

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**CLOROFILAS E ANTOCIANINAS NÃO COMPETEM  
POR LUZ SOB CONDIÇÃO DE SOMBRA**

**Ana Carolina Roque Cardoso**

**Bióloga, Especialista em Agroecologia do Cerrado**

**2020**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**CLOROFILAS E ANTOCIANINAS NÃO COMPETEM  
POR LUZ SOB CONDIÇÃO DE SOMBRA**

**Ana Carolina Roque Cardoso**

**Orientador: Dr. Rogério Falleiros Carvalho**

**Coorientador: Prof. Dr. Luciano Fresch**

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Campus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Agronomia (Produção Vegetal).

**2020**

C268c      Cardoso, Ana Carolina Roque  
Clorofilas e antocianinas não competem por luz sob condição de  
sombra / Ana Carolina Roque Cardoso. -- Jaboticabal, 2020  
41 f. : il., tabs., fotos

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),  
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal  
Orientador: Rogério Falleiros Carvalho  
Coorientador: Luciano Fresch

1. Plantas Efeito da sombra. 2. Absorção da luz. 3. Crescimento  
(Plantas). I. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal



**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: CLOROFILAS E ANTOCIANINAS NÃO COMPETEM POR LUZ SOB CONDIÇÃO DE SOMBRA

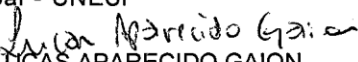
**AUTORA: ANA CAROLINA ROQUE CARDOSO**

**ORIENTADOR: ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO**

**COORIENTADOR: LUCIANO FRESCHI**

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em AGRONOMIA (PRODUÇÃO VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

  
Prof. Dr. ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO  
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal - UNESP

  
Prof. Dr. LUCAS APARECIDO GAION  
UNIMAR / Marília/SP

  
Profa. Dra. PRISCILA LUPINO GRATÃO  
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 14 de fevereiro de 2020

Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Câmpus de Jaboticabal

Via de Acesso Professor Donato Castellane, s/n, 14884900, Jaboticabal – São Paulo

[Http://www.fcav.unesp.br/#!/pos-graduacao/programas-pg/agronomia-producao-vegetal](http://www.fcav.unesp.br/#!/pos-graduacao/programas-pg/agronomia-producao-vegetal)CNPJ: 48.031.918/0012-87

## **DADOS CURRICULARES DO AUTOR**

Ana Carolina Roque Cardoso, natural de Franca/SP, possui graduação em Ciências Biológicas pela Universidade Federal do Triângulo Mineiro (UFTM), Câmpus Uberaba, em 2015. Durante a graduação, foi bolsista do Programa de Bolsas para Iniciação Científica no ano de 2012 a 2013 e bolsista do Programa Institucional de Bolsas de Iniciação à Docência (PIBID) no período de 2013 a 2015. Especialista em Agroecologia do Cerrado pela Universidade do Estado de Minas Gerais (UEMG), Câmpus Frutal, em 2016. Em agosto de 2017, ingressou no Mestrado em Agronomia (Produção Vegetal) pela Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Câmpus de Jaboticabal, onde desenvolve trabalho voltado para fisiologia vegetal, orientada pelo Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho.

***Vigia teus pensamentos, pois se tornam palavras.***

***Vigia tuas palavras, pois se tornam atos.***

***Vigia teus atos, pois se tornam hábitos.***

***Vigia teus hábitos, pois se tornam caráter.***

***Vigia teu caráter, pois se torna teu destino.***

**Autor desconhecido**

**Aos meus pais Geraldo e Luísa, por todo apoio, incentivos,  
ensinamentos e esforço.**

**Ao meu namorado Pedro pela paciência e parceria.**

**Aos meus familiares e amigos, pelo apoio.**

**Ofereço e dedico**

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus pai, por guiar meu caminho e pela força concedida para lutar por meus objetivos e desafios.

Ao meu orientador Prof.Dr. Rogério Falleiros Carvalho pela paciência e ensinamentos. A Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, bem como, ao programa de pós-graduação em Agronomia (Produção Vegetal) de cursar mestrado e pela estrutura disponibilizada para o desenvolvimento da pesquisa.

À CAPES pela concessão da bolsa de estudos durante o curso de mestrado.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Aos professores do programa de pós graduação em Agronomia (Produção Vegetal), pelo conhecimento e conversas.

À Soninha pelo auxílio na realização das análises e pela amizade que construímos ao longo desses anos, você é muito especial.

Aos amigos do Laboratório de Fisiologia Vegetal da Unesp: Clebson, Reginaldo, Victor, Mirela, Gilmar, Kevein, pelo apoio e ensinamentos.

Aos amigos do restaurante universitário: Danilo, Alaor, Diego pelas conversas e risadas.

Aos meus amigos do Centro Espírita Universal (CeU) pelo carinho e atenção, vou levar vocês sempre no meu coração.



## LISTA DE SIGLAS

(A)	Taxa Fotossintética Líquida
(CTNE)	Carboidratos Totais Não - Estruturais
(ERO)	Espécie Reativa de Oxigênio
(ETRmax)	Taxa Máxima de Transporte de Elétrons
( <i>fv/fm</i> )	Fluorescência
(gs)	Condutância Estomática
(PCL)	Ponto de Compensação de Luz
(PPFD)	Hipérbole Não Retangular
(Rd)	Respiração foliar
(g)	Gramas
(UV)	Ultravioleta

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Variação da resposta fotossintética de plantas de sol e sombra em razão da taxa de irradiância luminosa.....7
- Figura 2.** Corte transversal das folhas de *Solenostemon scutellarioides* evidenciando modificações anatômicas da folha de sol e de sombra.....8
- Figura 3.** Espectro de absorção luminosa dos principais pigmentos fotossintéticos...9
- Figura 4.** Modelo proposto de sinalização mediada por redox entre células ciânicas e aciânicas.....10
- Figura. 5.** Teores de clorofila *a* (a), clorofila *b* (b), carotenoides (c) e antocianinas (d). Barras representam a média  $\pm$  erro padrão. Sobre as barras, letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre as variedades de coleus, na mesma condição e letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa entre a mesma variedade de coleus em diferentes condições de luminosidade, calculadas por meio do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p \leq 0,05$ ).....18
- Figura. 6a.** Detalhe das folhas de coleus variegado e verde crescidas em condição de sombra e sol, evidenciando diferenças no crescimento e pigmentação. **b** Corte transversal de folha de coleus variegado em condição de sol, evidenciando pigmentação na epiderme superior.....19
- Figura. 7.** Análise da taxa fotossintética, das variedades estudadas em diferentes condições de luminosidades. Legenda: CVer: coleus verde; CVar: coleus variegado.....20
- Figura. 8.** Análise de taxa máxima de transporte de elétrons entre as variedades de coleu.....21
- Figura. 9.** Análise de fluorescência. Barras representam a média mais erro padrão  $\pm$ . Sobre as barras, letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre as variedades de coleus na mesma condição de luminosidade, e letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa, entre a mesma variedade de coleus, em diferentes condições de luminosidade, calculadas por meio do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p \leq 0,05$ ).....22

**Figura. 10.** Plantas de coleus variegado e verde que se desenvolveram em condição de sombra e sol, evidenciando diferenças no crescimento.....24

**Figura.11.** Massa seca (a), área foliar (b), carboidrato não estruturado (c) e concentração de amido (d). Barras representam a média  $\pm$  erro padrão. Sobre as barras, letras maiúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa entre as variedades de coleus, no mesmo ambiente, e letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa entre a mesma variedade de coleus em diferentes condições de luminosidade, calculadas por meio do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p \leq 0,05$ ).....24

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela</b>	<b>1.</b>	Parâmetros de fotossíntese das variedades de coleus.....	21
---------------	-----------	--	----

# SUMÁRIO

	<b>Página</b>
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	4
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	5
<b>4. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	11
<b>4.1. Material vegetal e condições de crescimento</b> .....	11
<b>4.2. Determinação de parâmetros vegetativos</b> .....	11
4.2.1. Teores de pigmentos.....	11
4.2.2. Área foliar .....	12
4.2.3. Teores de carboidratos totais não-estruturais .....	12
4.2.3.1. Extração alcoólica de açúcares (carboidratos solúveis).....	12
4.2.3.2. Extração do amido .....	13
4.2.3.3. Valores de concentração de carboidratos solúveis e amido ...	13
<b>4.3. Taxa fotossintética</b> .....	14
4.3.1. Medição de fluorescência de clorofila.....	14
<b>4.4. Anatomia foliar</b> .....	15
<b>4.5. Delineamento experimental e tratamento</b> .....	15
<b>4.6. Análise estatística</b> .....	15
<b>5. RESULTADOS</b> .....	15
<b>5.1. Pigmentos</b> .....	16
<b>5.2. Taxa fotossintética</b> .....	18
<b>5.3. Fluorescência</b> .....	20
<b>5.5. Crescimento de planta</b> .....	21
<b>6. DISCUSSÃO</b> .....	23
<b>8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	26



## **Clorofilas e antocianinas não competem por luz sob condição de sombra**

**RESUMO** - As plantas são responsáveis pela introdução de energia nos grandes ciclos biogeoquímicos do globo terrestre. Assim é importante a compreensão das respostas vegetais em relação às mudanças na intensidade da luz. Por isso, a hipótese do presente trabalho é que as clorofilas e antocianinas não competem por luz em condição limitante de luz. O objetivo deste trabalho foi verificar se as clorofilas e antocianinas não competem por luz, em condição de sombra. Para isso foram utilizadas como modelo de estudo duas variedades de *Solenostemon scutellarioides* (L.) Codd, popularmente conhecidas como coleus, as quais apresentavam folhas acumuladoras de antocianinas ou apenas clorofiladas. Estas, foram cultivadas em duas condições de luz (sombra e sol) durante o período de trinta dias. Para a condição de sombra, as variedades permaneceram sob vegetação arbórea com média de  $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de fluência luminosa, enquanto a média de fluência sob condição de sol foi de  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Quanto as análises realizadas, as antocianinas influenciaram os parâmetros (taxa fotossintética,  $\text{ETR}_{\text{max}}$ ,  $f_v/f_m$  e teores de pigmentos) porém, os resultados indicaram que o fator luz, foi decisivo para o maior crescimento das plantas crescidas na condição de sol, independentemente das variedades, com ou sem acúmulo de antocianinas. Em relação a competição por luz na condição de sombra, as antocianinas estabelecem um filtro que dificulta a passagem dos comprimentos de onda para as clorofilas, principalmente em condições limitantes, alterando tanto a quantidade, como a qualidade de luz incidente nos cloroplastos. Por isso, os menores valores nos parâmetros avaliados foram observados em condição de sombra para coleus variegado. Entretanto, as clorofilas e antocianinas apresentam picos de absorção diferentes, não competindo por luz.

