

**RADIAÇÃO ULTRAVIOLETA ATENUADA NA VIDEIRA: ONTOGENIA FOLIAR,  
MORFOLOGIA, PROPRIEDADES ESPECTRAIS DE REFLECTÂNCIA E  
FOTOSSÍNTESE POTENCIAL**

**LETÍCIA KAREN OLIVEIRA CARVALHO**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DO NORTE FLUMINENSE DARCY RIBEIRO**

**CAMPOS DOS GOYTACAZES –RJ  
AGOSTO – 2023**

**RADIAÇÃO ULTRAVIOLETA ATENUADA NA VIDEIRA: ONTOGENIA FOLIAR,  
MORFOLOGIA, PROPRIEDADES ESPECTRAIS DE REFLECTÂNCIA E  
FOTOSSÍNTESE POTENCIAL**

**LETÍCIA KAREN OLIVEIRA CARVALHO**

“Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal”

Orientador: Prof. Dr. Ricardo Enrique Bressan-Smith

**CAMPOS DOS GOYTACAZES - RJ  
AGOSTO - 2023**

## FICHA CATALOGRÁFICA

UENF - Bibliotecas

Elaborada com os dados fornecidos pela autora.

C331

Carvalho, Letícia Karen Oliveira.

RADIAÇÃO ULTRAVIOLETA ATENUADA NA VIDEIRA : ONTOGENIA FOLIAR,  
MORFOLOGIA, PROPRIEDADES ESPECTRAIS DE REFLETÂNCIA E FOTOSSÍNTESE  
POTENCIAL/ Letícia Karen  
Oliveira Carvalho. - Campos dos Goytacazes, RJ, 2023.

52 f.

Inclui bibliografia.

Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) - Universidade Estadual do  
Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Centro de Ciências e Tecnologias  
Agropecuárias, 2023.

Orientador: Ricardo Enrique Bressan Smith.

1. RADIAÇÃO ULTRAVIOLETA. 2. FOTOPROTEÇÃO. 3. ANTOCIANINA. I.  
Universidade

CDD - 630

RADIAÇÃO ULTRAVIOLETA ATENUADA NA VIDEIRA: ONTOGENIA FOLIAR,  
MORFOLOGIA, PROPRIEDADES ESPECTRAIS DE REFLECTÂNCIA E  
FOTOSSÍNTESE POTENCIAL

**LETÍCIA KAREN OLIVEIRA CARVALHO**

“Dissertação apresentada ao Centro de Ciências e Tecnologias Agropecuárias da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Produção Vegetal”

Aprovada em 14 de setembro de 2023.

Comissão Examinadora:

Documento assinado digitalmente  
 RICARDO ENRIQUE BRESSAN SMITH  
Data: 30/04/2024 09:54:45-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Dr. Federico Javier Berli (D.Sc. Fisiol. Vegetal) - Univ. Nacional de Cuyo Argentina

Documento assinado digitalmente  
 WEVERTON PEREIRA RODRIGUES  
Data: 23/04/2024 10:12:28-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Weverton Pereira Rodrigues (D.Sc. Fisiologia Vegetal) - UEMASUL

Documento assinado digitalmente  
 ELIEMAR CAMPOSTRINI  
Data: 29/04/2024 19:16:27-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Eliemar Campostrini (D.Sc. Fisiologia Vegetal) - UENF

Documento assinado digitalmente  
 RICARDO ENRIQUE BRESSAN SMITH  
Data: 30/04/2024 09:54:45-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Ricardo Enrique Bressan-Smith (D.Sc. Fisiologia Vegetal) - UENF  
(Orientador)

## AGRADECIMENTOS

A Deus primeiramente por estar presente em tudo o que faço, por me conceder esta grandiosa oportunidade de conhecer e fazer parte da ciência, por me dar forças e condições para concluir mais uma etapa acadêmica;  
A minha família por apoiar, mesmo que de tão longe e por ajudar para que tudo desse certo;

À Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro e ao Programa de Pós- Graduação em Produção Vegetal pela realização do curso e pela concessão da bolsa de estudos;

Ao orientador prof. Dr. Ricardo Bressan-Smith pela confiança, atenção, apoio, compreensão, paciência e pelos incentivos incansáveis;

Ao laboratório de Ecofisiologia Vegetal por todo apoio e dedicação e a minha equipe maravilhosa de trabalho, principalmente ao Wallace, Anne, Laísa e Guilherme por estarem sempre presentes e me ajudarem em tudo quanto possível. Ao meu laboratório de Bioquímica e Fisiologia de videiras e amigos de trabalho pela amizade e companheirismo;

A minha amiga de longa data Rebeca, por estar presente desde o ensino médio em minha vida e por embarcar nessa aventura de fazer pós-graduação tão longe de casa, pelas palavras de apoio e companheirismo ao longo da vida.

Aos amigos que fiz ao longo desse período em Campos dos Goytacazes por tornarem tudo mais leve e sadio. Aos amigos conterrâneos, inclusive ao Ancelmo pelo apoio, incentivo e por se mostrar solícito sempre que possível.

