSII (C) (Y(II), em mol m<sup>-2</sup>. s<sup>-1</sup>), Taxa de transporte de elétrons (D) (ETR, em mol m<sup>-2</sup>. s<sup>-1</sup>) em folhas de mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) mantidas sob condições de pleno sol (P\_S) e sombreamento artificial de 30% (S\_30%), 50% (S\_50%) e 80% (S\_80%), aos 21 meses após o transplântio. UTFPR, Pato Branco-PR, 2020.



Barras representam as médias de cada tratamento e contendo letras distintas diferem entre si pelo teste de Scott-Knott ( $p \leq 0,05$ ). CV (%) de fluorescência inicial: 18.55 %; CV (%) de fluorescência máxima: 15.65 %; CV (%) de rendimento do fotossistema II: 14.93%; CV (%) de taxa de transporte de elétrons: 45.04%.

#### 4.6 DISCUSSÃO

Submeter mudas de feijoa (*Acca sellowiana*) a diferentes níveis de sombreamento, resultou em mudanças nos parâmetros de crescimento. Maiores alturas foram observadas em 30% e 50% de sombreamento, muito embora, não foram acompanhadas pelo crescimento em diâmetro, o qual foi superior em feijoas a pleno sol e 30% de sombreamento. O aumento pronunciado em altura para plantas

do tratamento 50% pode ter sido decorrente de um ligeiro alongamento do caule e isto poderia caracterizar um processo de estiolamento (MORAES NETO et al., 2000), no entanto, com a redução na disponibilidade luminosa foi observada significativa redução tanto para este parâmetro quanto para o diâmetro das mudas.

Neste sentido, a disponibilidade de luz no tratamento 80% pode ter sido insuficiente para a assimilação de CO<sub>2</sub> com consequências na produção de carboidratos, e, portanto, no crescimento e desenvolvimento da planta (BARTH et al., 2001; OLLE; VIRŠILE, 2013). Por outro lado, a redução em altura de feijoas a pleno sol pode estar relacionada à partição de fotoassimilados com maior investimento na produção de folhas em detrimento ao crescimento em altura.

O crescimento em diâmetro observado sob condições de maior luminosidade se constitui então, em uma forma de adaptação ambiental ocorrente principalmente devido à atividade cambial, estimulada pelos carboidratos produzidos pela fotossíntese, e em decorrência da maior assimilação de CO<sub>2</sub> observada em pleno sol e 30% de sombreamento. Relacionando-se também a isso, a necessidade de um sistema vascular eficiente frente as condições de maior intensidade luminosa associadas a um fluxo transpiratório mais intenso (TERRAZAS et al., 2011; GONÇALVES et al., 2012; DAYAN et al., 2012).

Similarmente outros parâmetros tais como acúmulo em massa seca total, partição de massa seca e IQD foram maiores em plantas sob estes tratamentos e nisto, podem associar-se também aos maiores valores de taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (*A*), condutância estomática (*G<sub>s</sub>*) e eficiência instantânea de carboxilação (*E<sub>iC</sub>*) que também foram obtidos a pleno sol e 30% de sombreamento. Isto porque, as condições ambientais, sobretudo, em relação à disponibilidade de luz podem interferir no aporte de biomassa, através da influência direta sobre as trocas gasosas de CO<sub>2</sub>. Por conseguinte, o maior acúmulo em massa seca total indica que estas condições de luminosidade condizem ao requerimento de luz desta espécie, e, portanto, propiciaram aumento do processo fotossintético com consequente produção e incorporação de fotoassimilados, culminando então no aumento da alocação de carbono (GONÇALVES et al., 2005; ZYVCAK et al., 2013).

No entanto, constata-se que nos ambientes mais sombreados (50% e 80%), a energia luminosa fornecida foi insuficiente para o impulsionar o processo

fotossintético da espécie em estudo. Desta forma, infere-se que a produção e incorporação de carbono foi ocorrente, muito embora, de maneira limitada ocasionando, portanto, reduzida produção em biomassa (VALLADARES; NIINEMETS, 2008; GOH et al., 2012).

O melhor desempenho para pleno sol e 30% de sombreamento em relação às partições de matéria seca indica que sob maior disponibilidade de luz, a espessura das folhas de feijoa, relacionada ao incremento de camadas de tecido fotossintetizante (parênquima paliçádico) e epidermes foliares mais espessas ocasionou por conseguinte o aumento em matéria seca foliar (HUANG et al., 2011). E que também, a fotossíntese e a atividade cambial estimulada pela maior disponibilidade de luz proporcionou aumento na produção de carboidratos os quais foram direcionados para alocação de massa seca caulinar (ALVES; ANGYALOSSY-AFONSO, 2000; LOPES et al., 2015).

Somado a isso, sob estas condições, o incremento em raízes e por consequência em biomassa radicular, oferece mais chances de sobrevivência para a planta, pois nessa situação, a mesma pode aumentar a capacidade de absorção da água do solo, o que explica o expressivo acúmulo em massa seca de raízes sob estes tratamentos. Este seria um mecanismo desenvolvido pelas plantas a fim de se proteger também da deficiência de água (MOTA et al., 2013; SHERZAD et al., 2017).

O Índice de Qualidade de Dickson (IQD) é um importante indicador relativo à qualidade destes parâmetros citados anteriormente, de forma que, quanto maior o valor desse índice, mais vigorosa será a planta (FONSECA et al., 2002). Observa-se então, que os tratamentos que promoveram os maiores índices foram os que apresentaram os maiores diâmetros e incremento na massa seca total, e de certa forma apresentaram equilíbrio quanto à distribuição de matéria seca. Nisto, à medida que houve maior disponibilidade de luz o desenvolvimento das mudas mostrou-se superior. Isto corrobora com os resultados obtidos por Salles et al. (2017) em mudas de jambolão, também pertencente à família Myrtaceae.

Considerando-se este indicador, bem como os demais parâmetros de crescimento de mudas, tais como diâmetro e produção e biomassa, nota-se que os tratamentos pleno sol e a 30% de sombreamento possibilitaram maior qualidade de

mudas produzidas. Estes dois ambientes de luz devem ser preferenciais para produzir mudas de feijoa, para plantios em monocultivo ou em consórcios com outras espécies, assim como para o enriquecimento florestal.

Embora observado maior número de folhas em feijoas a pleno sol, as mesmas apresentaram área foliar e área específica menores. Em contrapartida, o número de folhas diminuiu nos tratamentos sob sombreamento, muito embora, estas apresentaram maior tamanho e maior área foliar específica. O eficiente aproveitamento da radiação fotossinteticamente ativa associado à produção e utilização de fotoassimilados pelas folhas a pleno sol podem ter proporcionado a manutenção e desenvolvimento das mudas, sendo importantes também para o surgimento de novas folhas. Acredita-se que sob condição de exposição à luz solar, e em decorrência das altas taxas fotossintéticas, as plantas produziram maior biomassa por unidade de área foliar aliada à maior taxa de renovação das folhas (POORTER,1999; MEIRA et al., 2012). Supõe-se também, que o aumento no número de folhas neste caso, esteja relacionado a estratégias de aclimatação, por intermédio da produção de novas folhas com ajustes morfológicos e fisiológicos adequadas às condições luminosas do ambiente de crescimento (KURSAR; COLEY, 1999; YAMASHITA et al., 2000).

Portanto, a redução no tamanho de folhas em feijoa sob condições de pleno sol pode configurar-se em mecanismo de proteção. Isto porque, em condições de grande incidência luminosa, as folhas pequenas condizem a um menor contato entre a superfície foliar e o ambiente, o que minimiza os efeitos do aquecimento e de possíveis perdas com transpiração (FINI et al., 2010).

Por outro lado, o aumento de área foliar específica em sombreamento 80% seria uma estratégia utilizada pela planta para assegurar seu rendimento fotossintético, tornando-se dessa forma mais eficiente em baixa radiação luminosa. Este aumento de área foliar em plantas sob condições sombreadas é uma resposta ocorrente em virtude da necessidade de aumentar a captura de luz e garantir a realização do processo fotossintético (RONQUIM et al., 2009; SANQUETTA et al., 2014; GIERTYCH et al., 2015). Desta forma, a interceptação de luz pode ser melhorada pelo direcionamento de biomassa para o material foliar, consistindo na produção de folhas relativamente finas, porém com alta área foliar específica.

Ocorre, portanto, a expansão do limbo foliar aumentando a área de captação de luz sem que isso seja concomitante ao incremento em massa seca (POORTER, 2001; HUANG et al., 2011).

Sugere-se a partir disso, que no sombreamento 80% e teoricamente sob microclima mais ameno em termos de temperatura foliar e fluxo transpiratório menor, a alocação de carbono foi então direcionada para expansão da área foliar. E associa-se que este processo tenha ocorrido em detrimento do acúmulo em massa seca de raízes e caules para plantas sob este tratamento (GONÇALVES et al., 2012).

Corroborando com os resultados relacionados à anatomia foliar do presente estudo, em folhas de Acácia (*Acacia koa*) todos os tecidos foliares aumentaram em função da intensidade da irradiância disponível, exceto o parênquima esponjoso (CRAVEN et al., 2010). Sob condições sombreadas a possível redução na espessura da parede celular, dos tecidos vasculares e de sustentação, bem como a diminuição na proporção de tecidos fotossintetizantes, dentre eles o parênquima paliçádico, podem ter contribuído para a redução na espessura do limbo foliar em feijoa. Isto porque, as folhas sob reduzida irradiância tendem a apresentar menor espessura do mesófilo e parênquima paliçádico com única camada (WILSON; COOPER, 1969; VALLADARES; NIINEMETS, 2008). Por outro lado, o desenvolvimento de folhas mais espessas sob alta intensidade luminosa é um mecanismo frequentemente observado, e acredita-se que no presente estudo, isso associou-se ao aumento da proporção de parênquima paliçádico aliado ao incremento na espessura das epidermes abaxial e adaxial (EVANS; POORTER, 2001).

Assim, o incremento na espessura do parênquima paliçádico em folhas de feijoa, pode ter sido decorrente da adição de novas camadas de parênquima paliçádico, sendo pois, observada uma maior sobreposição de camadas deste tecido em folhas sob pleno sol, além disso, esse espessamento pode ter sido oriundo do alongamento de células deste parênquima, ou até mesmo pela combinação de ambos os fatores (BOEGER et al., 2009). Por conseguinte, isto pode ter proporcionado melhor distribuição, homogeneização e utilização da luz disponível, além de configurar-se como mecanismo para minimização de possíveis

danos em virtude da exposição à maior incidência luminosa (BARBOSA-CAMPOS et al., 2018). Acredita-se ainda, que a redução na espessura do parênquima paliçádico sob sombra também pode ter contribuído para a diminuição da densidade da folha, com conseqüente redução na massa foliar e aumento da área foliar específica (GOBBI et al., 2011) os quais foram observadas em folhas de feijoa sob nível 80% de sombreamento.