**Palavras-chave:** antocianina - clorofila - competição - crescimento - sombra

## **Chlorophylls and anthocyanins not compete by light under shadow condition**

**ABSTRACT** - Plants are responsible for introducing energy into the great biogeochemical cycles of the globe. Thus, it is important to understand plant responses to changes in light intensity. Therefore, the hypothesis of the present work is that chlorophylls and anthocyanins do not compete for light in a light limiting condition. The objective of this work was to verify if chlorophylls and anthocyanins do not compete for light, in a shade condition. For this purpose, two varieties of *Solenostemon scutellarioides* (L.) Codd, popularly known as coleus, were used as study models, which presented anthocyanin accumulating leaves or just chlorophylls. These were grown in two light conditions (shade and sun) during the period of thirty days. For the shade condition, the varieties remained under tree vegetation with an average of  $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , while the average fluency under sunny conditions was  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As for the analyzes carried out, the anthocyanins influenced the parameters (photosynthetic rate,  $\text{ETR}_{\text{max}}$ ,  $f_v/f_m$  and pigment levels), however, the results indicated that the light factor was decisive for the greater growth of plants grown in the sun condition, regardless of varieties, with or without anthocyanin accumulation. In relation to competition for light in the shade condition, anthocyanins establish a filter that hinders the passage of wavelengths to chlorophylls, especially in limiting conditions, changing both the quantity and the quality of light incident on chloroplasts. Therefore, the lowest values in the evaluated parameters were observed in the shade condition for variegated coleus. However, chlorophylls and anthocyanins show different absorption peaks, not competing for light.

**Keywords:** anthocyanin - chlorophyll - competition - growth - shade



## 1. INTRODUÇÃO

A luz é um dos fatores ambientais mais importantes que modulam o crescimento e o desenvolvimento das plantas, sendo que 90 a 95% da matéria seca total das plantas pode ser biossintetizada por processos fotossintéticos (Tie et al. 2016). A qualidade da luz também é um aspecto fundamental que pode controlar processos fisiológicos e metabólicos das plantas, incluindo a fotossíntese, taxa de exportação de fotoassimilados, (Hogewoning et al. 2010; Lanoue et al. 2018), acumulação de carboidratos (Li et al. 2013; Li et al. 2017) e ritmo circadiano (Fankhauser e Staiger 2002; Oakenfull e Davis 2017). No entanto, o ambiente de luz está longe de ser estável, com densidades de fluxo de fótons variando ao longo do dia devido às mudanças no ângulo de incidência solar, mudanças na posição das folhas e cobertura de nuvens (Percy 1990).

Desse modo, as plantas empregam múltiplas estratégias fotoprotetoras, como modificações morfológicas, que incluem mudanças na orientação das folhas, síntese de antocianinas ou no acúmulo de estruturas reflexivas, como ceras e cutina/cutícula, (Gould et al. 2000; Shepherd e Griffiths 2006). Estas diferenças morfológicas afetam a densidade do tecido, o que pode alterar a penetração da luz através da folha (Esteban et al. 2008), bem como, as propriedades ópticas da folha (Baltzer e Thomas 2005). Assim, os tecidos fotossintéticos são caracterizados por superfícies coloridas uniformes, geralmente verdes, porém, em algumas espécies apresentam folhas com um padrão irregular de distribuição de cores (folhas variegadas), resultado de suas características genéticas e mutações acumuladas ao longo de seu processo evolutivo, por exemplo folhas variegadas são comuns entre plantas ornamentais como, *Solenostemon scutellarioides*, popularmente conhecida como coleus (Tsukaya et al. 2004).

A variegação das folhas de coleus é decorrente da biossíntese de metabólitos secundários, principalmente carotenoides (Grotewold 2006; Tanaka et al. 2008) e antocianinas, sendo esses os principais pigmentos responsáveis por refletir uma ampla gama de cores vermelhas e roxas observadas em suas folhagens (Lebowitz 1985). As folhas variegadas são bons exemplos de heterogeneidade metabólica (Bartley e Scolnik 1995) tornando possível comparar as respostas dos diferentes

tecidos à intensidade luminosa no mesmo órgão. De fato, diferentes pigmentos frequentemente ocorrem juntos e afetam as características fotossintéticas das respectivas porções foliares. Por exemplo, em um trabalho realizado com *Quintinia serrata* examinaram gradientes de luz absorvida em seções de tecido vermelho (com acúmulo de antocianinas) e verde (sem acúmulo de antocianinas). A partir da luz verde absorvida pelas folhas, 32% foram absorvidas pelo mesofilo esponjoso nas folhas verdes, enquanto, apenas 9% foram absorvidas pelo mesofilo esponjoso nas folhas vermelhas. Assim descobriram que, as antocianinas concentradas principalmente no mesofilo paliádico das folhas vermelhas restringiam a absorção da luz verde para o mesofilo esponjoso (Gould et al. 2002).

Zhang et al. (2010) observaram que, antocianinas presentes nas faces adaxiais de coleus com folhas variegadas permitiram proteção contra o dano fotoinibitório causado pela alta irradiância. Assim, a menor intercepção de luz por clorofilas em folhas que apresentam um grande acúmulo de antocianinas pode aumentar a fotoproteção, sugerindo um papel adaptativo, ao ambiente de alta irradiância porém pode diminuir as taxas fotossintéticas, uma desvantagem em ambientes de sombra (Zeiger et al. 1980).

Considerando a base científica apresentada, muitos questionamentos ainda podem ser levantados em relação a interação dos pigmentos, em diferentes condições de luminosidades. Portanto, este trabalho apresenta a hipótese que as clorofilas e antocianinas presentes nas folhas de coleus variegado não competem por luz, em condição de sombra.

## **2. REVISÃO DE LITERATURA**

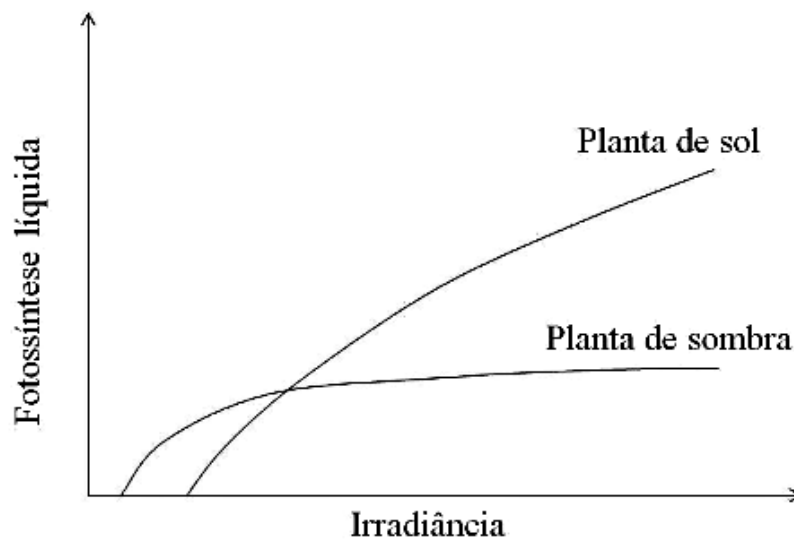
### **2.1 Relação entre pigmentos e fotossíntese**

Dentre os diversos fatores essenciais para o crescimento e desenvolvimento das plantas, a luz possui destaque principal, porém também é um fator altamente estressante, o que faz com que as plantas estejam em constante modificação, a fim

de adaptarem-se a direção, qualidade e quantidade da luz ofertada pelo meio (Franklin e Whitelam, 2005).

A luz corresponde a uma das muitas formas de manifestação de energia, ocorrendo sobre forma de um espectro eletromagnético variando desde ondas menos energéticas e longas como as ondas de rádio, até mesmo curtas e altamente energéticas como os raios gama. A fotossíntese trata-se de um processo natural de fixação energética da radiação solar em moléculas orgânicas, sendo um importante processo para manutenção da vida e de diversas relações ecológicas (Heyduk et al. 2019).

As plantas também possuem adaptações específicas, variando inter-especificamente a sua resposta às diversas condições de luz do ambiente, como mostra a (Figura 1).