## SUMÁRIO

RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	vii
INTRODUÇÃO.....	1
OBJETIVOS.....	4
REVISÃO DE LITERATURA .....	5
Aspectos gerais da videira.....	5
Características morfológicas foliares.....	6
Efeitos da radiação ultravioleta na morfologia e anatomia em videiras.....	7
Efeitos da radiação ultravioleta na fotossíntese .....	9
Efeitos da radiação ultravioleta no metabolismo secundário .....	10
MATERIAL E MÉTODOS .....	12
Material vegetal e condições experimentais .....	12
Avaliação de crescimento das plantas .....	13
Estimativa de pigmentos .....	13
Índice de refletância foliar .....	14
Densidade estomática.....	14
Taxa de liberação de oxigênio (O <sub>2</sub> ) fotossintético.....	14
Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	15
RESULTADOS.....	17
Luz e Microclima .....	17
Morfologia e crescimento .....	19
Variáveis fotossintéticas .....	21
Fluorescência de clorofila <i>a</i> .....	24
DISCUSSÃO .....	27
Mudança no crescimento e morfologia foliar sob radiação UV .....	27
Antocianina como fotoprotetor em folhas jovens.....	28
Eficiência fotoquímica de folhas adultas.....	29
CONCLUSÕES .....	31
REFERÊNCIAS.....	32

## LISTA DE SÍMBOLOS, ABREVIATURAS E NOMENCLATURAS

Fo'	Fluorescência mínima adaptada à luz
Fm'	Fluorescência máxima adaptada à luz
Ft	Fluorescência transiente adaptada à luz
Fq	Fluorescência quinchada adaptada à luz
ETR	Taxa efetiva de transporte de elétrons
NPQLss	Quenching não-fotoquímico no estado estacionário da fotossíntese adaptada à luz
qLLss	Rendimento fotoquímico
QYLss	Rendimento quântico efetivo no estado estacionário da fotossíntese adaptada à luz

## RESUMO

CARVALHO, Letícia Karen Oliveira, Agrônoma; Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro; Agosto de 2023; Radiação ultravioleta atenuada na videira: ontogenia foliar, morfologia, propriedades espectrais de refletância e fotossíntese potencial. Orientador: Dr. Ricardo Bressan-Smith.

O aumento da radiação ultravioleta resulta em alterações na anatomia, morfologia e fisiologia das plantas e, apesar disso, elas continuam a crescer e completar seu ciclo de vida. A hipótese deste trabalho é que as folhas jovens da videira exibem maior síntese de pigmentos hidrossolúveis (antocianinas) como um possível mecanismo de proteção contra a radiação UV. Além disso, se espera que as folhas adultas reduzam o fotodano devido o aparelho fotoquímico estar totalmente desenvolvido, mesmo com menores teores de antocianina. Videiras da variedade BRS Vitória foram submetidas ao cultivo em miniestufa sob dois diferentes tratamentos ultravioleta: UV próximo ao ambiente (UVamb) e UV reduzido (UVred). A UVred promoveu aumento do tamanho e da massa específica da folha, mas não da densidade estomática. Entretanto, houve maior densidade estomática na 1ª folha quando comparada à 10ª folha. Embora antocianinas, clorofilas e NBI não tenham sido afetados pela UVred, houve diferença entre as folhas, em relação ao índice antocianinas, com a 1ª folha maior que a 10ª, enquanto a 10ª folha exibiu os maiores índices clorofilas e NBI. O UVred diminuiu o índice de flavonoides na 1ª folha. Quanto às variáveis espectrais, foi possível observar que a diferença temporal se mostrou variável. Os índices CRI e NDVI decresceram sob UVred quando medido às 8:00h. Porém, quando medido às 12:00h UVred favoreceu o aumento do CRI tanto na 1ª folha quanto na 10ª folha. Às 12:00h o índice NDVI foi afetado pelo UVamb na 1ª folha e 10ª folha, enquanto o UVred afetou na 10ª folha. O PRI aumentou sob UVred na 1ª folha e 10ª folha quando medido às 8:00 h. Além disso, quando medido às 12:00 h, o UVamb favoreceu positivamente o PRI na 1ª folha e 10ª folha, enquanto UVred afetou a 1ª folha. Em relação às variáveis fotoquímicas, o qL na 10ª folha foi maior em ambos os tratamentos. O QY na 10ª folha sob tratamento UVred foi maior quando comparado a 1ª folha. A ETR e evolução líquida de O<sub>2</sub> na 10ª folha foi maior em ambos os tratamentos. Em contraste, o NPQ na 1ª folha foi maior em ambos os tratamentos. A UVred resultou em diferentes respostas com base na idade da folha, favorecendo positivamente o alongamento da nervura principal, massa foliar específica e morfologia foliar. O aumento da síntese de

antocianinas e flavonoides (em UVamb) nas folhas jovens contribuiu para a fotoproteção ao dissipar o excesso de energia dos fótons. O aumento da síntese de clorofilas nas folhas adultas (em UVamb) contribuiu para maior desempenho fotoquímico, proporcionando maior rendimento quântico, o que levou a maior liberação líquida de O<sub>2</sub> e conseqüentemente maiores taxas de transporte de elétrons em relação às plantas sob UVred.

Palavras-chave: Uva, Luz, UV, Crescimento, Folha

## ABSTRACT

CARVALHO, Letícia Karen Oliveira, Agronomist; North Fluminense State University Darcy Ribeiro; August 2023; Attenuated ultraviolet radiation in grapevine: leaf ontogeny, morphology, reflectance spectral properties and potential photosynthesis; Advisor: Dr. Ricardo Bressan-Smith.