Aliado a isso, é possível relacionar que o incremento em parênquima paliçádico em decorrência de maior disponibilidade de luz, tenha contribuído diretamente na constituição do mesófilo foliar. As alterações abióticas, dentre elas a redução na luz disponível podem resultar em alterações nas organelas e células constituintes do mesófilo, e, portanto, podem ocasionar a redução no limbo foliar fundamentando o decréscimo em sua espessura a partir do sombreamento 50% (MEZIANE; SHIPLEY, 1999). Destaca-se ainda, que este aumento em mesófilo foliar, e, portanto, de parênquima paliçádico ou clorofiliano pode associar-se a um maior número de cloroplastos aliado a um incremento no aporte de enzimas fotossintetizantes (OGUCHI; HIKOSAKA; HIROSE, 2003). Tal fator pode ter colaborado para melhoria do processo fotossintético em folhas de feijoa sob condições de pleno sol e 30% de sombreamento (EVANS; LORETO, 2000; TERASHIMA et al., 2001; TERASHIMA et al., 2006).

O espessamento da epiderme foliar (adaxial e abaxial) em pleno sol também foi relatado por Aragão et al. (2014) ao estudarem o efeito do sombreamento na anatomia foliar de andiroba (*Carapa guianensis*). Por sua vez, o espessamento da epiderme foliar (adaxial e abaxial) em folhas de feijoa a pleno sol, pode ter sido um mecanismo desenvolvido para uma melhor dissipação de calor, e como estratégia para reduzir possíveis danos em virtude do superaquecimento das folhas e das altas taxas transpiratórias, que geralmente ocorrem em condições de maior radiação, e que foram também observadas no presente estudo (ROSSATTO; KOLB, 2013). Conjuntamente as características acima relatadas evidenciam a responsiva plasticidade dos tecidos foliares em feijoa, e, portanto, ajustes na morfologia e anatomia foliar em função da luz disponível.

Em suma, é evidente que a maior assimilação de CO<sub>2</sub> esteja associada ao aproveitamento da radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Sob sombreamento

80% ocorreu a diminuição em cerca de 83% da PAR, de tal maneira que os 17% disponíveis podem ter sido insuficientes ocorrendo então limitação na produção de ATP e NADPH, culminando também na redução da velocidade de transporte de elétrons (ETR) (YANG et al., 2018a), com conseqüente decréscimo na alocação de massa seca total em mudas para este tratamento.

Considera-se então que a maior disponibilidade de luz favoreceu a manutenção da ETR nos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento, de forma a assegurar a captação e transferência de energia para os fotossistemas. A ETR está diretamente relacionada à variação de intensidade da luz, sendo utilizada para estimar o fluxo de elétrons através do FS II (WANG; BAUERLE, 2006), e pode desta forma correlacionar-se à taxa fotossintética, influenciando também na assimilação de CO<sub>2</sub> (ZIVCAK et al., 2013). Com base nesses fatores, é evidente que a baixa radiação disponível em 80% de sombreamento influenciou negativamente e ocasionou decréscimos na taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> neste tratamento, tendo em vista que o aumento na disponibilidade de fótons é a força motora que impulsiona a atividade fotossintética (DIAS; MARENCO, 2007).

Associado a isso, em condições de maior disponibilidade de luz (pleno sol e 30% de sombreamento), o incremento na condução estomática e por conseqüência na transpiração também podem ter possibilitado maior assimilação de CO<sub>2</sub>. Isto porque, a abertura estomática é diretamente responsiva à disponibilidade de luz (MARENCO et al., 2014) relatando-se também forte correlação entre *A* e *G<sub>s</sub>* (WONG et al., 1979; FARQUHAR; SHARKEY, 1982). Conseqüentemente, a baixa condutância estomática sob sombreamento 80% pode ter restringido a captação de CO<sub>2</sub>, limitando dessa forma o influxo de CO<sub>2</sub> com reflexos na taxa assimilação de CO<sub>2</sub> (*A*). Em compensação, maior condutância estomática embora propicie altas taxas de *A*, pode favorecer maior perda de água, e de modo geral, maiores valores de fotossíntese líquida em ambientes de alta luminosidade são acompanhados pela elevação nas taxas de transpiração foliar, explicando-se a simultaneidade no aumento destes parâmetros para os tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento (WEERASINGHE et al., 2014; MCAUSLAND et al., 2016; ZHANG et al., 2019).

Apesar de não ter sido mensurada no presente estudo, a elevação na densidade estomática frequentemente encontrada em folhas sob maiores condições

de luminosidade (BOEGER et al., 2009; MAGALHÃES et al., 2009; VOLTOLINI; SANTOS, 2011) pode também explicar a expressividade nas taxas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> nos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento. Os estômatos controlam o equilíbrio de gases entre o ambiente foliar interno e a atmosfera externa, e a partir disso também podem regular a captação de CO<sub>2</sub> para fotossíntese e a perda de água por transpiração. Desta forma, folhas com maior densidade estomática podem apresentar concomitantemente maior condutância estomática propiciando melhoria a captação de moléculas de CO<sub>2</sub> do ambiente com consequente aumento em suas taxas fotossintéticas (MENDES et al., 2001; SACK et al., 2006).

O aumento na assimilação de CO<sub>2</sub> também pode ter sido favorecido por outros fatores. Geralmente, folhas quando submetidas a condições de maior intensidade luminosa tendem a investir nas etapas bioquímicas do processo fotossintético, com maior concentração de enzimas fotossintéticas, principalmente a enzima ribulose 1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase também chamada de Rubisco, e assim a capacidade fotossintética pode condicionar-se à maior quantidade da mesma (BOARDMAN, 1977). Desta forma, a relação direta entre a concentração desta enzima carboxilativa e a capacidade fotossintética pode resultar em aumento na taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> (ZHANG et al., 2002). Por conseguinte, em condições de baixa disponibilidade de luz, como as encontradas em 80% de sombreamento, é provável que o processo fotossintético tenha sido reduzido principalmente pela limitação na ativação desta enzima (MEDLYN et al., 2011; TAIZ; ZEIGER, 2013).

Embora apresentando menor valor de condutância estomática, as folhas submetidas ao sombreamento 80% apresentaram maior concentração interna de carbono (C<sub>i</sub>). Para o presente estudo, a maior concentração intercelular de carbono mesmo sob baixa condução estomática, pode indicar que a fotossíntese não estaria sendo restringida somente pelo fechamento estomático, ou pela concentração de CO<sub>2</sub> dentro da câmara subestomática, mas por outros fatores bioquímicos também relacionados à disponibilidade de luz, a exemplo a síntese de ATP e NADPH e a atividade enzimática, as quais são necessárias à redução e, portanto, para a utilização do CO<sub>2</sub> existente nos espaços intercelulares (MARUR; FARIA, 2006; BEZERRA et al., 2007).

Desta forma, a alta  $C_i$  no interior das folhas sugere que o  $CO_2$  não está sendo utilizado para a síntese de açúcares pelo processo fotossintético, com conseqüente acúmulo deste gás nos espaços intercelulares, em virtude de uma menor conversão e assimilação deste pela planta. Isto porque, plantas dispostas em condições de maior luminosidade e com alta condutância estomática apresentam favorecimento quanto ao maior consumo de  $CO_2$ , aumentando o processo de assimilação de carbono (LARCHER,2006; LAWSON et al., 2011). Sendo assim, uma diminuição da concentração intercelular de  $CO_2$  ( $C_i$ ) ocorre à medida que a luz aumenta devido a um aumento também de  $A$  via ativação da ETR (XIONG et al., 2018). Resultados correlatos aos do presente estudo foram obtidos por Dalmolin et al. (2015) em mudas de castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*) em que foi observada maior concentração intercelular de  $CO_2$  mesmo diante de reduzida condução estomática.

A eficiência instantânea de carboxilação mostrou-se superior nos tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento e este aumento está diretamente relacionado à maior assimilação líquida de  $CO_2$ , fundamentando-se na estreita relação existente entre ambas (MELO et al., 2017). Fatores como disponibilidade de  $CO_2$  no mesófilo foliar, água, quantidade de luz, temperatura e a atividade enzimática são necessários para que ocorra a fotossíntese (TAIZ; ZEIGER, 2013). Neste sentido, a reduzida disponibilidade de luz sob nível 80% de sombreamento influenciou para que ocorresse o decréscimo na  $E_iC$ , principalmente pela redução na quantidade e atividade da Rubisco, aliada aos efeitos da baixa radiação na síntese de NADPH e ATP na etapa fotoquímica, o que culminou diretamente na redução da velocidade de fixação de  $CO_2$  (FLEXAS et al., 2004; KONRAD et al., 2005; TEZARA et al., 2005).

Não houve efeito significativo dos diferentes tratamentos para os teores de clorofila  $a$  e  $b$  e, por conseguinte a clorofila total e relação clorofila  $a/b$  não foram influenciadas pelos diferentes níveis de sombreamento. O conteúdo de clorofilas nas folhas de plantas crescidas em ambientes sombreados, é uma referência eficaz para explicar a influência do mecanismo de otimização de absorção de luz por pigmentos fotossintéticos (DAÍ et al., 2009). Geralmente, folhas em condições de sombreamento possuem maior concentração de clorofilas em relação àquelas

crecidas sob pleno sol, e isto pode ser uma estratégia de compensação da espécie a fim de melhorar a captação dos raios solares diante da menor disponibilidade de radiação (TAIZ; ZEIGER, 2013; LI T. et al., 2014).

Infere-se então para o presente estudo, uma menor plasticidade fenotípica relacionada aos pigmentos fotossintéticos (clorofila *a* e *b*) em feijoa, pois não houve influência dos diferentes gradientes luminosos na concentração destes. Desta forma, a não influência dos tratamentos na concentração destes pigmentos remete a existência de outras estratégias de compensação e isto pode associar-se mais uma vez ao aumento da AFE sob maior nível de sombreamento observado no presente estudo.

Em condições nas quais as folhas são submetidas a alta irradiância, geralmente absorvem mais energia do que podem utilizar no processo fotossintético, e para evitar uma situação de foto-dano dissipam o excesso energético (KRAUSE et al., 2001; THACH et al., 2007). As plantas, portanto, empregam mecanismos que lhes permitem lidar com essas mudanças na pressão de excitação luminosa, incluindo dissipação térmica do excedente de energia (VIALET-CHABRAND et al., 2017). Tais processos são chamados de extinção não fotoquímica (NPQ) e associam-se principalmente a alterações no ciclo da xantofila (DEMMIG-ADAMS; ADAMS, 1996; MÜLLER et al., 2001). Neste contexto, as medidas de fluorescência da clorofila fornecem indicativos úteis sobre as diferentes respostas da fotossíntese à luz. E tem permitido inferir sobre a eficiência na etapa fotoquímica, bem como medir o rendimento quântico do fotossistema II, possibilitando avaliar alterações na capacidade fotossintética em decorrência de condições ambientais estressantes (SCHREIBER et al., 1995; RASCHER et al., 2010).