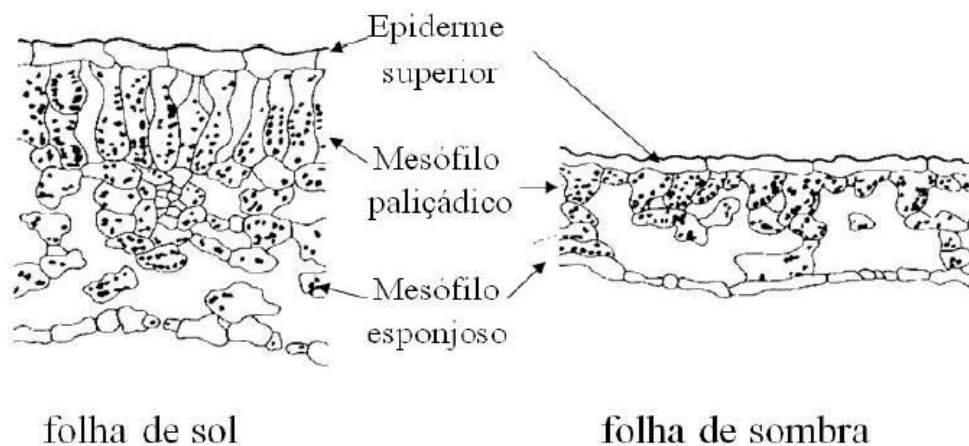
Fonte: RIDGE, 1991

**Figura 1.** Variação da resposta fotossintética de plantas de sombra e sol em razão da taxa de irradiância luminosa.

As plantas de sombra se desenvolvem em condições ideais sob baixa demanda de recursos luminosos. A baixa radiação faz com que o ponto de saturação luminosa

seja baixo em comparação às plantas de sol, que se desenvolvem preferencialmente em condições de altas taxas luminosas (Xu, 2019).

As adaptações foliares de plantas de sombra e sol se mostram evidentes na sua anatomia foliar comparada, como mostra a (Figura 2).



Fonte: RIDGE, 1991

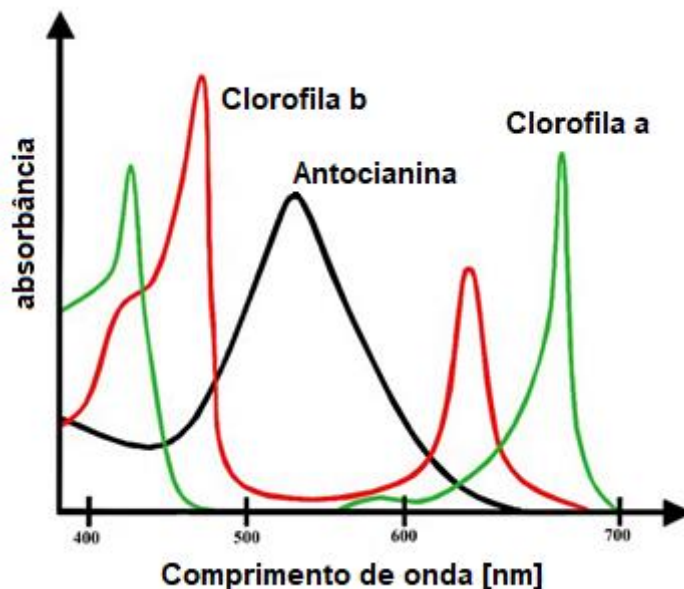
**Figura 2.** Corte transversal das folhas de *Impatiens parviflora* evidenciando modificações anatômicas da folha de sol e de sombra.

A maior evidência está no amplo mesófilo (paliádico e esponjoso) presentes nas folhas de sol. Pigmentos fotossintéticos e acessórios se concentram nessa região para maximizar a eficiência fotossintética. A exposição excessiva pode levar a um quadro de foto-inibição e de foto-oxidação.

No primeiro caso, o processo de inibição acarreta danos no centro de reação da fotossíntese, sendo reversível mas, no processo de foto-oxidação os danos são mais severos devido a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), e seu acúmulo durante condições ambientais adversas podem perturbar a homeostase celular e causar dano oxidativo a proteínas, DNA e peroxidação lipídica (Demidchik 2015, Martinez et al. 2016, Choudhury et al. 2017).

A clorofila é um pigmento que reflete o comprimento de onda verde e a quantidade e qualidade está diretamente relacionado com o potencial da atividade fotossintética (Zotarelli et al. 2003). A clorofila *a* apresenta absorção do comprimento

de luz 450 nm e 680 nm, a clorofila *b* de 475 nm e 675 nm, enquanto as antocianinas independentemente de sua estrutura química absorvem de 500-600 nm (Gould et al. 2018). Assim os pigmentos apresentam, diferentes picos de absorção, como mostra a (Figura 3).



Fonte: Arquivo pessoal, Carvalho, R.F.

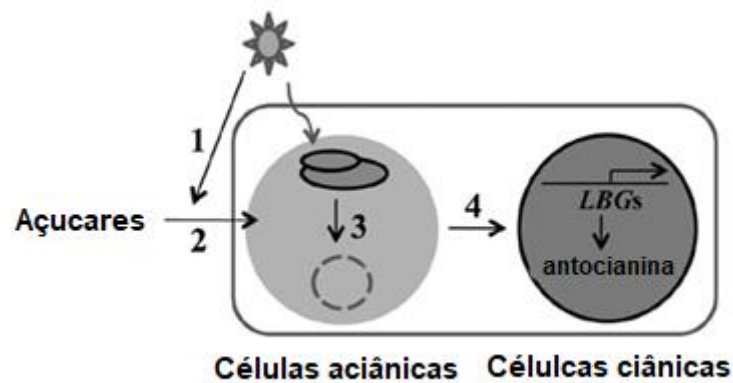
**Figura 3.** Espectro de absorção luminosa dos principais pigmentos fotossintéticos.

O ambiente é constantemente alterado por vários fatores, além do controle das plantas, assim processos de adaptação e respostas são necessárias, como uma forma de ajuste as mudanças e por exemplo, alteração da pigmentação das folhas, tendo como objetivo garantir a eficiência de seu aparato fotossintético, de acordo com os parâmetros do ambiente e desta forma realizar os processos vitais (Franklin e Whitelam 2005).

As antocianinas são comumente relacionadas ao ajuste da planta para situações de alta incidência luminosa. Esse pigmento confere tons de vermelho alaranjado a violeta azulado, a flores, folhas, frutos e sementes (Winkel-Shirley 2001). A síntese de antocianinas é uma resposta autônoma da célula, o que significa que, o acúmulo deste pigmento e conseqüente desenvolvimento da cor é controlado ao nível celular (Steyn et al. 2002; Kazan e Manners 2011). Assim, a luz é o principal

estimulante para a biossíntese deste pigmento, além desse fator, a temperatura, estado nutricional, água disponível, injúrias e patógenos também podem induzir sua produção (Steyn et al. 2002).

A biossíntese de antocianinas é modulada por um conjunto de fatores entre eles os hormônios (ácido abscísico, citocinina, giberelina e ácido jasmônico), a luz e alguns açúcares (maltose e sucrose) modulam a ação deste pigmento nos tecidos de modo positivo ou negativo, dependendo das condições ambientais. Sua avaliação permite quantificar níveis de estresse nas plantas, (Kazan e Manners 2011). Como mostra a (Figura 4), a modulação deste pigmento é uma intrincada rede de interações.



**Fonte:** Adaptado de Prasanta et al. (2011).

**Figura 4.** Modelo proposto de sinalização mediada por redox entre células ciânicas e aciânicas.

Na etapa 1 da figura 4, a sinalização luminosa induz a absorção extracelular de açúcares. (2) Os açúcares, principalmente a sucrose apoplástico nos cotilédones e nas folhas é detectado pelo transporte de elétrons fotossintético nas células do mesofilo e gera um sinal plastídico. (3) O sinal plastídico é transformado em um sinal no mesofilo foliar e, em seguida, (4) transmitido para células epidérmicas ou do sistema vascular, ativando o complexo regulador MBW (Myb-bHLH-WD40), o que diminui a expressão do gene MybL2 responsável pela síntese de moduladores de antocianina. Por sua vez, isso leva à regulação positiva específica de vários genes

ligados a biossíntese de antocianina tardia (LBGs), resultando no acúmulo de antocianinas (Prasanta et al. 2011).

Verifica-se que, a luz atua como modulador de diversos processos fisiológicos nas plantas. Na condição de sombra, temos outras necessidades de adaptação. O ambiente luminoso e de sombra ocorrem naturalmente, sendo que a luz é verificada como um recurso de disputa pelas plantas, tanto interespecífico quanto intraespecífico. O comprimento de onda fotossinteticamente ativo está compreendido entre 400-700 nm e ultra violeta (UV) compreendidos entre 280-400 nm, refletindo o comprimento de onda vermelho distante (700-800 nm) (Casal 2013). As diferenças nos comprimentos de onda são verificadas por diversos “sensores de luz”, entre eles destacam-se, os criptocromos, fitocromos, e, a proteína fotorreceptora de UV-B (UVR8) (Yang e Li 2017).

### **3. OBJETIVO**

O presente trabalho teve como objetivo geral verificar se as clorofilas e antocianinas não competem por luz, em condição de sombra. Assim foram utilizados dois genótipos, coleus variegado e coleus verde, cultivados em diferentes condições de luminosidades (sombra e sol).