The increase in ultraviolet radiation results in changes in the anatomy, morphology, and physiology of plants, and despite this, they continue to grow and complete their life cycle. We hypothesize that young vine leaves exhibit greater synthesis of water-soluble pigments (anthocyanins) as a post-soluble pigment. In addition, it is expected that the adult leaves will reduce photodamage due to the photochemical apparatus being fully developed, even with lower levels of anthocyanin. Grapevines of the BRS Vitória variety were cultivated in a mini greenhouse under two different ultraviolet treatments: near-environment UV (UVamb) and reduced UV (UVred). UVred increased the size and specific mass of the leaf, but not the stomatal density. However, there was a higher stomatal density in the 1<sup>st</sup> leaf. UVred decreased the flavonoid index in the 1<sup>st</sup> leaf. Regarding the spectral variables, we observed that the temporal difference was variable. CRI and NDVI indices decreased under UVred when measured at 8:00 a.m. However, when measured at 12:00 p.m., UVred favored the increase in CRI in both the 1<sup>st</sup> and 10<sup>th</sup> leaves. At 12:00 p.m., the NDVI index was affected by UVamb on the 1<sup>st</sup> leaf and 10<sup>th</sup> sheet, while UVred affected it on the 10<sup>th</sup> leaves. PRI increased under UVred in the 1<sup>st</sup> leaf and 10<sup>th</sup> leaf when measured at 8:00 a.m. Regarding the photochemical variables, the qL in the 10<sup>th</sup> leaf was higher in both treatments. The QY in the 10<sup>th</sup> leaf under UVred treatment was higher when compared to the 1<sup>st</sup> leaf. The ETR and net evolution of O<sub>2</sub> in the 10<sup>th</sup> leaf were higher in both treatments. In contrast, the NPQ on the 1<sup>st</sup> leaf was higher in both treatments. UVred resulted in different responses based on leaf age, positively favoring main vein elongation, specific leaf mass, and leaf morphology. The increased synthesis of anthocyanins and flavonoids (in UVamb) in the young leaves contributed to photoprotection by dissipating the excess energy of the photons. The increased synthesis of chlorophylls in the adult leaves (in UVamb) contributed to higher photochemical performance, providing higher quantum yield, which led to higher net release of O<sub>2</sub> and consequently higher electron transport rates compared to plants under UVred.

Keywords: Grape, Light, UV, Growth, Leaf

## INTRODUÇÃO

A radiação solar é composta por ultravioleta (UV) (200-400 nm), radiação fotossinteticamente ativa (visível) (380 -750 nm) e infravermelho (>750 nm). A região UV é subdividida em três faixas denominadas UV-A (315-400 nm), UV-B (280-315 nm) e UV-C (200-280 nm) (Andrady et al., 1998). A radiação UV-A é a que mais atinge a superfície terrestre, sendo pouco absorvida por constituintes atmosféricos. A radiação UV-B é fortemente absorvida pela camada de ozônio e, ainda assim, o comprimento de onda dessa radiação pode causar danos. A radiação UV-C é a mais nociva aos seres vivos, sendo quase totalmente absorvida pela camada de ozônio (Almeida et al., 2013).

As intensidades destes raios podem ser facilmente modificadas por fatores como hora do dia, latitude, nebulosidade e refletância e espessura das folhas das plantas (Jenkins, 2009). Contudo, devido a alterações químicas da atmosfera, dentre elas a redução na camada de ozônio, prevê-se um aumento na incidência da radiação espectral UV-B na superfície terrestre (Kataria et al., 2014). Além disso, mudanças no padrão climático aliado às emissões antrópicas tem causado a destruição e consequente ineficácia da camada de ozônio em filtrar o UV-B, principalmente no hemisfério Sul (Fahy et al., 2018). Em intensidades elevadas, tais radiações podem prejudicar o desenvolvimento, a morfologia e a fisiologia das plantas (Frohnmeier e Taiger, 2003; Majer e Hideg, 2012; Martínez et al., 2015).

A radiação UV afeta as plantas com redução do crescimento, maior densidade foliar, mudanças na alocação de recursos e acúmulo de biomassa. Além disso, aumenta a espessura do parênquima paliádico e da epiderme abaxial, além de acréscimo na biossíntese de compostos fenólicos na célula (Liakopoulos et al., 2006; Ballaré et al., 2011; Kataria et al., 2013; Bernado et al., 2022; Tsurumoto et al., 2022). A UV promove ainda a redução do crescimento do hipocótilo e do tamanho da folha, ocasionando modificações anatômicas na lâmina (Biever et al., 2014; Ling et al., 2022). A radiação UV-B pode induzir clorose e manchas necróticas nas folhas, prejudicando o processo fotossintético (Reddy et al., 2013); pode haver formação de espécies reativas de oxigênio (ERO), inibição da ressíntese de proteínas, e degradação dos pigmentos no cloroplasto (Takahashi e Badger, 2011; Reddy et al.,

2013; Robson et al., 2015). Além disso, afeta a atividade do fotossistema II (PSII) principalmente de ligação ao Mn do complexo de oxidação da água e nos polipeptídeos D1 e D2 (Lidon et al., 2012), interferindo na eficiência da cadeia transportadora de elétrons (Araújo e Deminiciis, 2009; Sang et al., 2010).

Apesar disso, os danos supracitados geram investimento em complexos mecanismos de defesa antioxidante, além de outras respostas adaptativas o qual podem gerar custos adicionais para o organismo, o que pode ser prejudicial ao crescimento, desenvolvimento e produtividade (Bernado et al., 2021). Deste modo, a redução da radiação UV disponibilizada para a planta pode gerar um maior incremento em área foliar e altura de planta, bem como promover o acúmulo de biomassa (Bernado et al., 2021; Kataria e Guruprasad, 2012). Adicionalmente, pode causar redução da condutância estomática e consequente aumento da eficiência intrínseca do uso da água (Bernado et al., 2022). Além disso, a redução da radiação UV aumentou a atividade da H<sup>+</sup>-ATPase do tipo P e diminuiu a atividade H<sup>+</sup>-PPase, demonstrando homeostase do pH citossólico e melhor regulação dos fluxos iônicos que resultou em uma planta com melhor desempenho (Bernado et al., 2022).