Por conseguinte, o incremento na concentração de carotenoides e da relação carotenoides/clorofila em folhas a pleno sol associado à redução nos valores de fluorescência inicial ( $F_0$ ) e fluorescência máxima ( $F_m$ ) para este tratamento, podem indicar mecanismos desenvolvidos para fotoproteção do aparato fotossintético em feijoa. Isto porque, a diminuição na fluorescência é comumente associada a um aumento na dissipação por calor (*quenching* não fotoquímico NPQ) (DEMMIG-ADAMS; ADAMS, 2017), sendo este processo relacionado à presença de carotenoides, que auxiliam na dissipação do excedente energético na forma de

calor, e isso se dá principalmente pela interconversão das formas de violaxantina a zeaxantina (ciclo das xantofilas). Além disso, esses pigmentos podem auxiliar na preservação das moléculas de clorofila contra danos foto-oxidativos, evitando a fotolesão no FSII e também contribuir para captação de fótons propiciando manutenção de altas taxas fotossintéticas (DEMMIG-ADAMNS; ADAMS, 1992; LU et al., 2001; DOS ANJOS et al., 2012; GUIRAO et al., 2013).

Embora observado um decréscimo no crescimento em altura de plantas a pleno sol, o qual foi anteriormente relatado, acredita-se que o dano nas plantas neste ambiente não foi grave e a capacidade geral de fixar carbono foi maior a pleno sol do que nas plantas sob sombreamento 50% e 80%. A manutenção das taxas fotossintéticas e integridade do aparato fotossintético em folhas de feijoa evidenciam que os mecanismos foto-protetores possibilitaram lidar de maneira eficiente com o excedente luminoso. Portanto, a capacidade de dissipar a energia excedente que poderia ocasionar danos ao fotossistema II possibilitou então, a otimização no uso da energia luminosa para ganho em biomassa (LEMOS-FILHO; PAIVA, 2006).

O decréscimo no rendimento quântico efetivo do FSII a pleno sol é um indicativo de que parte da luz absorvida não foi convertida em energia fotoquímica (DOS ANJOS et al., 2012). E associando este fator ao aumento na concentração de carotenoides para este tratamento, é reafirmado que a energia luminosa não utilizada fotoquimicamente é teoricamente dissipada na forma fluorescência ou calor (CAMARGO; LOMBARDI 2017). Por outro lado, o aumento no rendimento quântico do FSII em 80% de sombreamento indica que embora pouca luz chegasse aos fotossistemas (demonstrada pela baixa ETR neste tratamento), a quantidade de luz passível de interceptação foi aproveitada fotoquimicamente (WANG; BAUERLE 2006; ZIVCAK et al., 2013).

Este aumento em  $Y(II)$  em 80% de sombreamento pode estar associado a alterações morfoanatômicas em folhas de feijoa, citando-se o aumento da AFE, o qual pode ter possibilitado aumento da área de captação dos raios solares e conseqüente melhoria no aproveitamento da energia (LACERDA et al., 2010). Nisto, as folhas sob condição de sombreamento foram capazes de aumentar a eficiência na interceptação da luz, e isto foi possível em decorrência da plasticidade

morfológica de suas folhas associada à coleta de luz (VALLADARES et al., 2002).

Embora não mensurados no presente estudo, acredita-se que outros mecanismos, dentre eles o maior investimento em complexos coletores de luz, bem como ajustes no tamanho do sistema de coleta luz possam ter possibilitado o incremento no Y(II), tendo em vista que sob condições de sombreamento essas estratégias podem ser ocorrentes e contribuem para melhoria na interceptação e utilização da luz disponível (ANDERSON; ANDERSON, 1988; LAISK et al., 2005). Por outro lado, sob reduzida disponibilidade de luz no sombreamento 80%, é provável que a incompleta ativação dos fotossistemas tenha gerado reflexos na etapa fotoquímica da fotossíntese. Ocasionalmente desta forma, menor quantidade de ATP e NADPH a serem utilizados na fixação de CO<sub>2</sub> durante a etapa bioquímica, fato este fundamentado pelo maior acúmulo intercelular de CO<sub>2</sub> sob este tratamento (FLEXAS et al., 2004).

Os resultados do presente estudo sugerem, portanto, que condições de pleno sol até 30% de sombreamento são satisfatórias para que *Acca sellowiana* possa alcançar seu máximo potencial de crescimento, considerando-se os aspectos gerais dos parâmetros de crescimento, bem como demais parâmetros fisiológicos e de trocas gasosas. Estes resultados fundamentam a ocorrência e adaptação desta espécie preferencialmente em áreas abertas ou à beira de florestas (DONAZZOLO et al., 2014), bem como em áreas antropizadas e na borda de matas e clareiras, o que também justifica complementarmente que a feijoa possui características de espécie heliófila, em observância à necessidade de luz para seu desenvolvimento (LORENZI, 2008; BORSUK, 2018).

Diante disso, observou-se também a presença de plasticidade fenotípica em feijoa, intermediada por ajustes compensatórios estruturais (SCHMIDT et al., 2017), morfológicos e fisiológicos, como mecanismos para otimização na captura de luz aliada ao ganho em carbono durante o processo fotossintético, e também como estratégias de fotoproteção diante de maior intensidade luminosa (Niinemets, 2010; VIALET-CHABRAND et al., 2017). Sendo que, tais ajustes podem assegurar à espécie a capacidade de regular o seu metabolismo e se adaptar em ambientes sombreados, ao mesmo tempo que, outros mecanismos lhe permitem lidar com excedente luminoso.

Esses aspectos anteriormente citados são evidenciados pelos seguintes fatores: (1) Maior produção e alocação de matéria seca até 30% de sombreamento (2) Melhor qualidade de mudas estimada pelo IQD em condição de pleno sol e 30% de sombreamento (3) Condutância estomática, assimilação de CO<sub>2</sub> e eficiência de carboxilação reduzidas sob maior sombreamento (4) A maior taxa de transporte de elétrons (ETR) foi possibilitada em ambiente de maior luminosidade (pleno sol e 30% de sombreamento) (5) Tamanho da folha e área foliar específica aumentados sob condição de maior sombreamento como mecanismo de compensação para melhor interceptação da luz, que associado ao melhor aproveitamento da energia fotoquímica (YII) remetem à capacidade da espécie em desenvolver-se mesmo em condições de menor radiação (6) Espessamento do limbo e da epiderme foliar sob maiores intensidades luminosas, como estratégia de redução do superaquecimento das folhas (7) Evidência de mecanismos atuantes na dissipação térmica do excesso de energia sob condição de intensa radiação, citando-se o aumento no teor de carotenoides.

Destaca-se ainda, que a realização de experimentos em vasos associados a diferentes níveis de sombreamento, tais como no presente estudo, podem possibilitar o conhecimento sobre desenvolvimento e respostas morfofisiológicas vegetais em função de diferentes intensidades luminosas, e assim constituem-se em uma ferramenta útil para estimar a plasticidade fenotípica de espécies, permitindo ainda comparações entre estas quanto à presença de maior ou menor plasticidade. A utilização destes experimentos, portanto, pode possibilitar a simulação do ambiente natural (a exemplo as florestas), permitindo avaliar o desempenho das espécies vegetais em decorrência de sua capacidade de lidar tanto com excesso quanto com déficit de luz, e assim podem fundamentar a tomada de decisões durante a seleção e direcionamento destas espécies ao adequado ambiente de cultivo (OLGUIN et al., 2020).

## 5 CONCLUSÕES

- Os tratamentos pleno sol e 30% de sombreamento proporcionaram o melhor desenvolvimento da feijoa (*Acca sellowiana*).
- É sugerida a produção comercial de mudas a pleno sol. Recomenda-se ainda, a utilização da feijoa em plantios homogêneos, plantios consorciados, programas de enriquecimento florestal e sistemas agroflorestais em ambientes a pleno sol e/ou que não apresentem profundas restrições quanto a disponibilidade de luz (sombreamento menor que 30%).
- Respostas morfofisiológicas como redução no tamanho de folhas, espessamento do limbo foliar e aumento no teor de carotenoides foram ocorrentes sob maior intensidade luminosa. E sob sombreamento acima de 50%, a principal resposta foi o aumento na área foliar e área foliar específica.
- *Acca sellowiana* pode ser classificada como heliófila, e, portanto, planta de sol, apresentando ainda capacidade de suportar condições sombreadas, muito embora, o desenvolvimento das plantas não seja expressivamente superior.

## 6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudos que abordem os efeitos de fatores abióticos no desenvolvimento de plantas são necessários para que haja sucesso nos sistemas de cultivo, na produção comercial de mudas, bem como no manejo de espécies na recuperação de áreas degradadas e/ou enriquecimento florestal. Somado a isso, é necessário que estas abordagens levem em consideração a fisiologia e ecologia das espécies selecionadas, elencando estes fatores ao padrão de ocorrência natural das mesmas.

Os resultados corresponderam à hipótese de que a espécie dispunha de estratégias de aclimatação sob os diferentes níveis de disponibilidade de luz. Muito embora, mesmo diante da existência de mecanismos de adaptação à sombra, foi evidenciado que as condições de maior sombreamento não foram as mais adequadas ao melhor desempenho da espécie. Desta forma, para melhor expressão do seu potencial de crescimento e desenvolvimento indica-se condição de pleno sol até 30% de sombreamento.

Numa abordagem geral, a espécie *Acca sellowiana* mostrou habilidade para conciliar o crescimento e o investimento em atributos adaptativos sob condições de alta radiação, demonstrando também mecanismos de tolerância que permitiram sua persistência sob sombreamento. Isto evidencia o potencial para sua inserção em programas de reflorestamento e viabilidade do uso de indivíduos desta espécie também em cultivos comerciais. Enfatiza-se ainda, a importância do cultivo da mesma e os benefícios socioeconômicos que podem ser advindos a partir da expansão de sua cadeia produtiva.

Como forma de complementar as informações obtidas, acredita-se que estudos futuros contribuiriam para elucidar de forma mais detalhada o desenvolvimento da feijoa sob diferentes níveis de luminosidade. Dentre os quais, cita-se:

(1) A avaliação da atividade de enzimas antioxidantes dentre elas a catalase, ascorbato peroxidase e superóxido dismutase poderia fornecer um maior detalhamento a respeito dos mecanismos fisiológicos e bioquímicos associados à preservação do aparato fotossintético. Esses sistemas enzimáticos apresentam

importante função, principalmente pela remoção de espécies reativas de oxigênio (EROS) que são resultantes do excesso de energia, e pelo desbalanço entre a oferta e a demanda de produtos finais durante o transporte de elétrons e podem desencadear o processo de fotoinibição (ASADA, 1999; BAYAT et al., 2018).