## 4. MATERIAL E MÉTODOS

### 4.1. Material vegetal e condições de crescimento

Sementes de duas variedades de coleus (*Solenostemon scutellarioides*), coleus variegado e coleus verde foram semeadas em bandejas contendo mistura na proporção de 1:1 (v/v) de substrato comercial (BioPlant, Brasil), e vermiculita média. Vinte dias após a semeadura, as plântulas foram transferidas para vasos com capacidade de 20 L preenchidos com solo do tipo latossolo vermelho amarelo eutrófico, de acordo com a (Embrapa 2013). Dessa forma, ambas variedades foram crescidas durante 30 dias em condição de sombra ou sol.

Para a condição de sombra, as plantas permaneceram sob vegetação arbórea com média de  $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  de fluência luminosa, enquanto, a média de fluência sob condição de sol foi de  $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Todas as avaliações (crescimento e bioquímicas) foram realizadas após período de 30 dias.

### 4.2. Determinação de parâmetros vegetativos

#### 4.2.1. Teores de pigmentos

Para a quantificação de clorofilas e carotenoides, utilizou-se cerca de 0,025 a 0,030 g de massa fresca da quarta folha, adicionados a tubos tipo eppendorf protegido da luz, contendo 1,5 mL de acetona a 80%. As amostras ficaram condicionadas à 8 °C por 48 horas. Após este período, alíquotas de 0,5 mL foram tomadas, e as leituras foram realizadas em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de: 663 nm para análise da clorofila *a*; clorofila *b* em 647 nm e carotenoides (caroteno [c] + xantofilas [x]) em 470 nm. O teor total de clorofila (a+b) e de carotenoides foram estimados pelo método Lichtenthaler (Lichtenthaler 1987).

Os teores de antocianinas foram medidos utilizando-se cerca de 0,045 a 0,050 g de massa fresca de suas folhas. O material obtido foi colocado em tubos eppendorf (2 mL), com o acréscimo de 0,48 ml de metanol acidificado (1% de HCl, v/v).



Posteriormente, as amostras permaneceram sob agitação a 60 rpm por 48 horas no escuro a 4 °C. Após este período foram adicionados 0,36 mL de água destilada, e 0,96 mL de clorofórmio. As amostras foram levadas para centrifugação por 15 minutos a 5.000 g, e o sobrenadante contendo antocianinas foi coletado para leitura da absorbância a 535 nm (Peters et al. 1989). Para o cálculo da concentração de antocianina foi utilizada a fórmula proposta por Carvalho et al. (2010). Todos os processos de extração foram realizados em duplicata.

#### 4.2.2. Área foliar

A área foliar total foi avaliada usando sistema de análise de imagens (Delta-T Devices, Cambridge, UK). A massa de matéria seca tanto da parte aérea como das raízes foi obtida após secagem do material vegetal em estufa de ventilação forçada (60 °C) por 72 horas, e o acúmulo de biomassa foi quantificado usando uma balança analítica (AA-200, Denver Instrument Company).

#### 4.2.3. Teores de carboidratos totais não-estruturais

Os teores de carboidratos totais não-estruturais (CTNE) foram determinados nas folhas, pelo método da antrona, adaptados de Passos (1996), descrito a seguir:

##### 4.2.3.1. Extração alcoólica de açúcares (carboidratos solúveis)

Foram pesadas amostras de 0,25 g de material fresco, que posteriormente foram maceradas em nitrogênio líquido, e transferidas para tubo de centrífuga ao qual foi adicionado 10 mL de etanol 95%, e centrifugou-se a 4.000 g por 5 minutos. O sobrenadante foi retirado e guardado em um vidro devidamente identificado. Ao sedimento restante, foi adicionado 7,5 mL de etanol 80%, o qual foi colocado em água fervente até que o etanol iniciasse o processo de ebulição. O material foi novamente centrifugado 4.000 g por 5 minutos, o sobrenadante retirado, e adicionado ao sobrenadante anterior. Estes sobrenadantes foram colocados em uma proveta onde anotou-se o volume final (V1), do qual foi retirado uma alíquota de 0,25 mL com

pipetador automático, e colocou-se em tubos de ensaio. A este material adicionou-se 5 mL da solução de antrona (45 mL de ácido sulfúrico, 5 mL de água destilada e 0,1 g de antrona), e aqueceu-se em água fervente por 10 minutos. Os tubos foram resfriados em gelo, e então transferidos para temperatura de ambiente, para posterior determinação dos açúcares livres em espectrofotômetro, no comprimento de onda de 625 nm. O sedimento foi colocado em placas de Petri para a secagem, e determinação do amido.

#### 4.2.3.2. Extração do amido

Os sedimentos da extração com etanol, após a secagem, foram transferidos para tubos de ensaio, aos quais adicionou-se 5 mL de solução de NaOH 0,5 mol L<sup>-1</sup>, e centrifugou-se a 1.000 g por 15 minutos. O sobrenadante foi transferido para um recipiente, e seu volume (V2) foi anotado. Uma alíquota de 0,1 mL foi retirada deste sobrenadante e colocada em tubos de ensaio para adição da solução de antrona e posterior determinação do amido (AM) em espectrofotômetro, no comprimento de onda de 625 nm.

#### 4.2.3.3. Valores de concentração de carboidratos solúveis e amido

Os valores de absorvância obtidos no espectrofotômetro (y) foram substituídos na curva de calibração (obtida com várias concentrações de glicose), onde encontraram-se os valores de concentração de carboidratos solúveis (CHO) solúveis em 0,25 mL e 0,1 mL de alíquota para açúcares solúveis e amido, respectivamente, e 0,5 g de amostra.

$$x = \frac{(y - 0,0228)}{0,0065}$$

Onde: x é o valor da concentração de açúcares livres, e amido das amostras nos volumes das alíquotas utilizadas, e y são os valores de absorvância. Os valores encontrados na fórmula foram recalculados por regra de três para o volume final (V1

+ V2) obtido durante as extrações para se obter os resultados em microgramas de açúcares livres ou amido por 0,25 g de massa seca. Foram calculadas separadamente as concentrações de amido e açúcares livres. Por regra de três, os valores foram transformados para 1 g de massa seca, tendo como resultados, a concentração de CHO ou açúcares solúveis, e amido nas folhas ( $\text{mg g}^{-1}$  de MS). Os teores de CHO totais não-estruturais das folhas ( $\text{mg g}^{-1}$  de MS) foram determinados pela soma dos resultados encontrados para açúcares livres e amido nesta parte da planta.

### 4.3. Taxa fotossintética

Para as curvas de luz de troca gasosa, as folhas foram colocadas na câmara ampla LcProSD ( $6 \text{ cm}^2$ ), em  $\text{CO}_2$  ambiente e umidade relativa, porém controlando a temperatura ( $26 \pm 1,55 \text{ }^\circ\text{C}$ ). Foram utilizados 16 níveis de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD), na seguinte ordem: 1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 160, 120, 80, 40, 20, 10 e  $0 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . A taxa fotossintética líquida ( $A$ ) baseada na área e, a condutância estomática ( $g_s$ ) foram registradas e analisadas. Após a estabilização dessas medidas, em torno de 6 minutos, respiração foliar ( $R_d$ ) foi medida expondo as folhas por dez minutos sob irradiância de luz de  $0 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

Dados fotossintéticos baseados em área foram ajustados a um modelo que estimava a assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  ( $A$ ) como uma função do PPFD (hipérbole não retangular) segundo Thornley (1976). Com o ajuste não-linear, obtivemos valores para  $A_{\text{max}}$  - a taxa máxima baseada na área de  $A$  [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ] saturada de luz. O ponto de compensação de luz (PCL) foi calculado como o valor de PPFD onde  $A = 0$ , e o ponto de saturação de luz foi calculado como o valor de PPFD onde  $A = A_{\text{max}}$  (Prioul e Chartier 1977).

#### 4.3.1. Medição de fluorescência de clorofila

As curvas de fluorescência de luz foram realizadas utilizando o protocolo "*rapid light curves*" White e Critchley (1999), utilizando-se o equipamento MINI-PAM-II. As

medições foram realizadas em uma folha por indivíduo de forma intercalada em oito plantas de cada variedade e condição luminosa, entre as 08:00 e 12:00 da manhã.

As folhas foram aclimatadas por um período mínimo de 30 minutos antes da análise, utilizando-se cliques de alumínio. Foram utilizados 12 níveis de intensidade luminosa ( $0-1600 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), folhas aclimatadas a cada 30 segundos, após, foi fornecido um pulso de luz de saturação e os dados da taxa de transporte de elétrons (ETR) armazenado. Utilizando o ajuste automático da curva do software MINI-PAM II (WinControl 3.0) obtivemos os seguintes dados:  $f_v/f_m$  e ETRmax = taxa máxima de transporte de elétrons.

#### **4.4. Anatomia foliar**

Para verificar visualmente a disposição dos pigmentos sob a epiderme foliar, foram realizados cortes transversais a mão livre na 4 folha de coleus variegado.

#### **4.5. Delineamento experimental e tratamento**

O trabalho foi conduzido em delineamento de blocos casualizado e arranjo fatorial do tipo 2x2, sendo coleus variegado e verde, além de duas condições de luminosidade (sombra e sol), com cinco repetições por tratamento.

#### **4.6. Análise estatística**

Os resultados foram submetidos a análise de variância e teste F, quando significativo as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade, utilizando o programa estatístico AgroEstat (Barbosa e Maldonado-Júnior 2015).