Em *Vitis*, a adaptação às variações ambientais é mediada por certos atributos da epiderme (Oliveira et al., 2019), comumente descritos como a síntese de compostos fenólicos, a presença de antocianinas e a pubescência. Em radiações elevadas de UV-B, há aumento da espessura foliar de *Vitis vinifera* e da síntese de pigmentos fotoprotetores que aumentam a capacidade antioxidante das folhas (Berli et al., 2013). Embora as diferenças na estrutura da epiderme e na composição química das folhas de *Vitis* sejam principalmente interespecíficas e intraespecíficas (Del- Castillo-Alonso et al., 2015; Karabourniotisa, 2020), as intraespecíficas revelam diferenças nas estruturas da superfície da folha que respondem por respostas distintas a fatores abióticos. Por exemplo, folhas jovens de diferentes cultivares de *V. vinifera* podem variar do verde glabro ao roxo pela síntese de antocianinas transitórias, com ocorrência ou não de pubescência (tricomas) (Liakopoulos et al., 2007).

Folhas com antocianinas ou tricomas são mais protegidas contra a fotoinibição do que folhas glabras e sem/redução de antocianinas (Liakopoulos et al., 2006; Demmig-Adams et al., 2018), pois funcionam como camadas protetoras, diminuindo a radiação recebida pelas células fotossintéticas no mesófilo (Liakopoulos et al., 2006; Galmés et al., 2007). A biossíntese de metabólitos secundários e o acúmulo nos vacúolos das células epidérmicas é uma resposta à exposição aos raios UV.

Entre eles estão os fenilpropanoides, que absorvem na faixa UV-B, e os flavonoides com espectro de absorção na região UV-A (Moreno et al., 2022). Dentro da classe dos flavonoides pigmentados, as antocianinas são as mais difundidas em plantas; podendo ser sintetizadas em frutos, caules e folhas. Em folhas, a síntese de antocianinas ocorre nas células epidérmicas e seu papel principal é atuar como um filtro para radiação solar, especialmente em resposta à alta radiação UV durante a expansão foliar e senescência (Close e Beadle, 2003; Araújo e Deminiciis, 2009).

O conhecimento de como as antocianinas são sintetizadas e acumuladas na fase inicial do desenvolvimento das folhas de *V. vinifera* pode ser relevante para explicar as diferentes formas de suscetibilidade à radiação UV, uma vez que as antocianinas absorvem nos mesmos comprimentos de onda que a clorofila b, reduzindo os danos e elevando a fotossíntese (Gould et al., 1995). Com isso, diferentes características de composição e mudanças durante o desenvolvimento da folha podem fornecer novos entendimentos sobre a interpretação da interação da planta com o ambiente. Sendo assim, foi testada a hipótese de que a redução da radiação UV-A e UV-B teria efeito direto na ontogenia foliar, morfologia, propriedades espectrais, além da fotossíntese potencial das folhas da videira. As folhas jovens teriam um conteúdo de antocianinas maior, sendo utilizado como um mecanismo de proteção contra a radiação UV, e as folhas maduras, devido ao aparelho fotoquímico totalmente desenvolvido, exibiriam fotodano reduzido, mesmo com menor síntese de antocianinas do que folhas jovens.

## OBJETIVOS

Com base nas informações acima, os objetivos do presente trabalho foram:

- a. entender se a atenuação da radiação ultravioleta UV-A e UV-B afeta o desenvolvimento e a morfologia das folhas da videira;
- b. se a antocianina funciona como fotoprotetor em folhas jovens;
- c. se a radiação ultravioleta UV-A e UV-B pode reduzir a eficiência fotoquímica das folhas adultas.

## REVISÃO DE LITERATURA

### Aspectos gerais da videira

A videira pertence à família Vitaceae, e compreende 19 gêneros *Vitis*, que é composta por 75 espécies (Wen et al., 2018), sendo as de maior interesse econômico a *Vitis vinifera* L. (europeias), *Vitis labrusca* L. (americanas) e *Vitis* spp (híbridas). Todos os membros deste gênero são lianas perenes ou arbustivas, com presença de gavinhas que se desenvolvem a partir das gemas laterais. A utilização dos frutos destas espécies é ampla na indústria de produção de vinho, geleias, passas, sucos, licores e outros derivados (Guo et al., 2015; This et al., 2006). Além disso, grande parte da produção é destinada para o consumo *in natura*, como uvas de mesa.

No Brasil, os cinco maiores estados produtores (Rio Grande do Sul, Pernambuco, São Paulo, Bahia e Santa Catarina) concentram aproximadamente 95% de toda a área vitícola brasileira. Nos estados pertencentes a região sul do país, a maior parte da produção visa abastecer a indústria vinícola. Por sua vez, no nordeste do país, a produção vitícola é majoritariamente para o comércio de uvas de mesa (EMBRAPA, 2023). Em 2020 a área plantada com videiras no Brasil foi 74.826 ha enquanto em 2022/2023 foi 75.553 ha, com aumento de 0,92%, culminando com acréscimo de 15.78% na produção (IBGE, 2020; EMBRAPA, 2023).

A produção de uvas de mesa no Brasil é realizada por pequenas, médias e grandes empresas. Em relação à comercialização, esta depende da região produtora e do perfil do produtor, onde predomina diferentes modalidades. Predominam produtores que se utilizam de comércio atacadista (transportam e vendem a uva para os grandes centros em centrais de abastecimento), e aqueles que entregam sua produção diretamente nas centrais de abastecimento, redes de supermercados ou exportam (Mello e Santos, 2022).