(2) A determinação de compostos fenólicos sobre condições de intensa radiação também se constitui numa importante temática de estudo, pois a presença dos mesmos pode indicar estratégias de proteção contra danos por excesso de luz, e o seu aumento pode remeter-se a condições ambientais estressantes (CLOSE;MCARTHUR, 2002).

(3) Estabelecer o ponto de compensação de luz em feijoa, por se tratar de uma medida de tolerância à sombra e que poderia fornecer informações sobre níveis de luz nos quais as plantas ainda poderiam persistir, associando a luz à sobrevivência potencial destas (POORTER, 1999; CRAINE et al., 2012).

(4) Estudos que englobem outros parâmetros de morfologia e anatomia foliar em feijoa podem subsidiar um maior detalhamento sobre mecanismos de aclimatação na espécie, a citar a avaliação na modificação do ângulo foliar. Este parâmetro poder ser um indicador útil de respostas da planta a diferentes intensidades de luz disponíveis em condições de campo, tendo em vista que tal fator pode influenciar o processo de fotossíntese, pois dependendo de sua orientação a absorção de luz pode ser alterada (LARBI et al., 2015; FENG et al., 2019).

## REFERÊNCIAS

- AASAMAA, K.; SÖBER, A. Stomatal sensitivities to changes in leaf water potential, air humidity, CO<sub>2</sub> 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, p.72-78, 2011.
- ABID, G.; M'HAMDI, M.; MINGEOT, D.; AQUIDA, M.; AROUA, I.; MUHOVSKY, Y.; SASSI, K.; SOUISSE, F.; MANNAI, K.; JEBARA, M. Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence, antioxidante enzyme activities and gene expression patterns in faba bean (*Vicia faba* L.). **Archives of Agronomy and Soil Science**, v. 63, n.4, p. 536-552, 2016.
- AGUIAR, T.V.; SANT'ANNA-SANTOS, B.F.; AZEVEDO, A.A.; FERREIRA, R.S. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. **Planta daninha**, v. 25, n. 4, p. 649-659, 2007.
- ALBUQUERQUE, T. C. S.; EVANGELISTA, T. C., NETO, A. A. R.A. Níveis de sombreamento no crescimento de mudas de castanheira do Brasil. **Revista Agro@mbiente**, v. 9, n. 4, p. 440-445, 2015.
- ALMEIDA, S. M. Z.; SOARES, A. M.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C.V.; GAJEGO, E. B. Alterações morfológicas e alocação de biomassa em plantas jovens de espécies florestais sob diferentes condições de sombreamento. **Ciência Rural**, v.35, n.1, p.62-68, 2005.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; DE MORAES G. J. L.; SPAROVEK, G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ALVES, E.S.; ANGYALOSSY-AFONSO, V. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1.Growth rings and vessels. **IAWA Journal**, v. 21, n. 1, p. 3–30, 2000.
- AMARAL, F. M.; SOUTHGATE, A. N. N.; KAMTSU, R. A.; SCHEUER, P. M.; MARESCH, G. A.; SILVA, J. C. *Acca sellowiana*: Physical-chemical-sensorial characterization and gastronomic potentialities. **International Journal Of Gastronomy And Food Science**, v. 17, p.1-15, 2019.
- AMARANTE, C. V. T.; SOUZA, A. G.; BENINCÁ, T. D. T.; STEFFENS, C. A. Fruit quality of Brazilian genotypes of feijoa at harvest and after storage. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 52, n. 9, p.734-742, 2017.
- AMARANTE, C. V. T.; STEFFENS, C. A.; BENINCÁ, T. D. T.; HACKBARTH, C.; SANTOS, K. L. Qualidade e potencial de conservação pós-colheita dos frutos em cultivares brasileiras de goiabeira-serrana. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 35, n. 4, p. 990-999, 2013.
- AMARANTE, C.V.T; SANTOS, K.L. Goiabeira-serrana (*Acca sellowiana*). **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 33, n. 1, p. 001-334, 2011.

ANDERSON, J. M.; ANDERSON, B. Toe dynamic photosyntetic membrane andregulation of solar energy conversion. **Trends in Biochemical Science**, v.13, n.9,p.351-355, 1988.

ARAÚJO, J. M.; ANDRADE NETO, R. C; OLIVEIRA, J. R.; LUNZ, A. M. P.; ALMEIDA, U. O. Shading And Slow Release Fertilizer Effects On The Growth Characteristics Of Assai Seedlings (*Euterpe oleracea*). **Floresta e Ambiente**, v. 26, n. 3, p. 1-10, 2019.

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

ASADA, K. 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.

BÄCHTOLD, B.A.; MELO JUNIOR, J.C.F. Plasticidade morfológica de *Calophyllum brasiliense* Camb. (Calophyllaceae) em duas formações de restinga no sul do Brasil. **Acta Biológica Catarinense**, v.2, n. 2, p. 21-32, 2015.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop produc-tion strategies: an examination of future possibilities. **Journal Experimental Botany**, v.55, n. 403, p.1607-1621, 2004.

BAKER, N.R. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. **Annual Review Of Plant Biology**, v. 59, n. 1, p.89-113, 2008.

BARTH, C.; KRAUSE, G.H.; WINTER, K. Responses of photosystem I compared with photosystem II to high-light stress in tropical shade and sun leaves. **Plant Cell & Environment**, v. 24, v. 2, p. 163-176, 2001.

BARBOSA-CAMPOS, M. T.; DE CASTRO, S. A. B.; KUSTER, V. C.; DOS SANTOS, L. N.; DE LEMOS-FILHO, J. P.; VALE, F. H. A. How the long-life span leaves of *Ouratea castaneifolia* Engl. (Ochnaceae) differ in distinct light conditions. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, n. 2, p. 403-414, 2018.

BAYAT, L. ARAB, M.; ALINIAEIFARD, S.; SEIF, M.; LASTOCHIKNA, O.; LI, T. Effects of growth under different light spectra on the subsequent high light tolerance in rose plants. **Aob Plants**, v. 10, n. 5, p. 1-17, 2018.

BEZERRA, M. A.; LACERDA, C. F.; FILHO, E. G.; ABREU, C. E. B. Prisco, J. T. Physiology of cashew plants grown under adverse conditions. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 4, p. 449-461, 2007.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O<sub>2</sub> evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 4, p. 489–504, 1987.

BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.28, n. 1, p.355-377, 1977.

BOEGER, M. R. T.; ESPÍNDOLA JÚNIOR, A.; MACARI JÚNIOR, A.; REISSMANN,

C.B.; ALVES, A.C.A.; RICKLI, F. L. Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. **Revista Floresta**, v. 39, n.1, p. 215-225,2009.

BOGONI, J.A.; GRAIPEL, M.E.; PERONI, N. The ecological footprint of *Acca sellowiana* domestication maintains the residual vertebrate diversity in threatened highlands of Atlantic Forest. **PloS ONE**, v. 13, n.4, p. 1-24, 2018.

BORSUK, L. J. **Avaliação da diversidade genética e morfológica da Goiabeira-Serrana (*Acca sellowiana* (O. Berg) Burret) em terras indígenas, áreas quilombolas e em unidades de conservação no sul do Brasil e acesso ao conhecimento tradicional associado ao uso e manejo da espécie**. Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Agrárias, Programa de Pós-Graduação em Recursos Genéticos Vegetais, Florianópolis, 2018, 290 p.

CABRAL, R. D. C.; MELO JUNIOR, J. C. F.; MATILDE-SILVA, M. Plasticidade morfoanatômica foliar em *Smilax campestris* (Smilacaceae) em gradiente ambiental de restinga, SC, Brasil. **Hoehnea**, v. 45, n. 2, p.173-183, 2018.

CALDEIRA, M.V.W.; DELARMELENA, W. M.; GOMES, D. R.; GONÇALVES, E. O.; ALVES, A. F. Biossólido na composição de substrato para a produção de mudas de *Tectona grandis*. **Revista Floresta**, v.42, n.1, p.77-84, 2012.

CHEN, D.; WANG, S.; CAO, B.; CAO, D.; LENG, D.; LI, H.; YIN, L.; SHAN, L.; DENG, X. Genotypic variation growth and physiological response to drought stress and rewatering reveals the critical role of recovery in drought adaptation in maize seedlings. **Frontiers in Plant Science**, v. 6, p. 1-15, 2016.

CAMARGO, E. C.; LOMBARDI, A. T. Correction to: Effect of cement industry flue gas simulation on the physiology and photosynthetic performance of *Chlorella sorokiniana*. **Journal of Applied Phycology**, v. 235, n. 1, p. 1-9, 2017.

CHIAMOLERA, L. B.; ÂNGELO, A. C.; BOEGER, A. G; ARAÚJO, F. C. Aspectos anatômicos e fisiológicos de folhas de *Mimosa scabrella* de áreas com diferentes graus de sucessão. **Floresta**, v. 41, n. 3, p.435-450, 2011.

CHRISTEN, D.; SCHÖNMANN, S.; JERMINI, M.; STRASSER, R. J.; DÉFAGO, G. Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 60, n. 3, p.504-514, 2007.

CLAUSSEN, J.W. Acclimation abilities of three tropical rainforest seedlings to an increase in light intensity. **Forest Ecology and Management**, v.80, n.1/3, p.245-255, 1996.

CLOSE D.C, MCARTHUR C. Rethinking the role of many plant phenolics—protection from photodamage not herbivores?. **Oikos**, v. 99, n. 1, p.166–172, 2002.

CORADIN, L.; SIMISNSKI, A.; REIS, A. **Espécies nativas da flora brasileira de valor econômico atual ou potencial: Plantas para o futuro – Região Sul**. Brasília: MMA, 934 p., 2011.

COSTA, G. F.; MARENCO R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazônica**, v.37, n. 2, p. 229-234, 2007.

CRAINE, J. M.; ENGELBRECHT, B. M. J.; LUSK, C. H.; McDOWELL, N. G.; POOTER, H. Resource limitation, tolerance, and the future of ecological plant classification. **Frontiers in plant science**, v. 3, n. 1, p. 246, 2012.

CRAVEN, D.; GULAMHUSSEIN, S.; BERLYN, G. P. Physiological and anatomical responses of *Acacia koa* (Gray) seedlings to varying light and drought conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 69, n. 2, p. 205–213, 2010.

CUZZUOL, G. R. F.; MILANEZ, C. R. D.. Morphological and Physiological Adjustments in Juvenile Tropical Trees Under Contrasting Sunlight Irradiance. **Advances In Photosynthesis – Fundamental Aspects**, InTech, p.1-20,2012.

DAÍ, Y.; SHEN, Z.; LIU, Y.; WANG, L.; HANNAWAY, D.; LU, H. 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. 3, p. 177– 182, 2009.