## **5. RESULTADOS**

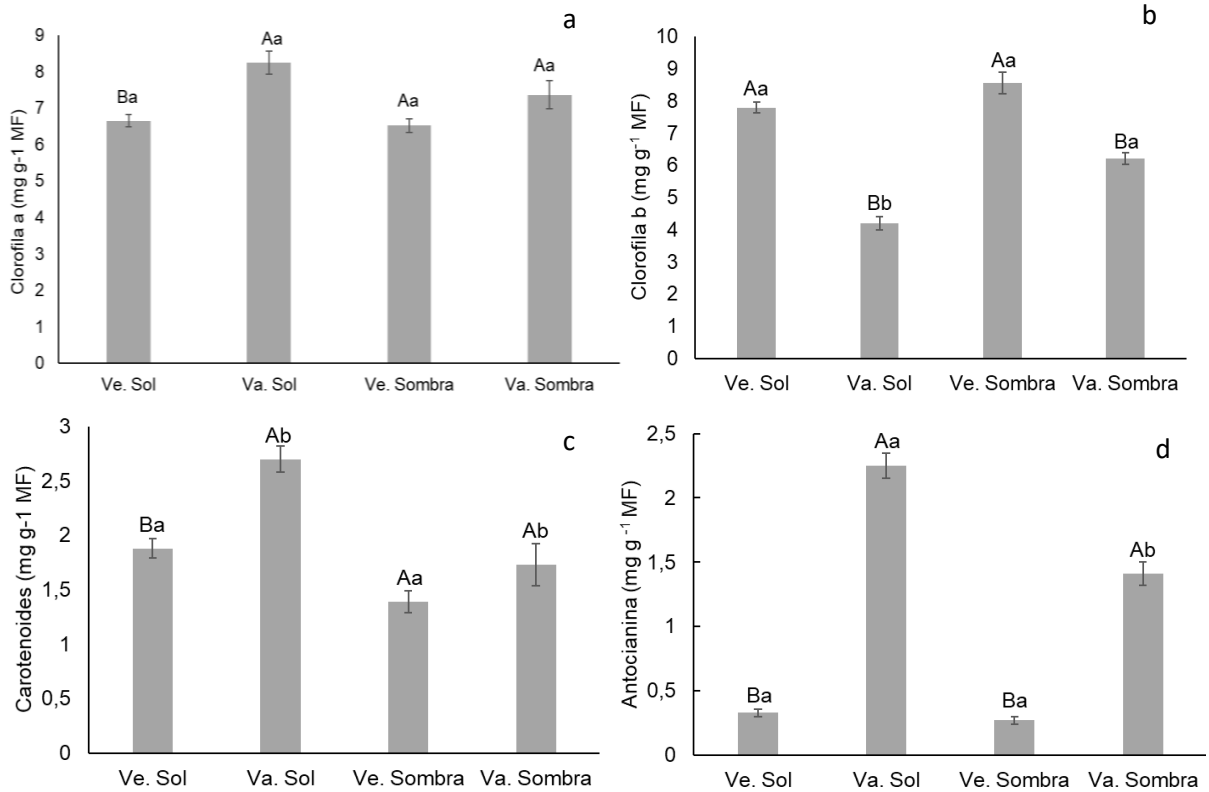
## 5.1. Pigmentos

Quando observamos as duas variedades de coleus, verde e variegado, coleus variegado apresentou maior teor de clorofila *a* na condição de sol, quando comparado com coleus verde. Porém, quando comparamos as mesmas variedades de coleus na condição de sombra e sol, não houve diferença no teor desse pigmento (Figura 5a). Assim para clorofila *b*, coleus variegado apresentou menor teor desse pigmento, quando comparado com coleus verde, em condição de sol. Ao compararmos a mesma variedade em ambas condições de luminosidades observamos que essas condições não afetaram o teor de clorofila *b* de coleus verde, no entanto, em coleus variegado apresentou maior teor de clorofila *b* em condição sombra (Figura 5b).

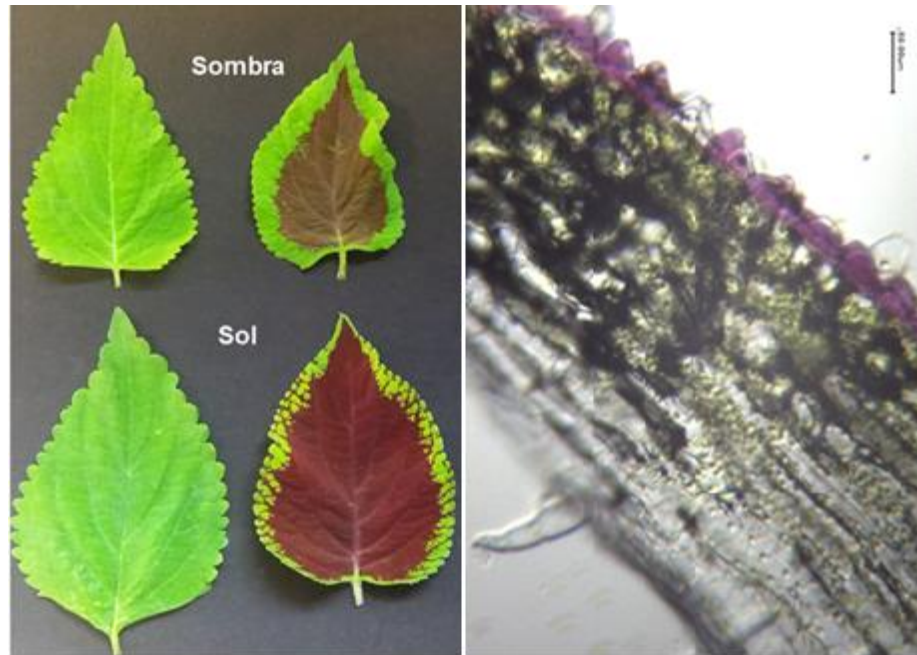
Para carotenoides, em ambas condições de luminosidades, coleus variegado apresentou os maiores teores quando comparado com coleus verde. Quando observamos a variedade verde na condição de sol e sombra, não há diferença no teor de carotenoides, já para variedade de coleus variegado reduziu significativamente o teor de carotenoides em condição de sombra (Figura 5c).

Em ambas condições de luminosidades, coleus variegado apresentou maior teor de antocianinas. No entanto, quando comparamos a mesma variedade entre as duas condições, coleus variegado reduziu o teor de antocianina na condição de sombra, enquanto a variedade verde não diferiu em ambas as condições (Figura 5d). A redução do teor de antocianinas na condição de sombra, é visível na tonalidade da pigmentação de suas folhas quando comparada com a condição de sol (Figura 6a).

Para coleus variegado na condição de sol, podemos verificar na análise anatômica (Figura 6b), o acúmulo de antocianinas na epiderme superior.



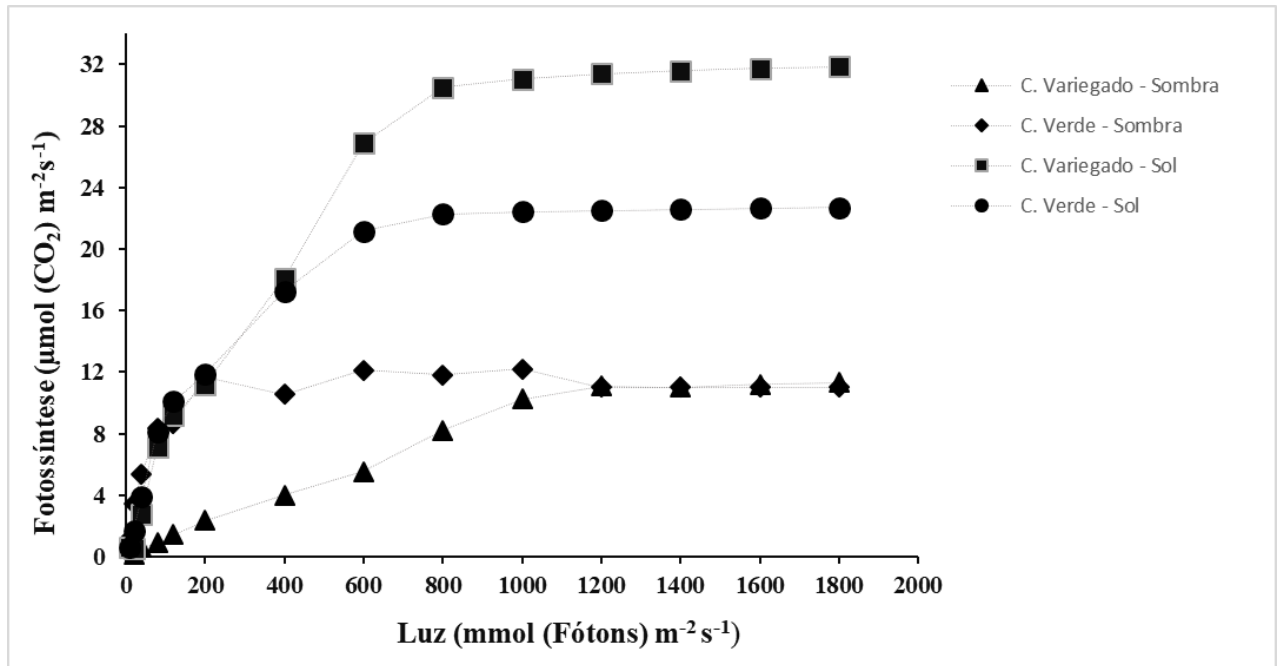
**Figura. 5.** Teores de clorofila *a* (a), clorofila *b* (b), carotenoides (c) e antocianinas (d). Barras representam a média  $\pm$  erro padrão. Sobre as barras, letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre as variedades de coleus, na mesma condição e letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa entre a mesma variedade de coleus em diferentes condições de luminosidade, calculadas por meio do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p \leq 0,05$ ).