No cultivo de uvas sem sementes (apirênicas), as primeiras cultivares introduzidas no país (Superior Seedless, Crimson Seedless e a Thompson Seedless) estão sendo gradativamente substituídas por novas cultivares mais adaptadas e produtivas. Até o ano de 2021 foram geradas e lançadas seis novas cultivares, sendo que até o momento o destaque em termos de área cultivada é BRS Vitória, e ainda em expansão as cultivares BRS Ísis e BRS Núbia (Mello e Santos, 2022). Tais cultivares, desenvolvidas pelo Programa de Melhoramento Genético “Uvas do Brasil”

da Embrapa Uva e Vinho, além da produção empresarial, possibilita a inclusão dos pequenos produtores para a venda em mercados regionais, contribuindo para a sustentabilidade desses viticultores. A BRS Vitória é considerada a principal cultivar pois é resistente ao míldio (uma das principais doenças que atacam a videira nas condições tropicais do Brasil) e não é susceptível às rachaduras nas bagas no período chuvoso (Pereira, 2015).

A cultivar BRS Vitória, é resultante do cruzamento entre CNPUV 681-29 [Arkansas 1976 x CNPUV 147-3 ('Niágara Branca' x 'Vênus')] e 'BRS Linda'. Esta cultivar sem sementes é vigorosa, o que contribui para a boa formação da planta no primeiro ano de cultivo. Em diferentes locais de produção no Brasil, a BRS Vitória demonstrou boa adaptabilidade e estabilidade na produção. A BRS Vitória é de ciclo de precoce (90 a 135 dias) e a soma térmica é de 1.511 graus-dia, com alta fertilidade de gemas e boa produtividade, podendo ultrapassar 30 t ha<sup>-1</sup>. A uva é sem sementes, doce e sabor especial tipo aframboesado com açúcares acima de 19,0° Brix, podendo atingir 23° Brix (Marques, 2020; Mello e Santos, 2022).

A cadeia produtiva da BRS Vitória está principalmente distribuída nos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Espírito Santo, Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso, Bahia e Pernambuco. Esta cultivar ocupa cerca de 15% da área de cultivo de uvas do Vale do São Francisco, e em 1.400 hectares ao longo do ano, são produzidas mais de 90.000 toneladas da cultivar brasileira. A produção abastece e tem lugar diferenciado nas gôndolas nacionais e internacionais (Mello e Santos, 2020).

### **Características morfológicas foliares**

As plantas de *Vitis* exibem folhas com pubescências contendo cinco nervuras principais e gavinhas bifurcadas. Essas características morfológicas juntamente com o tamanho, cor, contorno, padrão de venação, são úteis para descrição e identificação da cultivar. Algumas dessas características afetam as propriedades óticas das folhas e, conseqüentemente, o desempenho fotossintético (Liakopoulos et al., 2006; Keller, 2020). A folha é palmada, na qual cinco nervuras principais se dispõem aos cinco lóbulos da folha (Evert, 2006). As espécies e cultivares de *Vitis* podem se diferenciar consideravelmente quanto ao formato da sua lâmina foliar (Keller, 2020). Geralmente, as margens das folhas são serradas, apresentando estruturas denominadas dentes.

Os dentes “afunilam” os elementos de vaso em poros de água chamados hidatódios, que formam gotículas de seiva do xilema sob condições de pressão radicular positiva e ausência de transpiração, em associação com os estômatos fechados (Evert, 2006; Keller, 2020)

As folhas consistem em lâminas, pecíolo e, na base do pecíolo, há um par de estípulas que cercam o nó do ramo. A lâmina é projetada para absorver a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) para a produção de energia na forma de ATP e para assimilar o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), na etapa bioquímica da fotossíntese (Keller, 2020). Para potencializar a interceptação da RFA, as folhas devem ser mais largas possíveis, e quanto mais planas, maior a probabilidade de se ter maior trocas gasosas. Porém, ambas as características tornam as folhas vulneráveis ao aquecimento e desidratação. O pecíolo, é a estrutura do caule que conecta a folha ao ramo, conduz água, seiva do xilema e do floema para a lâmina (Giovanini, 2014).

As alterações na forma e estrutura das folhas podem ser induzidas por fatores externos, demonstrando que as folhas são capazes de responder às condições climáticas ambientais de forma flexível (Royer et al., 2009). Na epiderme adaxial das folhas, há quantidades consideráveis de compostos fenólicos e a produção é intensificada pela radiação UV, assim como a síntese dos ácidos hidroxicinâmicos é estimulada na folha pela elevada intensidade da RFA (Del Valle, 2020). Essas substâncias absorvem na região UV e oferecem uma proteção considerável contra a penetração da radiação nociva UV-B dentro do mesófilo (Kolb et al., 2005). Assim, a epiderme atua como um protetor seletivo que possibilita a penetração da radiação da luz visível, prevenindo a penetração da UV-B e a parte da radiação UV-A (Chalker-Scott, 2018).

### **Efeitos da radiação ultravioleta na morfologia e anatomia em videiras**

Há crescente interesse em avaliar efeitos da radiação UV na fisiologia e bioquímica das plantas. Alguns estudos concluíram que intensidades reduzidas de UV-B induzem alterações fotomorfogênicas por meio do fotorreceptor UVB RESISTANCE LOCUS 8 (UVR8). Por outro lado, elevada UV-B pode induzir a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO), reduzir o desempenho fotossintético, ativar vias adicionais de sinalização de estresse e danos ao DNA, membranas celulares e proteínas (González Besteiro et al., 2011; Hideg et al., 2013; Jenkins, 2014;

Vanhaelewyn et al., 2016). Fototropinas (PHOT) e criptocromos (CRY) são outros fotorreceptores, porém, absorvem fótons na região UV-A e estão associados a absorção de luz azul (Verdaguer, 2017).