DALMOLIN, Â. C.; THOMAS, S. E. O.; ALMEIDA, B. C; ORTÍZ, C. E. R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 13, n. 1, p. 41-48, 2015.

DAYAN, J.; VORONIN, N.; GONG, F.; SUN, T.; HEDDEN, P.; FROMM, H.; ALONI, R. Leaf-induced gibberellin signaling is essential for internode elongation, cambial activity, and fiber differentiation in tobacco stems. **The Plant Cell**, v. 24, n. 1, p. 66–79, 2012.

DE LUCIA, E.H.; WHITEHEAD, D.; CLEARWATER, M.J. The relative limitation of photosynthesis by mesophyll conductance in co-occurring species in a temperate rainforest dominated by the conifer *Dacrydium cupressinum*. **Functional Plant Biology**, v. 30, v. 12, p. 1197-1204, 2003.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Biology**, v. 43, n. 1, p. 599-626, 1992.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W. W. The role of xanthophylls cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in plant science**, v. 1, n. 1, p. 21-26, 1996.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, W. Photoinhibition. **Encyclopedia of Applied Plant Sciences**, v. 2, p. 78 – 85, 2017.

DIAS-FILHO, M.B. Physiological response of *Solanum crinitum* Lam. To contrasting light environments. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.32, n.8, p.789-796, 1997.

DICKSON, A.; LEAF, A. L.; HOSNER, J. F. Quality appraisal of white spruce and white pine seedling stock in nurseries. **Forest Chronicle**, v. 36, n. 1, p. 10-13. 1960.

DINAKAR, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. Photosynthesis in desiccation tolerant

plants: Energy metabolism and antioxidative stress defense. **Plant Science**, v. 182, p. 29-41, 2012.

DING, Y.; CHANG, C.; LUO, W.; WU, Y.; REN, X.; WANG, P.; XU, G. High potassium aggravates the oxidative stress induced by magnesium deficiency in rice leaves. **Pedosphere**, v. 18, n. 3, p. 316-327, 2008.

DOMINGUES, T. F.; MEIR, P.; FELDPAUSCH, T. R.; SAIZ, G.; VEENENDAAL, E. M.; SCHRODT, F.; BEID, M.; DJAGBLETEY, G.; HIEN, F.; CAMPAORE, H.; DIALLO, A.; GRACE, J.; LLOYD, J. Co-limitation of photosynthetic capacity by nitrogen and phosphorus in West Africa Woodlands. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 6, p. 959-980, 2010.

DONAZZOLO, J.; ORNELLAS, T. S.; BERTOLDO, J. G.; NODARI, R. O. Performance of segregating populations of feijoa cultivated under the agroforestry systems in southern Brazil. **African Journal of Agricultural Research**, v. 9, n. 45, p. 3305-3312, 2014.

DONAZZOLO, Joel. **Conservação pelo uso e domesticação da Feijoa na Serra Gaúcha-RS**. 2012. 312f. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 2012.

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.

DOSSEAU, S.; ALVARENGA, A. A.; SANTOS, M. O.; ARANTES, L. O. Influência de diferentes condições de sombreamento sobre o crescimento de *Tapira guianensis* Alb. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. 2, p.477-479, 2007.

DUCROQUET, J. P. H. J.; HICKEL, E. R.; NODARI, R. O. **Goiabeira-Serrana (Feijoa sellowiana)**. Série Frutas nativas 5; Jaboticabal, Funep, 2000.66p.

DUCROQUET, J.P.H.H.; HICKEL, E.R. Fenologia da goiabeira serrana (*Feijoa sellowiana* Berg) no Alto Vale do Rio do Peixe. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 13, n. 3, p. 313-321, 1991.

DUCROQUET, J.P.H.J.; HICKEL, E.R. Birds as pollinators of Feijoa (*Acca sellowiana* Bera). **Acta Horticulturae**, v. 1, n. 452, p. 37-40, 1997.

DUTRA, T. R., GRAZZIOTTI, P. H., SANTANA, R. C., MASSAD, M. D. Qualidade de mudas de copaíba produzidas em diferentes substratos e níveis de sombreamento. **Revista Floresta**, v. 45, n. 3, p. 635 – 644, 2015.

ENNAHLI, S; EARL, H. J. Physiological Limitations to Photosynthetic Carbon Assimilation in Cotton under Water Stress. **Crop Science**, v. 45, n. 6, p. 2374-2382, 2005.

EVANS, J.; 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.

EVANS, J.R.; LORETO, F. Acquisition and diffusion of CO<sub>2</sub> in higher plant leaves. In:

LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.D.; VON CAEMMERER, S. (Eds.) **Photosynthesis: Physiology and Metabolism**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 321-351, 2000.

FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 33, p. 317–345, 1982.

FENG, L.; RAZA, M. A.; LI, Z.; CHEN, Y.; KHALID, M. H. B.; DU, J.; LIU, W.; WU, X.; SONG, C.; YU, L.; ZHANG, Z.; YUAN, S.; YANG, W.; YANG, F. The Influence of Light Intensity and Leaf Movement on Photosynthesis Characteristics and Carbon Balance of Soybean. **Frontiers In Plant Science**, v. 9, n. 8, p.1-16, 2019.

FERNANDEZ, O.; ISHIHARA, H.; GEORGE, G. M.; MENGIN, V.; FLIS, A.; SUMNER, D.; ARRIVVAULT, S.; LUNN, J. E.; ZEEMAN, S. C.; SMITH, A. M.; STITT, M. Foliar starch turnover occurs in long days and in falling light at the end of the day. **Plant Physiology**, v. 174, n. 1, p. 2199–2212, 2017.

FINI, A.; FERRINI, F.; FRANGI, P.; AMOROSO, G.; GIORDANO, C. 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.

FLEXAS, J., BOTA, J., LORETO, F., CORNIC. & SHARKEY, T.D Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. **Plant Biology**, v. 6, n. 3, p. 269-279, 2004.

FLEXAS, J; MEDRANO, H. Drought-Inhibition of photosynthesis in C3 plants: stomatal and non-stomatal limitation revisited. **Annals of Botany**, v.89, v. 2, p. 183-189, 2002.

FONSECA, E.P.; VALÉRI, S.V.; MIGLIORANZA, E.; FONSECA, N.A.N.; COUTO, L. Padrão de qualidade de mudas de *Trema micrantha* (L.) Blume, produzidas sob diferentes períodos de sombreamento. **Revista Árvore**, v.26, n. 4, p. 515-523, 2002.

FONSECA, M. G.; LEÃO, N. V. M.; SANTOS, F. A. M. Germinação de sementes e crescimento inicial de plântulas de *Pseudopiptadenia psilostachya* (DC.) G.P.Lewis & M.P.Lima (Leguminosae) em diferentes ambientes de luz. **Revista Árvore**, v. 30, n.6, p. 885-891, 2006.

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

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 900, n. 1, p. 87-92, 1989.

GIERTYCH, M.J.; KAROLEWSKI, P.; OLEKSYN. J. Carbon allocation in seedlings of deciduous tree species depends on their shade tolerance. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 37, n. 1, p. 216., 2015.

GOBBI, K. F.; GARCIA, R.; VENTRELLA, M. C.; NETO, A. F. G.; ROCHA, G. C. Área foliar específica e anatomia foliar quantitativa do capim-braquiária e do

amendoim-forrageiro submetidos a sombreamento. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.40, n.7, p.1436-1444, 2011.

GOH, C. H.; KO, S. M.; KOH, S.; KIM, Y. J.; BAE, H. J. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. **Journal of Plant Biology**, v. 55, n. 2, p. 93–101, 2012.

GOMMERS, C. M. M.; VISSER, E. J. W.; ONGE, K. R. S.; VOENSENEK, L. A. C. J., PIERIK, R. Shade tolerance: when growing tall is not an option. **Trends in plant science**, v. 18, n. 2, p. 65-71, 2013.

GONÇALVES, J. F. C.; BARRETO, D. C. S.; SANTOS JUNIOR, U. M.; FERNANDES, A. V.; SAMPAIO, P. T. B.; BUCKERIDGE, M. S. 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, J. F. C.; SILVA C. S.; GUIMARÃES, D. G.; BERNADES, R. S. Análise dos transientes da fluorescência da clorofila a de plantas jovens de *Carapa guianensis* e *Dipteryx odorata* submetidas a dois ambientes de luz. **Acta Amazônica**, v.40, n. 1, p.89-98, 2010.

GONÇALVES, J.F.K.; SILVA C.E.M.; JUSTINO, G.C.; NINA JUNIOR A.R. Efeito do ambiente de luz no crescimento de plantas jovens de mogno (*Swietenia macrophylla* King). **Scientia Forestalis**, v. 40, n. 95, p. 337-344, 2012.

GRATANI, L., COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v. 20, n. 5, p. 549-558, 2006.

GUIRAO, L. M.; RUIZ, J. M.; GIL, J. M. S.; ESTELLER, J. B.; STINCO, C. M.; MARTÍNEZ, M. A.; Xanthophyll cycle-related photoprotective mechanism in the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* under normal and stressful hypersaline conditions. **Aquatic Botany**, v. 109, n. 1, p. 14-24, 2013.

HALLIK, L.; NIINEMETS, Ü.; KULL, O. Photosynthetic acclimation to light in woody and herbaceous species: a comparison of leaf structure, pigment content and chlorophyll fluorescence characteristics measured in the field. **Plant Biology**, v. 14, n. 11, p. 88-89, 2012.

HENDRY, G. A. F.; PRICE, A. H. **Stress indicators: chlorophylls and carotenoids**. In: HENDRY, G. A. F.; GRIME, J. Methods of comparative study. London: Chapman & Hall, 1993.

HUANG D, WU L, CHEN JR E DONG L. Morphological plasticity, photosynthesis e chlorophyll fluorescence of *Athyrium pachyphlebium* at different shade levels. **Photosynthetica**, v. 49, n. 4, p. 611-618, 2011.

JESUS, S. V.; MARENCO R. J. O SPAD-502 como alternativa para a determinação dos teores de clorofila em espécies frutíferas. **Acta amazônica**, v. 38, n. 4, p. 815-818, 2008.

JULES, J.; PAULL, R.E. **The encyclopedia of fruit and nuts**. Cambridge University Press: Cambridge, MA, USA, 2006.

KABIRI, S.; GHEYBI, F.; JOKAR, M.; BASIRI, S. Antioxidant activity and physicochemical properties of fresh, dried and infused herbal extract of Feijoa Fruit. **Nature and Science**, v.14, n.12 p.64-70, 2016.

KELLER, H. A.; TRESSENS, S. G. Presencia en Argentina de los especies de uso múltiple: *Acca sellowiana* (Myrtaceae) y *Casearia lasiophylla* (Flacourtiaceae). **Darwiniana**, v. 45, n. 2, p. 204-212, 2007.