**Figura. 6a.** Detalhe das folhas adaxiais de coleus variegado e verde crescidas em condição de sol e sombra, evidenciando diferenças no crescimento e pigmentação. **b** Corte transversal de folha de coleus variegado em condição de sol, evidenciando pigmentação na epiderme superior. Foto de Carvalho, R.F.

## 5.2. Taxa fotossintética

Na condição de sol, verifica-se em coleus variegado, maior capacidade fotossintética, ou seja, maior assimilação de carbono quando em saturação de luz quando comparado com a mesma variedade (Figura 7). Na condição de sombra, observa-se que, as variedades apresentaram uma resposta semelhante quanto a capacidade fotossintética, bastante baixas quando comparado com as plantas na condição de sol. O custo de respiração foliar das variedades também é bem alto, ou seja, as variedades têm um grande gasto de energia quando na ausência de luz e para coleus variegado saturar a fotossíntese precisa de 72% mais luz em relação ao coleus verde (Tabela 1).



**Figura. 7.** Análise da taxa fotossintética, das variedades estudadas em diferentes condições de luminosidades.

**Tabela 1.** Parâmetros de fotossíntese das variedades de coleus.

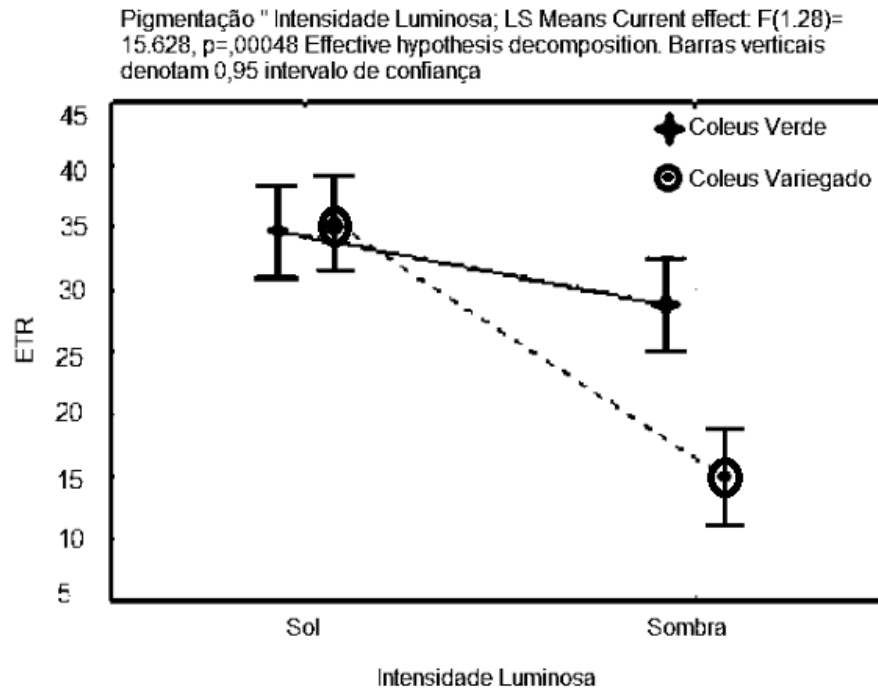
		Parâmetros			
		Fotossíntese máxima	Ponto de compensação	Ponto de Saturação	Respiração foliar
Sol	coleus verde	23,13	3,95	179	-0,56
	coleus variegado	32,29	1,79	309	-1,78
	coleus verde	$A(\mu\text{mol Co}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1})$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$R(\mu\text{mol Co}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$
	coleus variegado	$A(\mu\text{mol Co}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1})$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$R(\mu\text{mol Co}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1})$
Sombra	coleus verde	11,11	6	186	-2,39
	coleus variegado	11	38	992	-2,14
	coleus verde	$A(\mu\text{mol Co}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1})$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$R(\mu\text{mol Co}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$
	coleus variegado	$A(\mu\text{mol Co}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1})$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$	$R(\mu\text{mol Co}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$

## 5.2 Taxa máxima de transporte de elétrons (ETRmax)

A variedade coleus variegado apresentou uma mudança brusca em função das condições de luminosidade, sendo que, na condição de sombra apresentou menor taxa, o mesmo ocorreu para a variedade coleus verde. Porém, quando comparado ambas variedades na mesma condição de sombra coleus variegado apresentou



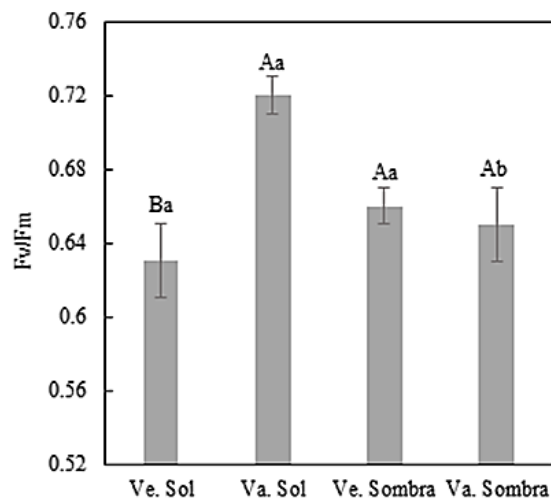
menor taxa, enquanto na condição de sol, ambas variedades apresentaram mesma taxa de transporte de elétrons (Figura 8).



**Figura.8.** Análise de taxa máxima de transporte de elétrons entre as variedades de couve.

### 5.3 Fluorescência

Quanto aos parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, os valores variaram entre 0,64 e 0,72 elétrons quantum<sup>-1</sup>, entre as variedades. Na condição de sol, couve verde apresentou menor valor na relação *fv/fm*, enquanto couve variiegada na mesma condição de luminosidade apresentou maior valor. O *fv/fm* não difere para couve verde, independente da condição (Figura 9).



**Figura.9.** Análise de fluorescência. Barras representam a média mais erro padrão  $\pm$ . Sobre as barras, letras maiúsculas diferentes indicam diferença significativa entre as variedades de coleus na mesma condição de luminosidade e letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa, entre a mesma variedade de coleus, em diferentes condições de luminosidade, calculadas por meio do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p \leq 0,05$ ).

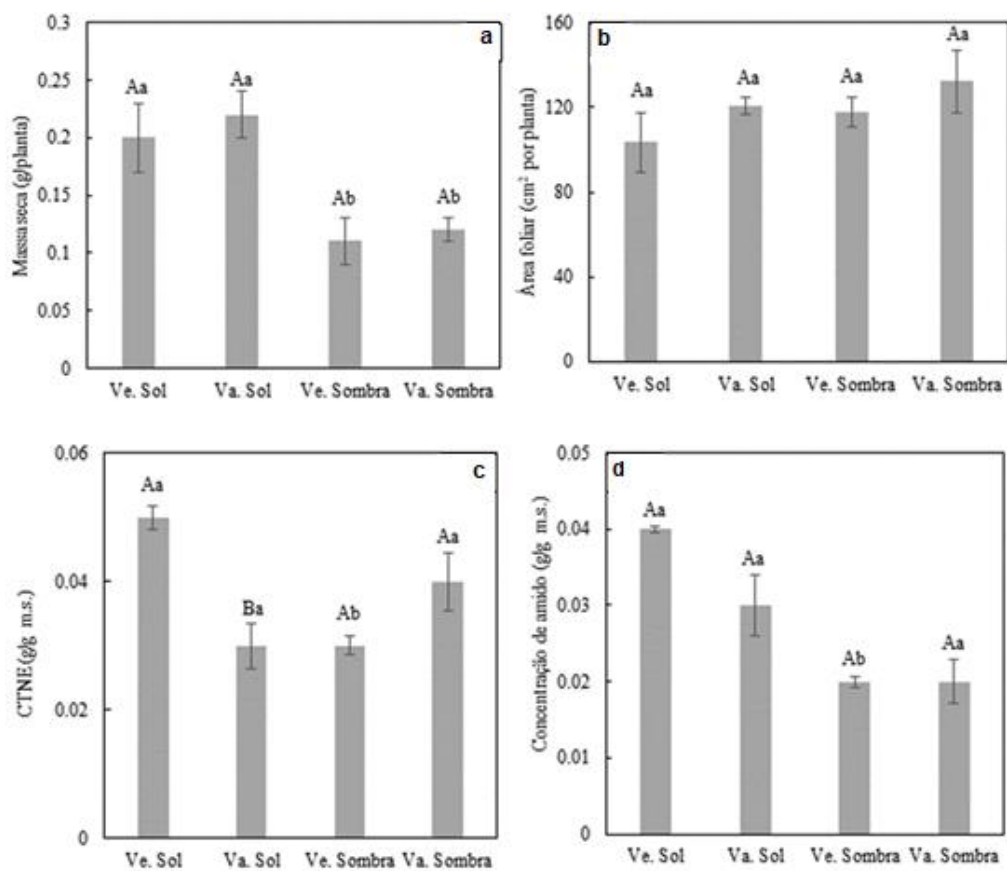
## 5.5 Crescimento de planta

Observamos que, a condição de sombra reduziu a massa seca de ambas as variedades de coleus quando comparamos com a condição de sol (Figura 10 e 11a), porém a área foliar de ambas as variedades de coleus não sofreram interferência das diferentes condições de luz (Figura 11b). A variedade coleus verde apresentou maior acúmulo de açúcares solúveis na condição de sol quando comparada com coleus variegado (Figura 11c). No entanto, em a condição de sombra ocorreu o inverso, onde coleus variegado apresentou os maiores valores para essa variável (Figura 11c).