A liberação de clorofluorocarbonetos reduz a camada de ozônio e está diretamente relacionada com o aumento da radiação UV que atinge a superfície terrestre. A radiação UV-A é o maior componente do espectro ultravioleta. No entanto, é menos danosa em comparação à UV-B e, ainda sim, pode estimular ou inibir o incremento de biomassa e morfologia da folha (Björn, 2015). A radiação UV-B causa efeitos nocivos aos processos biológicos por causa da elevada energia (comprimentos de onda mais curtos). A radiação UV-C é absorvida pela camada de ozônio, e quando a ultrapassa, pode causar uma série de danos às plantas.

Nas plantas cultivadas à pleno sol, os efeitos morfológicos do UV-B promovem mudanças na redução da altura e área foliar, aumento da ramificação, clorose e manchas necróticas nas folhas (Jenkins, 2009). Isso reduz a absorção da RFA, causando mudanças na morfologia foliar com acréscimo na densidade de tricomas e redução da densidade e abertura estomática (Tosserams e Rozema, 1995, Boeger e Poulson, 2006; Almeida et al., 2013). Além disso, pode interferir negativamente na produtividade com a redução da síntese de biomassa (Almeida et al., 2013). Berli et al. (2013) observaram que UV-B em excesso em videiras reduziu as variáveis de crescimento vegetativo, principalmente o comprimento da parte aérea, e proporcionou aumento da espessura da folha e maior síntese de pigmentos fotoprotetores. Bernado et al. (2021), compararam ambientes com diferentes porcentagens da radiação UV, e observaram que plantas cultivadas em condições próximas ao ambiente exibiram redução na altura, raízes, biomassa, número de folhas e área foliar, devido a um provável aumento em mecanismos protetores.

Por outro lado, a radiação UV promove o desenvolvimento de mecanismos de defesa para minimizar sua penetração nas folhas, sendo eles a biossíntese de compostos fenólicos nos tecidos epidermais e a maior densidade de pelos. Almeida et al. (2013) observaram adaptação fotoprotetora em *Oryza sativa* contra a UV-B, e constataram um aumento de 66,24% nos compostos fenólicos. Em folhas de diferentes espécies de *Quercus*, houve aumento na densidade de tricomas (Liakoura et al., 1997). No entanto, estudos sobre os efeitos interativos de múltiplos fatores ambientais na expressão de respostas e morfológicas e anatômicas de defesa em plantas são raros. A falta de compreensão dos efeitos interativo dificulta o manejo das culturas,

especialmente no contexto das mudanças climáticas (Klem et al., 2012).

### **Efeitos da radiação ultravioleta na fotossíntese**

Dentre os processos metabólicos das plantas, a fotossíntese é um dos mais sensíveis, por estar relacionada diretamente com a produção de ERO. Para que ocorra este processo, é necessário que a folha esteja na presença de luz, tornando-se variável de acordo com as alterações da energia luminosa (Goh et al., 2012). Em videira, avaliar a fotossíntese em resposta a diferentes níveis de radiação UV é assunto de grande interesse (Goh et al., 2012). As respostas das vias fotossintéticas à radiação UV dependem de várias condições experimentais e estádios de desenvolvimento da planta (Kataria et al., 2014).

A radiação UV pode inibir a fotossíntese alterando a expressão do gene de percepção de UV (UVR8), afetando negativamente as partes sensíveis aos raios UV na fotoquímica da fotossíntese (Liu et al., 2014). Danos causados no fotossistema II (PSII) pela radiação UV geram aumento na síntese de espécies reativas de oxigênio (ERO), que resultam em degradação de lipídeos e proteínas, destruição da clorofila e carotenoides, redução na atividade da Rubisco, danos na membrana tilacoide e alterações estruturais e funcionais nos estômatos (reduzindo a densidade ou abertura estomática), pois a radiação UV-B pode afetar o controle de abertura das células-guarda (Frohnmeier e Staiger, 2003; Kakani et al. 2003; Nogués et al.,). Além disso, os raios UV inibem a ressíntese das proteínas, ou seja, diminuem a capacidade de reparo do PSII devido à inibição da síntese de novo das proteínas D1 e D2, causando danos aos sítios de ligação da quinona A (Qa) e quinona B (Qb) (Araújo e Deminiciis, 2009; Takahashi e Badger, 2011; González et al., 2011; Swarna et al., 2012).

O UV-A reduz o rendimento quântico máximo do PSII, a taxa de transporte de elétrons e a assimilação fotossintética de carbono (Vass et al., 2002). A partir de danos oxidativos causados a proteínas, lipídios, pigmentos e redução da permeabilidade de membranas, o UV-B causa efeito severo sobre o PSII, decrescendo até 68% da atividade fotoquímica do PSII (Majer e Hideg, 2012).

De forma indireta, a radiação UV pode causar diminuição na atividade fotossintética devido à redução da quantidade e/ou atividade da Rubisco ou da PEP-carboxilase (Prado et al., 2012), e afetar a fosforilação resultada da atividade da ATP-sintase, importante complexo proteico localizados em membranas tilacoidais (Zhang,

et al., 1994; Yu et al., 2013). Por outro lado, UV-B resulta na regulação positiva da expressão de genes que codificam mecanismos de defesa, como enzimas antioxidantes e as enzimas envolvidas na síntese de pigmentos protetores (Kataria et al., 2014). Bernado et al. (2021), quando avaliaram duas espécies de café contrastantes submetidas a diferentes condições de UV, observaram que UV ambiente proporcionou maior concentração de carotenoides e Y (NPQ), resultando em aumento no desempenho fotoquímico (qL) em relação às plantas sob atenuação de UV.