KELLY J, JOSE S, NICHOLS JD, BRISTOW M. Growth and physiological response of six Australian rainforest tree species to a light gradient. **Forest Ecology and Management**, v. 257, n. 1, p. 287–293, 2009.

KENZO, T.; YONEDA, R.; MATSUMOTO, Y.; MOHAMAD AZANI, A.; MAJID, M. N. Growth and photosynthetic response of four Malaysian indigenous tree species under different light conditions. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 23, n. 3, p. 271–281, 2011.

KERBAUY, G.B. **Fisiologia vegetal**. 2.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. 431 p.

KONG, D. X.; LI, Y. Q.; WANG, M. L.; BAI, M.; ZOU, R.; TANG, H.; WU, H. Effects of light intensity on leaf photosynthetic characteristics, chloroplast structure, and alkaloid content of *Mahonia Bodinieri* (gagnep.) laferr. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 38, n. 5. p. 120, 2016.

KONO, M.; TERASHIMA, I. 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.

KONRAD, M. L. F.; SILVA, J. A. B.; FURLANI, P. R.; MACHADO, E. C. Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio. **Bragantia**, v. 64, p. 339-347, 2005.

KRAUSE, G. H.; WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. **Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology**, v. 42, n. 1, p. 313-349, 1991.

KRAUSE, G.H.; KOROLEVA, O.Y.; DALLING, J.W.; WINTER, K. 2001. Acclimation of tree seedling to excessive light in simulated tree-fall gaps. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 12, p. 1345-1352, 2001.

KURSAR, T.A.; COLEY, P.D. Contrasting modes of light acclimation in two species of the rainforest understory. **Oecologia**, v. 121, n. 4, p. 489–498, 1999.

LAGE-PINTO, F.; BERNINI, E; OLIVEIRA, J. G.; VITÓRIA, A. P. Photosynthetic analyses of two native Atlantic Forest species in regenerative understory of eucalyptus plantation. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 24, n. 2, p. 95-106, 2012.

LAISK, A.; EICHELMANN, H.; OJA, V.; RASULOV, B.; PADU, E.; BICHELE, I.;

PETTAI, H.; KULL, O. Adjustment of leaf photosynthesis to shade in a natural canopy: rate parameters. **Plant, Cell & Environment**, v. 28, n. 3, p. 375-388, 2005.

LARBI, A.; VAZQUEZ, S.; EL-JENDOUBI, H.; MSALLEM, M.; ABADIA, J.; ABADÍA, A. Canopy light heterogeneity drives leaf anatomical, eco-physiological, and photosynthetic changes in olive trees grown in a high-density plantation. **Photosynthesis Research**, v. 123, n. 2, p. 141–155, 2015.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. 1. ed. São Carlos: Rima, 2006. 531 p.

LAWLOR, D.W.; CORNIC, G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficit in higher plants. **Plant Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 275–294, 2002.

LAWSON, T.; VON CAEMMERER, S.; BAROLI, I. Photosynthesis and Stomatal Behaviour. **Progress in Botany**, v. 72, n. 1, p. 265–304, 2011.

LEE, K. A.; LEE, S. H.; WOO, S. Y. Rubisco activity and gene expression of tropical tree species under light stress. **African Journal of Biotechnology**, v. 12, n. 20, p. 2764-2769, 2013.

LEGRAND, C.D.; KLEIN, R.M. **Mirtáceas**. Flora Ilustrada Catarinense, Itajaí, p.624-629, 1977.

LEMOS-FILHO, J.P.; PAIVA, E.A.S. The effects of sooty mold on photosynthesis and mesophyll structure of mahogany (*Swietenia macrophylla* King., Meliaceae). **Bragantia**, v. 65, n. 1, p. 11–17, 2006.

LI, T., LIU, L. N., JIANG, C. D., LIU, Y. J., SHI, L. Effects of mutual shading on the regulation of photosynthesis in field-grown sorghum. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 137, n. 1, p. 31-38, 2014.

LI, X.; LI, J.; ZHAO, J.; XU, P.; HE, Q. Xanthophyll Cycle and Inactivation of Photosystem II Reaction Centers Alleviating Reducing Pressure to Photosystem I in Morning Glory Leaves under Short-term High Irradiance. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 49, n. 7, p. 1047 – 1053, 2007.

LICHTENTHALER, H. K.; BUSCHMANN, C.; DOLL, M., FIETZ, H. J.; BACH, T.; KOZEL, U. Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. **Photosynthesis Research** v. 2, n. 2, p. 115–141, 1981.

LIMA JUNIOR, É. C.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M.; VIEIRA, C. V.; OLIVEIRA, H. M. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Ciência Rural**, v. 35, n. 5, p. 1092-1097, 2006.

LONG, S. P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 45, n. 1, p. 633-662, 1994.

LOPES, M. J. S.; DIAS-FILHO, M. B.; MENEZES NETO, M. A.; CRUZ, E. D. Morphophysiological Behavior and Cambial Activity in Seedlings of Two Amazonian

Tree Species under Shade. **Journal of Botany**, v. 2015, n. 1, p.1-10, 2015.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. Nova Odessa, SP. Instituto Plantarum, v.1, p. 281. 2002.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. Nova Odessa, SP. Instituto Plantarum, v. 1, 5ª ed., 2008.

LU, C.; LU, Q.; ZHANG, J.; KUANG, T. Characterization of photosynthetic pigment composition, photosystem II photochemistry and thermal energy dissipation during leaf senescence of wheat plants grown in the field. **Journal of Experimental Botany**, n. 52, v. 362, p. 1805–1810, 2001.

LUSK, C.H.; REICH, P. B.; MONTGOMRY, R.; ACKERLY, D.; CAVENDER-BARES, J. Why are evergreen leaves so contrary about shade?. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 23, n. 6, p. 299-303, 2008.

**MADR – Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural**. Secretarías de Agricultura Departamentales, Gobierno de Colombia. Base Agrícola EVA 2007-2018. Disponível em: <https://www.minagricultura.gov.co/paginas/default.aspx>. Acesso em: 13 nov. de 2019.

MAGALHÃES, N. S.; MARENCO, R. A.; MENDES, K. R. Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiância. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, n.7, p.687-694, 2009.

MARCUA, L.; MARCUA, A.; MARZA, B. Modern Tendencies in Changing the Consumers Preferences. **Procedia Economics and Finance**, v. 16, n. 1, p. 535-539, 2014.

MARENCO, R. A.; NASCIMENTO H.C.S.; MAGALHÃES N.S. Stomatal conductance in Amazonian tree saplings in response to variations in the physical environment. **Photosynthetica**. v. 52, n. 1, p. 493-500, 2014.

MARIMON-JUNIOR, B. H.; PETTER, F. A.; ANDRADE, F. R.; MADARI, B. E.; MARIMON, B. S.; SCHOSSER, T.; GONÇALVES, L. G.; BRLÉM, R. Produção de mudas de jiló em substrato condicionado com Biochar. **Comunicata Scientiae**, v. 3, n. 2, p. 108-114, 2012.

MARUR, C. J.; FARIA, R. T. Photosynthesis of individual leaves in a coffee plant. **Acta Scientiarum**, v. 28, n. 3, p. 331-335, 2006.

MATHUR, S.; JAIN, L.; JAJOO, A. Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. **Photosynthetica**, v. 56, n. 1, p. 1-12, 2018.

MATTOS, J. R. **A Goiabeira-Serrana**. Porto Alegre: Instituto de Pesquisas de Recursos Naturais Renováveis, (Publicação IPRNR, 19), 1986.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G. N. Chlorophyll fluorescence a practical guide. **Journal of experimental Botany**, v. 51, n. 345, p. 659-668, 2000.

MCAUSLAND, L.; VIALET-CHABRAND, S.; DAVEY, P.; BAKER, N. R.; BRENDEL, O.; LAWSON T. Effects of kinetics of light-induced stomatal responses on

photosynthesis and water-use efficiency. **New Phytologist**, v. 211, n. 4, p. 1209-1220, 2016.

MEDEIROS, M. J. L.; SILVA, M. M. A.; GRANJA, M. M. C.; SILVA JÚNIOR, G. S.; CAMARA, T. WILLADINO, L. Effects of exogenous proline in two sugarcane genotypes grown in vitro under salt stress. **Acta Biológica Colombiana**, v. 20, n. 2, p. 57-63, 2015.

MEDIAVILLA, S.; ESCUDERO, A.; HEILMEIER, H. Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. **Tree physiology**, v. 21, p. 251-259, 2001.

MEDLYN, B. E.; DUURSMA, R. A.; EAMUS, D.; ELLSWORTH, D. S.; PRENTICE, I. C.; BARTON, C. V. M.; CROUS, K. Y.; ANGELIS, P.; FREEMAN, M.; WINGATE, L. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. **Global Change Biology**, v. 17, n. 6, p. 2134–2144, 2011.

MEIRA, M. R.; MARTINS, E. R.; MANGANOTTI, S. A. Crescimento, produção de fitomassa e teor de óleo essencial de melissa (*Melissa officinalis* L.) sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, v. 14, n. 2, p. 352-357, 2012.

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, p. 165-178, 2001.

MEZIANE, D.; SHIPLEY, B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. **Plant Cell Environmental**, v. 22, n. 5, p. 447-459, 1999.

MIRALLES, J.; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, J. J.; FRANCO, J. A.; BAÑÓN, S. *Rhamnus alaternus* growth under four simulated shade environments: Morphological, anatomical and physiological responses. **Scientia Horticulturae**, v. 127, n. 4, p. 562–570, 2011.

MOHOTTI, A. J.; LAWLOR, D. W. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. **Journal of Experimental Botany**, v.53, n. 367, p. 313-322, 2012.

MOKHTARI, M.; JACKSON, M. D.; BROWN, A. S.; ACKERLEY, D.F.; RITSON, N. J.; MUNKACSI, A. B.; A KEYZERS, R. Bioactivity-Guided Metabolite Profiling of Feijoa (*Acca sellowiana*) Cultivars Identifies 4-Cyclopentene-1,3-dione as a Potent Antifungal Inhibitor of Chitin Synthesis. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 66, n. 22, p. 5531–5539, 2018.

MONFORTE, M.T.; FIMIANI, V.; LANUZZA, F.; NACCARI, C.; RESTUCCIA, S.; GALATI, E.M. Feijoa sellowiana Berg Fruit Juice: Anti-Inflammatory Effect and Activity on Superoxide Anion Generation. **Journal of Medicinal Food**, v.17, n. 4, p. 455–461, 2014.

MONTGOMERY, R. A.; GIVNISH, T. J. Adaptive radiation of photosynthetic

physiology in the Hawaiian lobeliads: dynamic photosynthetic responses. **Oecologia**, v. 155, n. 3, p. 455–467, 2008.

MORAES NETO; S.P.; GONÇALVES, J.L.M.; TAKAKI, M.; CENCI, S. S.; GONÇALVES, J.C. Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica, em função do nível de luminosidade. **Revista Árvore**, v. 24, p. 35-45, 2000.