A concentração de amido não foi alterada quando comparamos as variedades de coleus na condição de sol, assim como, na condição de sombra (Figura 11d). Porém, quando comparamos a mesma variedade de coleus nas duas condições de luz, coleus verde reduziu a concentração de amido na condição de sombra (Figura 11d).



**Figura. 10.** Plantas de coleus variegado e verde que se desenvolveram em condição de sombra e sol, evidenciando diferenças no crescimento.



**Figura. 11.** Massa seca (a), área foliar (b), carboidrato não estruturado (c) e concentração de amido (d). Barras representam a média  $\pm$  erro padrão. Sobre as barras, letras maiúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa entre as variedades de coleus, na mesma condição e letras minúsculas diferentes sobre as barras indicam diferença significativa entre a mesma variedade de coleus em diferentes condições de luminosidade, calculadas por meio do teste de Tukey ao nível de 5% de probabilidade ( $p \leq 0,05$ ).

## 6. DISCUSSÃO

Visto a oposição nos picos de absorção e reflexão luminosa das clorofilas e antocianinas, o presente estudo teve como hipótese de que esses pigmentos não competem por luz na condição de sombra. Para tanto, em condições de sombra e sol foi avaliado o crescimento de duas variedades de coleus, as quais apresentavam folhas acumuladoras de antocianinas ou apenas clorofiladas.

Os teores de pigmentos presentes em suas folhas estão relacionados com a luminosidade a qual a planta é exposta (Almeida et al. 2004). O acúmulo de antocianinas na epiderme da folha de coleus variegado (Figura 6b), corresponde à superfície que recebe a maior incidência solar, evidenciando seu papel fotoprotetor (Hughes et al. 2014). Além disso, experimentos tem demonstrado que genes codificadores de enzimas da síntese de antocianinas são induzidos pela luz (Albert et al. 2014; Zoratti et al., 2014).

Por isso, quando cultivado em condição de sombra, coleus variegado, apresentou os menores teores de antocianinas, quando comparado à condição de sol (Figura 5d). Assim é visível a alteração da pigmentação das folhas de coleus variegado e coleus verde em diferentes condições de luminosidade (Figura 6a).

Devido aos aspectos fotoprotetores das antocianinas, em coleus variegado crescidas no sol, apresentaram maiores teores de clorofila a quando comparados aos teores de coleus verde (Figura 5a). Isso pode ser explicado pelo fato de que, na exposição de altas intensidades luminosas, as clorofilas podem ser degradadas por meio do processo de fotooxidação, diminuindo a concentração desses pigmentos

(Landi et al., 2015). Nesse sentido, nenhuma diferença foi observada nos teores de clorofilas *a* entre as variedades de coleus crescidas na condição de sombra.

O meio ambiente influenciou a taxa de teores de clorofilas *b* de coleus variegado, pois na condição limitante de luz apresentou maior teor desse pigmento, sabe-se que esse tipo de clorofila exerce a função antena, para melhor absorver a luz escassa do ambiente, porém para coleus verde não diferiu nos teores em ambas as condições de luz (Figura 5b).

Dessa maneira, as variedades na condição de sol apresentaram altos teores de carotenoides, evidenciado seu papel fotoprotetor do aparato fotossintético, juntamente com as antocianinas em folhas variegadas. Por outro lado, nenhuma diferença foi encontrada entre as variedades de coleus crescidas na condição de sombra (Figura 5c).

Desse modo, a biossíntese de antocianinas em coleus variegado em condições limitante de luz, influencia a energia absorvida para o aparelho fotossintético pois a presença de antocianinas nas primeiras fileiras da epiderme foliar, mesmo em baixos teores (Figura 5d), estabelece um filtro que dificulta a passagem dos comprimentos de onda para as clorofilas (Gould et al. 2002; Manetas et al. 2002; Hatier et al. 2013). Dessa maneira, coleus variegado apresentou as menores taxas de transporte de elétrons (ETR) (Figura 8).

Além disso, observa-se que tanto coleus variegado quanto coleus verde, na condição de sol, apresentaram maiores rendimentos quânticos, quando comparado ao coleus variegado na condição de sombra o que pode ser inferido que mesmo coleus variegado apresentando alto teor de antocianinas (Figura 5d) não influenciou negativamente o balanço de excitação do fotossistema, devido as variedades estarem presentes em um ambiente sem restrição de luz.

No entanto, mesmo estando em um ambiente sem restrição de luz, a relação  $fv/fm$  em coleus verde apresentou decréscimo ( $0,64$  elétrons quantum<sup>-1</sup>), assim plantas com valores de  $fv/fm$  inferiores a  $0,75$  elétrons quantum<sup>-1</sup> indicaram situação de estresse e redução do potencial fotossintético (Reis e Campostrini 2008; Santos et al. 2010; Suassuna et al. 2010). Entretanto, coleus variegado na condição de sol apresentou valor de ( $0,72$  elétrons quantum<sup>-1</sup>) próximo a condição ótima, indicando eficiência do FSII. O  $fv/fm$  não diferiu para coleus verde, independente da condição, o

mesmo não ocorreu para *coleus variegado* que apresentou diferença em relação ao ambiente (Figura 9).

Esses resultados podem ser explicados pelo papel fotoprotetor das antocianinas, visto que esses pigmentos resultaram em menor fotoinativação do fotossistema II (PSII) durante o estresse de alta luz (Neilsen e Simonsen 2011; Hughes et al. 2012; Hatier et al. 2013). Assim, pode-se correlacionar neste estudo o acúmulo de antocianinas nos tecidos vegetativos com o menor potencial de estresse por radiação luminosa.

Dessa forma, em relação à taxa fotossintética, o acúmulo de antocianinas em *coleus variegado* na condição limitante de luz resultou em menor assimilação de carbono quando comparado com *coleus verde*. Porém, para condição de sol, as respostas das variedades foram ao contrário, em função de maior disponibilidade de radiação (Figura 7).

Quanto ao crescimento, as variedades crescidas na condição de sombra apresentaram menor acúmulo de biomassa, enquanto variedades crescidas na condição de sol apresentaram maior acúmulo (Figura 11a). De fato a qualidade, quantidade e direção da luz são fatores limitantes para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Li et al. 2017). Contudo, é possível observar que, independentemente das variedades com ou sem acúmulo de antocianinas, crescidas na mesma condição de luminosidade, não apresentaram diferença no crescimento, assim as antocianinas não alteraram o acúmulo de carbono das plantas estudadas (Figura 10).

Entretanto, a variável área foliar não apresentou alterações pelas condições luminosas que as variedades estavam sujeitas (Figura 11b).

Em relação ao acúmulo de carboidratos totais não estruturais (amido, pectina e açúcares) na condição de sol, *coleus verde* apresentou maior concentração quando comparado ao *coleus variegado* (Figura 11c), porém isso não influenciou na fixação de carbono, pois ambas variedades não diferiram entre si (Figura 11a).

Enquanto para concentração de amido as variedades na condição de sol, apresentaram maior acúmulo pois, essas moléculas são prontamente disponíveis para o seu crescimento (Figura 11d) e assim as variedades apresentaram maior biomassa (Figura 11a) (De Visser 1993; Chesson e Monro 1982).

## 7. CONCLUSÕES

Os resultados do estudo revelaram claramente a confirmação da hipótese do trabalho que, as clorofilas e antocianinas não competem por luz sob condição de sombra, pois não absorvem na mesma faixa de comprimento de onda, independente da condição luminosa. Entretanto, as antocianinas estabelecem um filtro que impede a passagem de luz para o aparato fotossintético, influenciando em vários parâmetros analisados, porém a presença das antocianinas nas variedades de coleus não foi fator limitante. Enquanto, o fator luz foi decisivo para o maior acúmulo de biomassa das variedades na condição de sol independentemente com ou sem acúmulo de antocianinas.

## 8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Almeida LP, Alvarenga AA, Castro EM, Zanela SM, Vieira CV (2004) Crescimento inicial de *Cryptocaria aschersoniana* Mez. Submetida a níveis de radiação solar. **Ciência Rural** 34(1):83-88.

Albert NW, Davies KM, Lewis DH, Zhang H, Montefiori M, Brendolise C, Boase MR, Ngo H, Jameson PE, Schwinn KE (2014) A conserved network of transcriptional activators and repressors regulates anthocyanin pigmentation in Eudicots. **The Plant Cell** 26:962–980.

Barbosa JC, Maldonado-Júnior W (2015) AgroEstat - Sistema para Análises Estatísticas de Ensaios Agronômicos. Versão 1.1.0.711. Jaboticabal: Unesp

Bartley GE, Scolnik PA (1995) Plant carotenoids: pigments for photoprotection, visual attraction, and human health. **Plant Cell** 7:1027-1038.

Baltzer JL, Thomas SC (2005) Leaf optical responses to light and soil nutrient availability in temperate deciduous trees. **American Journal of Botany** 92:214-223.

Carvalho RF, Quecini V, Peres LEP (2010) Hormonal modulation of photomorphogenesis-controlled anthocyanin accumulation in tomato (*Solanum lycopersicum* L. cv Micro Tom) hypocotyls: Physiological and genetic studies. **Plant Science** 178:258-264.