A exclusão dos raios UV na fotossíntese pode resultar no aumento da taxa fotossintética líquida, nos teores de clorofila *a* e *b*, na eficiência na redução de Q<sub>a</sub> por elétrons, o transporte de elétrons entre fotossistemas, a eficiência máxima do PSII e o índice fotossintético (PI) e atividade de Rubisco em espécies C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> (Kataria e Guruprasad, 2012; Kataria et al., 2013).

### **Efeitos da radiação ultravioleta no metabolismo secundário**

Como já mencionado anteriormente, as plantas desenvolveram diversas alterações bioquímicas como mecanismos de prevenção e proteção contra danos causados pela radiação UV (Hassan, 2013). As radiações UV-A e UV-B podem interferir no desenvolvimento da planta quando expostas a altas e baixas intensidades destas radiações. Quando as plantas estão expostas as altas radiações, há alterações bioquímicas, pois estimulam genes envolvidos no processo da proteção UV, que resultam no acúmulo de flavonoides e compostos fenólicos na epiderme, que atuam como uma camada de proteção absorvendo a energia dos fótons quando em excesso (Hollósy, 1998; Jansen et al., 2002; Brown, 2005; Treutter, 2005; Lee e Mok, 2013). Em alto UV-B, danos às biomoléculas são observados e, como resultado, ERO são formadas, causando oxidação de lipídios, proteínas e DNA (Kliebenstein et al., 2002) levando ainda à peroxidação lipídica (Hollósy, 2002; Jain et al., 2003). Com exposição das plantas as baixas radiações UV-A e UV-B, há alteração nas estruturas dos cloroplastos (Amudha et al., 2003), diminuição da síntese de compostos fenólicos (Kataria e Guruprasad, 2012; Kataria et al., 2013) e redução na formação de ERO (Gao et al., 2008; Shine et al., 2012).

Além do aumento da síntese de compostos fenólicos, plantas podem desenvolver outras estratégias para diminuir os danos causados pela radiação UV, como reparo do DNA e a síntese *de novo* de proteínas associadas à radiação UV (D1

e D2 do PS II), defesa enzimática (catalase, superóxido desmutase, glutathione redutase, ascorbato peroxidase) e não enzimáticos ( $\alpha$ -tocoferol, ácido ascórbico, carotenoides) (Bornman et al., 1989; Jansen et al., 1998; Jain et al., 2003; Kumari et al., 2009). Contudo, apesar de serem mecanismos eficientes, as plantas investem energia para que tudo isso ocorra de forma eficiente deixando de investir em crescimento, desenvolvimento e produtividade para sua defesa ou recuperação.

## MATERIAL E MÉTODOS

### Material vegetal e condições experimentais

Plantas da cultivar BRS Vitória (cruzamento entre CNPUV 681-29 [Arkansas 1976 x CNPUV 147-3 ('Niagara Branca' x 'Vênus')] x 'BRS Linda') em plena produção foram utilizadas nos experimentos, que foram realizados em casa de vegetação na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, em Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil (21°44'47" S e 41°18'24" W, 10 m de altitude). As plantas de aproximadamente dois anos foram cultivadas em vasos de 25 L com mistura de latossolo vermelho-escuro, distrófico, textura argilosa, esterco e areia, na proporção 1:1:1. Para uniformizar as brotações, as plantas foram podadas em 08 de março de 2022 e 5% cianamida hidrogenada (DORMEX®) foi aplicada nas gemas laterais dormentes com um pincel. Em 16 de março as plantas foram transferidas para as condições experimentais (a serem posteriormente descritas), sendo este dia contabilizado como o primeiro dia submetidas aos tratamentos.

Em todo o período de crescimento e tratamentos, as plantas foram regularmente irrigadas, mantendo o solo próximo a capacidade de campo. Foram realizadas adubação e o controle de pragas quando necessário, de acordo com as necessidades da cultura.

Os tratamentos foram dispostos em delineamento em blocos casualizados, em esquema fatorial (2x2) com seis repetições, totalizando 12 plantas distribuídas aleatoriamente. Os tratamentos foram iniciados após a transferência das plantas para uma mini casa de vegetação com condições distintas de radiação UV: 1) UV ambiente (UVam) em casa de vegetação com paredes laterais e teto de vidro cancelado, onde foram excluídos uma parte da radiação UV 16% UV-A e 0% UV-B e

2) UV reduzido (UVre) com paredes laterais e teto composto por policarbonato transparente. Neste ambiente foram excluídas 70% de UV-A e 90% UV-B. A mini casa de vegetação foi posicionada no sentido leste-oeste para ter incidência solar em todas as plantas ao decorrer do dia. As plantas foram mantidas nessas condições durante 40 dias antes de iniciar as medições das variáveis, que serão descritas a seguir.

A radiação fotossinteticamente ativa RFA ( $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) foi registrada por Data logger (Model 200 Watch Dog, Spectrum Technologies, USA) a cada 10 minutos, e a radiação UV (250 nm a 400 nm) com sensores (Spectrum Light Scout UV

Light Sensor, Spectrum Technologies, USA). A temperatura (°C) e umidade relativa do ar (UR%) foram registradas utilizando sensores climatológicos (Model 2000 Weather Stations model, Spectrum Technologies, USA) a cada 10 minutos. O déficit de pressão de vapor do ar (DPV<sub>ar</sub>) kPa foi obtido entre a razão da temperatura e UR% (T/UR).

Os dados obtidos em cada avaliação foram submetidos à análise de variância e, em caso de significância estatística, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade ou análise de regressão, caso necessário. As análises estatísticas foram realizadas com o software R versão 4.0.3. Os gráficos foram gerados por meio do software Origin Pro 2016.