MORETTO, S. P.; NODARI, E. S.; NODARI, R. O. A introdução e os usos da feijoa ou goiabeira-serrana (*Acca sellowiana*): A perspectiva da história ambiental. **Journal of Social, Technological and Environmental Science**, v. 3, n. 2, p. 67-79, 2014.

MOTA, L. H. S.; SCALON, S. P. Q.; MUSSURY, R. M. Efeito do condicionamento osmótico e sombreamento na germinação e no crescimento inicial das mudas de angico (*Anadenanthera falcata* Benth. Speg.). **Revista Brasileira Plantas Mediciniais**, v. 15, n. 4, p. 655-663, 2013.

MÜLLER P, L. I. X. P; NIYOGI, K. K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. **Plant Physiology**, v. 125, n. 4, p. 1558–1566, 2001.

NIINEMETS, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. **Ecological Research**, v. 25, n. 4, p. 693-714, 2010.

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

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation: differential responses in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. **Plant, Cell & Environment**, v. 28, n. 7, p. 917-927, 2005.

OLIVEIRA, A. K. M.; PEREZ, S. C. J. G. A. E. Crescimento inicial de *Tabebuia aurea* sob três intensidades luminosas. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 2, p. 263-273, 2012. DOI: 10.5902/198050985733.

OLLE, M.; VIRŠILE, A. The effects of light-emitting diode lighting on greenhouse plant growth and quality. **Agricultural and Food Science**, v. 22, n. 2, p. 223–234, 2013.

OLGUIN, F.; MORETTI, A. P.; PINAZO, M.; GORTARI, F.; BAHIMA, J. V.; GRACIANO, C. Morphological and physiological plasticity in seedlings of *Araucaria angustifolia* and *Cabralea canjerana* is related to plant establishment performance in the rainforest. **Forest Ecology and Management**, v. 460, p.1-9, 2020.

ORT, D. When there is too much light. **Plant Physiology**, v. 125, n. 1, p. 29–32, 2001.

OUKARROUM, A.; MADIDI, S. E.; SCHANSKER, G.; STRASSER, R. J. Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence (Fv/Fm) under drought stress and re-watering. **Environmental and Experimental**

**Botany**, v. 60, n. 3, p. 438-446, 2007.

PENG, Y.; BISHOP, K. S.; QUEK, S. Y. Extraction Optimization, Antioxidant Capacity and Phenolic Profiling of Extracts from Flesh, Peel and Whole Fruit of New Zealand Grown Feijoa Cultivars. **Antioxidants**, v. 8, n. 5, p.141-150, 2019.

PHAN, A. D. T.; CHALIHA, M.; SILTANBAWA, Y.; NETZEL, M. E.. Nutritional Characteristics and Antimicrobial Activity of Australian Grown Feijoa (*Acca sellowiana*). **Foods**, v. 8, n. 9, p. 376-376, 2019.

POMPELLI, M. F.; POMPELLI, G. M.; CABRINI, E. C.; ALVES, M. C. J. L.; VENTRELLA, M. C. Leaf anatomy, ultrastructure and plasticity of *Coffea arabica* L. in response to light and nitrogen. **Revista Biotemas**, v. 25, n. 4, p. 13-28, 2012.

POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, v. 13, n. 3, p. 396-410, 1999.

POORTER, L. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth to rain forest tree species. **Functional Ecology**, v. 15, p. 113-123, 2001.

PORTES, MT., DAMINELI, DSC., RIBEIRO, RV., MONTEIRO, JAF., SOUZA, GM. Evidence of higher photosynthetic plasticity in the early successional *Guazuma ulmifolia* Lam. compared to the late successional *Hymenaea courbaril* L. grown in contrasting light environments. **Brazilian of Journal Biology**, vol. 70, no. 1, p. 75-83, 2010.

QUILEZ, M.J.; LÓPEZ, N.I. Photoinhibition of photosystems I and II induced by exposure to high light intensity during oat plant growth: effects on the chloroplast NADH dehydrogenase complex. **Plant Science**, v.166, n.3, p.815–823, 2004.

QUINTERO C. **Feijoa (*Acca sellowiana*)**. Manual para el cultivo de frutales em el Trópico. Editorial Produmedios, p. 443-470, 2012.

RABELO, R. G.; VITÓRIA, A. P.; SILVA, M. V. A.; CRUZ, R. A.; PINHO, E. I. B.; RODRIGUES, D. R.; FREITAS, A. V.; CUNHA, M. Structural and ecophysiological adaptations to Forest gaps. **Trees**, v. 27, n. 1, p. 259-272. 2013.

RAMALHO, J. C.; PONS, T. L.; GROENEVELD, H. W.; AZINHEIRA, H. G.; NUNES, M. A. Photosynthetic acclimation of high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. **Plant Physiology**. v. 27, n. 1, p. 43–51, 2000.

RASCHER, U.; LIEBIG, M.; AND LÜTTGE, U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. **Plant Cell Environmental**, v. 23, n. 1, p. 1397–1405, 2010.

REITZ, R.; KLEIN, R. M.; ASSIS, A. **Projeto madeira do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Secretaria da Agricultura e abastecimento, 1983. 525p.

RIAÑO, K.; BRIONES, O. Leaf physiological response to light environment of three tree fern species in a Mexican cloud forest. **Journal of tropical Ecology**, v. 29, n. 3,

p. 217-228, 2013.

RODRÍGUEZ-CALCERRADA, J.; REICH, P.B.; ROSENQVIST, E.; PARDOS, J.A.; CANO, F.J.; ARANDA, I. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. **Tree Physiology**, v. 28, n. 5, p. 761–771, 2008.

ROLFE, S. A.; SCHOLLES, J. D. Chlorophyll fluorescence imaging of plant-pathogen interactions. **Protoplasma**, v. 247, n. 3/4, p. 163-175, 2010.

RONQUIM, C. C.; PRADO, C. H. B. A.; SOUZA, J. P. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpiniaceae) under contrasting irradiances. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 21, n. 3, p. 197-208, 2009.

ROSSATTO, D.; KOLB, R. Leaf anatomical traits are correlated with tree dominance in a Neotropical deciduous forest. **New Zealand Journal of Botany**, v. 51, n. 4, p. 242–251, 2013.

R DEVELOPMENT CORE TEAM R: **A Language and Environment for Statistical Computing**. Austria R Foundation for Statistical Computing Vienna, 2012.

SACK, L.; Melcher, P. J.; Liu, W. H.; Middleton, E.; Pardee T. How strong is intracanalopy leaf plasticity in temperate deciduous trees?. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 6, p. 829–839, 2006.

SALLES, J. S.; LIMA, A. H. F.; COSTA, E. Mudanças de jabolão sob níveis de sombreamento, bancadas refletoras e profundidade de semeadura. **Revista de Agricultura Neotropical**, v. 4, n. 1, p. 110-118, 2017.

SÁNCHEZ-MORA, F. D.; SAIFERT, L.; CIOTTA, M. N.; RIBEIRO, H. N.; PETRY, V. S.; MOLINA, A.; LOPES, M. E.; LOMBARDI, G. G.; SANTOS, K. L.; DUCROQUET, J. P. H. J.; NODARI, R. Characterization of Phenotypic Diversity of Feijoa Fruits of Germplasm Accessions in Brazil. **Agrosystems Geosciences & Environment**, v. 2, n. 1, p.1-11, 2019.

SANQUETTA, C. R.; DALLA CORTE, A. P.; BEHLING, A.; CARDORI, G. C.; COSTA JUNIOR, S.; RUZA, M. S. Crescimento de área e índice de área foliar de mudas de *Eucalyptus dunii* Maiden. em diferentes condições de cultivos. **Revista Biociências**, v. 20, n. 2, p. 82-89, 2014.

SANTOS, C. M.; GONÇALVES, E. R.; ENDRES, L.; GOMES, T. C. A.; JADOSKI, C. J.; NASCIMENTO, L. A.; SANTOS, E. D. Atividade fotossintética em alface (*Lactuca sativa* L.) submetidas a diferentes compostagens de resíduos agroindustriais. **Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia**, v. 3, n. 3, p. 95-102, 2010.

SANTOS, K. L.; DUCROQUET, J. P. H. J.; NAVA, G.; AMARANTE, C. V. T.; SOUZA, S. N.; PERONI, N.; GUERRA, M. P.; NODARI, R. O. **Orientações para o cultivo da goiabeira-serrana (*Acca sellowiana*)**. Florianópolis: Epagri, 2011. 44 p. (Boletim Técnico, 153).

SANTOS JÚNIOR, U. M.; GONÇALVES, J. F. C.; FELDPAUSCH, T. R. Growth, leaf

nutrient concentration and photosynthetic nutrient use efficiency in tropical tree species planted in degraded areas in Central Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 226, n. 1-3, p. 299-309, 2006.

SCALON, S. P. Q.; SCALON FILHO, H.; RIGONI, M. R.; VERALDO, F. Germinacao e crescimento de mudas de pitangueira (*Eugenia uniflora* L.) sob condicoes de sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 23, n. 3, p. 652-655, 2001.

SCALON, S. P.Q.; MUSSURY, R. M.; RIGONI, M. R.; SCALON FILHO, H. Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore**, v. 26, n. 6, p.1-5, 2002.

SCHMIDT, D.; CARON, B. O.; PILAU, J.; NARDINO, M.; ELLI, E. F. Morfoanatomia foliar de azevém no sub-bosque de espécies arbóreas em sistemas agroflorestais. **Ceres**, v. 64, n.4, p. 368-375, 2017.

SCHOTSMANS, W. C.; EAST, A.; THORP, G.; WOOLF, A. B. **Feijoa (Acca sellowiana[Berg.] Burret)**. In: YAHIA, E. M. (Ed.). Postharvest biology and technology of tropical and subtropical fruits: cocoa to mango. Cambridge: Woodhead Publishing, v. 3, p. 115-133, 2011.

SCHREIBER, U., BILGER, W., AND NEUBAUER, C. "Chlorophyll Fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis," in Ecophysiology of Photosynthesis. **Springer Study Edition**, v. 100, n. 1, p. 49–70, 1995.

SEARLE, S. Y. Leaf respiration and alternative oxidase in field-grown alpine grasses respond to natural changes in temperature and light. **New Phytologist**, v. 189, n. 4, p.1027-1039, 2011.

SHAO, Q.; WANG, H.; GUO, H.; ZHOU, A.; HUANG, Y.; SUN, Y.; LI, M. Effects of shade treatments on photosynthetic characteristics, chloroplast ultrastructure, and physiology of *Anoectochilus roxburghii*. **PloS one**, v. 9, n. 2, p. e85996, 2014.

SHARMA, P. K.; HALL, D. O. The role of carotenoids in protection against photoinhibition. In: ABROL, Y. P.; MOHANTY, P.; GOVINDJEE, E. D.S. **Photosynthesis: photoreactions to plant productivity**. Dordrecht: 469–478, 1993.