Casal JJ (2013) Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade. **Annual Review in Plant Biology** 64:403-427.

Chesson A, Monro J.A (1982) Legume pectic substances and their degradation in ovine rumen. **Journal of Science and Food Agriculture** 33:852-859.

Choudhury FK, Rivero RM, Blumwald E, Mittler R (2017) Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **Plant Journal** 90:856-867.

De-Visser H (1993) Characterization of carbohydrates in concentrates for dairy cows. In: Garnsworthy, P.C.; Cole, DJA. (Eds). **Recent Advances in Animal Nutrition** (1993). Loughborough: Nottingham University Press p.19-38.

EMBRAPA (2013) Centro Nacional de Pesquisa dos Solos. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. Rio de Janeiro: EMBRAPA/CNPq, p. 353.

Demidchik V (2015) Mechanisms of oxidative stress in plants: from classical chemistry to cell biology. **Environmental and Experimental Botany** 109:212-228.

Esteban R, Fernandez-Marin B, Becerril JM, Garcia-Plazaola JI (2008) Photoprotective implications of leaf variegation in *Erytronium dens-canis* L. and *Pulmonaria officinalis* L. **Journal of Plant Physiology** 165:1255-1263.

Fankhauser C, Staiger D (2002) Photoreceptors in *Arabidopsis thaliana*: light perception, signal transduction and entrainment of endogenous clock. **Planta** 216:1-16.

Franklin KA, Whitelam GC (2005) Phytochromes and shade-avoidance responses in plants. **Annals of Botany** 96:169-175.

Gould KS, Markham RH, Smith, JJ (2000) Functional role of anthocyanins in the leaves of *Quintinia serrata* A. Cunn. **Journal of Experimental Botany** 51:1107-1115.



Gould KS, Vogelmann TC, Han T, Clearwater MJ (2002) Profiles of photosynthesis within red and green leaves of *Quintinia serrata* A.Cunn. **Plant Physiology** 116:127-133.

Gould KS, Jay-Allemand C, Logan BA, Baissac Y, Bidel LPR (2018) When are foliar anthocyanins useful to plants? Re-evaluation of the photoprotection hypothesis using *Arabidopsis thaliana* mutants that differ in anthocyanin accumulation. **Environmental and Experimental Botany** 154:11-22.

Grotewold E (2006) The genetics and biochemistry of floral pigments. **Annual Review of Plant Biology** 57:761-780.

Hatier J-HB, Clearwater MJ, Gould KS (2013) The functional significance of black-pigmented leaves: photosynthesis, photoprotection, and productivity in *Ophiopogon planiscapus* 'nigrescens'. *PLoS One* 8: e67850

Hogewoning SW, Trouwborst G, Maljaars H, Poorter H, Van Ieperen W, Harbinson J (2010) Blue light dose-responses of leaf photosynthesis, morphology, and chemical composition of *Cucumis sativus* grown under different combinations of red and blue light. **Journal of Experimental Botany** 61:3107-3117.

Hughes NM, Carpenter KL, Keidel TS, Miller CN, Waters MN, Smith WK (2014) Photosynthetic costs and benefits of abaxial versus adaxial anthocyanins in *Colocasia esculenta* 'Mojito'. **Planta** 240:971-981.

Heyduk K, Moreno-Villena JJ, Gilman IS, Christin P-A, Edwards EJ (2019) The genetics of convergent evolution insights from plant photosynthesis. **Nature Reviews Genetics** 20:485-493.

Kazan K, Manners JM (2011) The interplay between light and jasmonate signalling during defense and development. **Journal of Experimental Botany** 62:4087-4100.

Landi M, Tattini M, Gould KS (2015) Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. **Environmental and Experimental Botany** 119:4-17.

Lanoue J, Leonardos ED, Grodzinski B (2018) Effects of light quality and intensity on diurnal patterns and rates of photo-assimilate translocation and transpiration in tomato leaves. **Frontiers in Plant Science** 9:756.

Lebowitz RJ (1985) The genetics and breeding of coleus. **Plant Breeding Reviews** 3:343-360.

Li H, Tang C, Xu Z (2013) The effects of different light qualities on rapeseed (*Brassica napus* L.) plantlet growth and morphogenesis in vitro. **Scientia Horticulturae** 150:117-124.

Li Y, Xin G, Wei M, Shi Q, Yang F, Wang X (2017) Carbohydrate accumulation and sucrose metabolism responses in tomato seedling leaves when subjected to different light qualities. **Scientia Horticulturae** 225:490-497.

Lichtenthaler HK (1987) Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods in Enzymology** 148:350-382.

Martinez V, Mestre TC, Rubio F, Girones-Vilaplana A, Moreno DA, Mittler R, Rivero, RM (2016) Accumulation of flavonols over hydroxycinnamic acids favors oxidative damage protection under abiotic stress. **Frontiers in Plant Science** 7:1-17.

Manetas Y (2006) Why some leaves are anthocyanic and why most anthocyanic leaves are red. **Flora** 201:163-177.

Neilsen SL, Simonsen A-M (2011) Photosynthesis and photoinhibition in two differently coloured varieties of *oxalis triangularis* - the effect of anthocyanin content. **Photosynthetica** 49:346–352.

Oakenfull RJ, Davis SJ (2017) Shining a light on the *Arabidopsis* circadian clock. **Plant, Cell & Environment** 40:2571-2585.

Passos LP (1996) Métodos analíticos e laboratoriais em fisiologia vegetal. Coronel Pacheco: Embrapa-CNPGL p. 223.

Prasanta KD, Bang G, Sang-Bong C, Sang-Dong, Y, Youn-II, P (2011) Photosynthesis-dependent anthocyanin pigmentation in *Arabidopsis*. **Plant Signaling & Behavior** 6:23-25.

Pearcy RW (1990) Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 41:421-453.

Peters JL, Van-Tuinen A, Adamse P, Kendrick RE, Koornneef M (1989) High pigment mutants of tomato exhibit high sensitivity for phytochrome action. **Journal of Plant Physiology** 134:661-666.

Prioul JL, Chartier P (1977) Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO<sub>2</sub> fixation: a critical analysis of the methods used. **Annals of Botany** 41:789-800.

Reis FO, Campostrini E (2008) Trocas gasosas e eficiência fotoquímica potencial em mamoeiro do grupo 'formosa' cultivado em condição de campo. **Bragantia** 67:815-822.

Ridge I (1991) *Plant Physiology: Form and Function*, Hodder & Stoughton: The Open University p. 304.

Santos CM, Gonçalves ER, Endres L, Gomes TCA, Jadoski CJ, Nascimento LA, Santos ED (2010) Atividade fotossintética em alface (*Lactuca sativa* L.) submetidas a diferentes compostagens de resíduos agroindustriais. **Pesquisa Aplicada & Agrotecnologia** 3:95-102.

T Shepherd, W Griffiths (2006) The effect of stress on plant cuticular waxes. **New Phytologist** 171:469-499.

Steyn WJ, Wand SJE, Holcroft DM, Jacobs G (2002) Anthocyanins in vegetative tissues: a proposed unified function in photoprotection. **New Phytologist** 155:349-361.

Suassuna JF, Melo AS de, Sousa MSS, Costa, FS, Fernandes PD, Pereira VM, Brito MEB (2010) Desenvolvimento e eficiência fotoquímica em mudas de híbrido de maracujazeiro sob lâminas de água. **Bioscience Journal** 26:566-571.

Tanaka Y, Sasaki N, Ohmiya A (2008) Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. **The Plant Journal** 54:733-749.

Tie X, Huang R, Dai W, Cao J, Long X, Su X, Zhao S, Wang Q, Li G (2016) Effect of heavy haze and aerosol pollution on rice and wheat production in China. **Scientific Reports** 6:29612.

THORNLEY JHM. **Mathematical Models in Plant Physiology**. Academic Press, London, New York, 1976.

Tsukaya V, Okada H, Mohamed M (2004) A novel feature of structural variegation in leaves of the tropical plant *Schismatoglottis calyptrate*. **Journal of Plant Research** 117:477-480.

White AJ, Critchley C (1999) Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. **Photosynthesis Research** 59:63-72.

Xu Y (2019) Nature and source of light for plant factory. In: ANPO, M.; FUKUDA, H.; WADA, T. (eds). **Adapting to Environmental Disruption and Clues to Agricultural Innovation**. Elsevier, p. 434.

Winkel-Shirley B (2001) Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology. **Plant Physiology** 126:485-493.

Yang C, Li L (2017) Hormonal Regulation in Shade Avoidance. **Frontiers in Plant Science** 8:1527.

Zhang KM, Yu HJ, Shi K, Zhou YH, Yu JQ, Xia XJ (2010) Photoprotective roles of anthocyanins in *Begonia semperflorens*. **Plant Science** 179:202-208.

Zeiger E, Armond P, Melis A (1980) Fluorescence properties of guard cell chloroplasts. **Plant Physiology** 67:17-20.

Zoratti L, Karppinen K, Luengo-Escobar A, Häggman H, Jaakola L (2014) Light-controlled flavonoid biosynthesis in fruits. **Frontiers in Plant Science** 5:534.

Zotarelli L, Cardoso EG, Piccini JL, Urquiaga S, Boddey RM, Torres E, Alves BJR (2003) Calibração do medidor da clorofila Minolta SPAD-502 para avaliação do conteúdo de nitrogênio do milho. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 38:1117-1122.