SHERZAD, O. H.; ZAKI, H. M.; HAZANDY, A. H. Effect of different shade periods on *Neobalanocarpus heimii* seedlings biomass and leaf morphology. **Journal of Tropical Forest Science**, v. 29, n. 4, p. 457-464, 2017.

SILVA, C. S.; SEIDER, W. D.; LIOR, N. (2015). Exergy efficiency of plant photosynthesis. **Chemical Engineering Science**, v. 130, n. 1, 151–171, 2015.

SILVA, M. A.; JIFON, J. L.; SILVA, J. A. G.; SHARMA, V. Use of physiological parameters as fast tools to screen for drought tolerance in sugarcane. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 3, p. 193-201, 2007.

SILVA, R. F.; SAIDELLES, F. L. F.; KEMERICH, P. D. C.; STEFFEN, R. B.; SWAROWSKY, A.; SILVA, A. S. Crescimento e qualidade de mudas de Timbó e Dedaleiro cultivadas em solo contaminado por cobre. **Revista Brasileira de**

**Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 16, n. 8, p. 881-886, 2012.

SILVESTRINE, M.; VÁLIO, I.F.M.; MATTOS, E.A. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian semideciduous Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica**, v.30, n.3, p.463-474, 2007.

SMERIGLIO, A.; DENARO, M.; FRANCESCO, C.; CORNARA, L.; BARRECA, D.; BELLOCO, E.; GINESTRA, G.; MANDALARI, G.; TROMBETTA, D. Feijoa Fruit Peel: Micro-morphological Features, Evaluation of Phytochemical Profile, and Biological Properties of Its Essential Oil. **Antioxidants**, v. 8, n. 8, p.1-17, 2019.

STEWART, A. M.; CRAIG, J. L. Factor affecting pollinator effectiveness in *Feijoa sellowiana*. **New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science**, v.17, n. 2, p.145-154. 1987.

STRASSER, R.J.; SRIVASTAVA, A.; TSIMILLI-MICHAEL, M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples. In: YUNUS, M.; PATHRE, U.; MOHANTY, P. **Probing photosynthesis: mechanism, regulation and adaptation**. London: Taylor & Francis, p.443-480, 2000.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 5ª ed. Porto Alegre: Artmed Editora, p. 918, 2013.

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

TERASHIMA, I., HANBA, Y. T., TAZOE, Y., VYAS, P., AND YANO, S. Irradiance and phenotype: comparative eco-development of sun and shade leaves in relation to photosynthetic CO<sub>2</sub> diffusion. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 1, p. 343–354, 2006.

TERASHIMA, I.; MIYAZAWA, S.I.; HANBA, Y.T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub> diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, v. 114, n. 1, p. 93-105, 2001.

TERRAZAS, T.; AGUILAR-RODRÍGUEZ, S.; OJANGUREN, C. T. Development of successive cambia, cambial activity, and their relationship to physiological traits in *Ipomoea arborescens* (Convolvulaceae) seedlings. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 5, p. 765–774, 2011.

TEZARA, W.; MARÍN, O.; RENGIFO, E.; MARTÍNEZ, D.; HERRERA, A. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought. **Photosynthetica**, v. 43, p. 37-45, 2005.

THACH, L.B.; SHAPCOTT, A.; SCHMIDT, S.; CRITCHLEY, C. The OJIP fast fluorescence rise characterizes *Graptophyllum* species and their stress responses. **Photosynthesis Research**, v. 94, n. 3, p. 423-436, 2007.

THOREN, D.; THOREN, P.; SCHMIDHALTER, U. Influence of ambient light and temperature on laser-induced chlorophyll fluorescence measurements. **European Journal of Agronomy**, v. 32, n. 2, p. 169-176, 2010.

THORP, G.; BIELESKI, R. **Feijoas: Origins, Cultivation and Uses**. HortResearch.

Ed. David Bateman, 87p, 2002.

TIAN, M.; YU, G.; YU, G.; HE, N.; HOU, J.. Morphological and anatomical traits from tropical to temperate coniferous forests: Mechanisms and influencing factors. **Scientific Reports**, v. 6, n. 1, e. 19703, 2016.

TOSENS, T.; NIINEMETS, U.; VISLAP, V.; EICHELMANN, H.; CASTRO-DÍEZ, P. Developmental changes in mesophyll diffusion conductance and photosynthetic capacity under different light and water availabilities in *Populus tremula*: how structure constrains function. **Plant, Cell and Environment**, v. 35, n. 5, p. 839-856, 2012.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, vol. 39, n. 1, p. 237–257, 2008.

VALLADARES, F.; SKILLMAN, J. B.; PEARCY, R. 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.

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

VIALET-CHABRAND, S.; MATTHEWS, J. S. A.; SIMKIN, A. J.; RAINES, C. A., LAWSON, A. Importance of Fluctuations in Light on Plant Photosynthetic Acclimation. **Plant Physiology**, v. 173, p. 2163–2179, 2017.

VIEIRA, G.H. S.; MANTOVANI, E. C.; SEDIYAMA, G. C.; DELAZARI, F. T. Indicadores morfo-fisiológicos do estresse hídrico para a cultura da cana-de-açúcar em função de lâminas de irrigação. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 65-75, 2014

VOLTOLINI, C.H.; SANTOS, M.; Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. **Acta Botânica Brasileira**, v. 25, n. 1, p. 2-10, 2011.

WANG, G. G.; BAUERLE, W. L. Effects of light intensity on the growth and energy balance of photosystem II electron transport in *Quercus alba* seedlings. **Annals of Forest Science**, v. 63, n. 2, p. 111-118, 2006.

WARREN, C. R. How does P affect photosynthesis and metabolite profiles of *Eucalyptus globules*? **Tree Physiology**, v. 31, n. 7, p. 727-739, 2011.

WEERASINGHE, L. K.; Creek, D.; Crous, K. Y.; Xiang, S.; Liddell, M. J.; Turnbull, M. H.; Atkin, O. K. Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland. **Tree physiology**, v. 34, n. 6, p. 564-584, 2014.

WELLBURN, A. 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.

WESTON, R. J. Bioactive products from fruit of the feijoa (*Feijoa sellowiana*, Myrtaceae): A review. **Food Chemistry**, v. 121, n. 4, p. 923-926, 2010.

WILSON, D.; COOPER, J. P. Effect of light intensity during growth on leaf anatomy and subsequent light-saturated photosynthesis among contrasting *Lolium* genotypes. **New Phytologist**, v. 68, n. 4, p. 1125-1135, 1969.

WONG S, COWAN I, FARQUHAR G. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. **Nature**, v. 282, n. 1, p. 424-426.,1979.

WU, Y., GONG, W., WANG, Y., YONG, T., YANG, F., LIU, W., WU, X., DU, J., SHU, K., LIU, J. Leaf area and photosynthesis of newly emerged trifoliolate leaves are regulated by mature leaves in soybean. **Journal of Plant Research**, v.131, n. 4, p. 671-680, 2018.

WU, Y., GONG, W., YANG, F., WANG, X., YONG, T., YANG, W. Responses to shade and subsequent recovery of soya bean in maize-soya bean relay strip intercropping. **Plant Production Science**, v. 15, n. 1, p. 1-9, 2016.

WU, Y., GONG, W., YANG, W. Shade inhibits leaf size by controlling cell proliferation and enlargement in soybean. **Scientific Reports**, v 7, n. 9259, 2017.

XIONG, D.; DOUTHE, C.; FLEXAS, J. Differential coordination of stomatal conductance, mesophyll conductance, and leaf hydraulic conductance in response to changing light across species. **Plant, Cell & Environment**, v. 41, n. 2, p. 436-450, 2018.

YAMASHITA, N.; ISHIDA, A.; KUSHIMA, H.; TANAKA, N. Acclimation to sudden increase in light favoring an invasive over native trees in subtropical islands, Japan. **Oecologia**, v. 125, n. 1, p. 412-419, 2000.

YANG, F.; FAN, Y.; WU, X.; CHENG, Y.; LIU, Q.; FENG, L.; CHEN, J.; WANG, Z.; WANG, X.; YONG, T.; LIU, W.; LIU, J.; DU, J.; SHU, K.; YANG, W. 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, n. 56, p. 1-13, 2018 b.

YANG, F.; FENG, L.; LIU, Q.; WU, X.; FAN, Y.; RAZA, M. A.; CHENG, Y.; CHEN, J.; WANG, X.; YONG, T. Effect of interactions between light intensity and red-to-far-red ratio on the photosynthesis of soybean leaves under shade condition. **Environmental and Experimental Botany**, v. 150, n. 1, p. 79-87, 2018 a.

YANG, F.; HUANG, S.; GAO, R.; LIU, W.; YONG, T.; WANG, X. Growth of soybean seedlings in relay strip intercropping systems in relation to light quantity and red: far-red ratio. **Field Crop Research**, v. 155, n. 1, p. 245-253, 2014.

YAO, X.; LI, C.; LI, S.; ZHU, Q.; ZHANG, H.; WANG, H. Effect of shade on leaf photosynthetic capacity, light-intercepting, electron transfer and energy distribution of soybeans. **Plant Growth Regulation**, v. 83, n. 3, p. 409-416, 2017.

YUSUF, M. A.; KUMAR, D.; RAJWANSHI, R.; STRASSER, R. J.; TSIMILLI-

MICHAEL, M.; GOVINDJEE; SARIN, N. B. Overexpression of  $\gamma$ -tocopherol methyl transferase gene in transgenic Brassica juncea plants alleviates abiotic stress: Physiological and chlorophyll a fluorescence measurements. **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1797, n. 8, p. 1428-1438, 2010.

ZERVOUDAKIS, G. SALAHAS, G.; KASPIRIS, G.; KONSTANTOPOULOU, E. 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, N.; KALLIS, R. P.; EWY, R. G.; PORTIS, A. R. JR. Light modulation of Rubisco in *Arabidopsis* requires a capacity for redox regulation of the larger Rubisco activase isoform. **Proceedings of the National Academy Sciences**. v. 99, n. 1, p. 3330–3334, 2002.

ZHANG, Q.; PENG, S.; LI, Y. Increase rate of light-induced stomatal conductance is related to stomatal size in the genus *Oryza*. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 19, p. 5259-5269, 2019.

ZHU, F. Chemical and biological properties of feijoa (*Acca sellowiana*). **Trends in Food Science & Technology**, v. 81, n. 1, p. 121–131, 2018.

ZYVCAK, M.; BRESTIC, M.; BALATOVA, Z.; DREVENAKOVA, P.; OLSOVSKA, K.; KALAJI, H. M.; YANG, X.; ALLAKHVERDIEV, S. I. Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. **Photosynth Research**, v. 117, n. 1-3, p.529-46, 2013.