### **Avaliação de crescimento das plantas**

As plantas de foram mantidas 40 dias sob as condições de UV supracitadas, tempo suficiente para avaliar o lançamento e expansão foliar nas tais condições. A expansão foliar individual, expressando a dinâmica do alongamento foliar individual (Rakocevic e Matsunaga, 2018), foi avaliada duas vezes por semana com régua milimetrada, medindo a nervura central das folhas mais recentemente lançadas (com 4 cm), até atingirem o tamanho máximo característico da BRS Vitória (em torno de 15 cm).

Ao atingir o tamanho máximo, as posições das folhas no ramo foram contabilizadas a partir do ápice até a 10<sup>a</sup> folha, sendo a recém-lançada considerada como a 1<sup>a</sup> folha (tinham 4 cm de nervura central). As folhas marcadas (1<sup>a</sup> e 10<sup>a</sup>) foram utilizadas para as avaliações anatômicas, quantificação de pigmentos, índice de refletância, taxa de liberação de O<sub>2</sub> e fluorescência da clorofila a.

### **Estimativa de pigmentos**

Os pigmentos foliares (clorofila, status de nitrogênio, bem como flavonoides e antocianinas nas folhas) foram mensurados aos 40 dias de tratamento com medidor portátil DUALEX (DUALEX SCIENTIFIC). As medidas foram realizadas em diferentes pontos do limbo foliar da 1<sup>a</sup> e 10<sup>a</sup> folhas.

## Índice de refletância foliar

A refletância espectral da folha foi determinada usando o Espectrômetro de Folha Miniatura CI-710/720 (CID-Bioscience, Washington, USA) no final do experimento. Medidas de refletância espectral ( $\rho$ ) foram realizadas nos comprimentos de onda de 400 nm a 1000 nm, e diversos índices relatados abaixo foram obtidos por meio do software acoplado ao sistema (SpectraSnap!, Versão 1.1.3.150).

O cálculo dos índices foi realizado da seguinte forma:

1: CRI1 (Índice de Refletância de Carotenoides 1) foi obtido de  $1/\rho_{510} - 1/\rho_{550}$ . Representa o papel dos carotenoides nos processos de absorção de luz nas plantas, além de proteger as plantas dos efeitos nocivos do excesso de energia luminosa. A vegetação enfraquecida contém maiores concentrações de carotenoides, então esse índice é uma medida de vegetação estressada. Este índice usa medições de refletância no espectro visível para aproveitar as assinaturas de absorção de pigmentos relacionados ao estresse.

2: O NDVI (Índice de Vegetação de Diferença Normalizada) é expresso como a razão entre a diferença na refletância do infravermelho próximo (NIR) e do vermelho (R) pela soma das variáveis:  $(\rho_{NIR} - \rho_R) / (\rho_{NIR} + \rho_R)$ , usando 650 bandas nm (R) e 770 nm (NIR). É usado para medir a intensidade da atividade da clorofila nas plantas. Na prática, o valor representa a presença de vegetação e, quanto maior, maior a quantidade de vegetação na área.

3: PRI (Índice de Refletância Fotoquímica) -  $(\rho_{531} - \rho_{570}) / (\rho_{531} + \rho_{570})$ .

## Densidade estomática

Para a quantificação dos estômatos foram feitas impressões foliares da superfície abaxial das folhas (1ª e 10ª) observadas aos 46 dias de tratamento. Utilizou-se esmalte incolor para formar uma fina película sobre a superfície abaxial das folhas. Após aguardar 2 minutos para a secagem, a película foi retirada e aderida a uma fita transparente de celofane, que foi colocada sobre as lâminas de vidro e examinadas em microscópio ótico (Modelo ECLIPSE E200, Nikon Instruments, Japan) com aumento de 10x, acoplado a um sistema de captura de imagem (Capture V2.2). A densidade estomática foi determinada conforme descrito por Ramalho et al. (2013).

## Taxa de liberação de oxigênio (O<sub>2</sub>) fotossintético

A liberação máxima de O<sub>2</sub> fotossintético (A<sub>max</sub>, μmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) dependente de luz (curva de resposta à luz) foi obtido a partir de discos foliares de 10 cm<sup>2</sup> posicionado dentro de um eletrodo de O<sub>2</sub> tipo Clark (LD2/2, Hansatech, Reino Unido) sob condições de saturação de CO<sub>2</sub> (ca. 1%, fornecido por 500 μL 1M NaHCO<sub>3</sub>), temperatura constante (35°C; Campostrini e Maestri, 1998), e variação no PAR fornecida por uma lâmpada tipo Björkman (Hansatech) e filtros acoplados a uma fonte de luz (Rodrigues et al., 2018).

Para obter a curva de resposta à luz, os discos foliares foram submetidos a valores decrescentes de densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (do inglês photosynthetic photon flux density - PPF): 1720, 1400, 1010, 749, 458, 233, 179, 139, 96 e 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Cada ponto na curva de luz do O<sub>2</sub> foi obtido após exposição de 3 min ao respectivo PPF, totalizando 30 min para cada disco foliar.

### **Fluorescência da clorofila a**

As medidas de fluorescência da clorofila a foram realizadas aos 46 DAT com fluorímetro por imagem modelo FluorCam 800 MF (Photon System Instruments, República Tcheca). As folhas (1<sup>a</sup> e 10<sup>a</sup>) foram previamente adaptadas ao escuro por 30 min para garantir a completa oxidação da cadeia transportadora de elétrons e conferir a abertura total dos centros de reação do fotossistema II (PSII).

Após a adaptação ao escuro, as folhas foram excisadas e posicionadas individualmente na câmara do fluorímetro, previamente configurado e calibrado utilizando o protocolo "Light Curve 2", que relaciona a taxa de transporte de elétrons fotossintéticos no PSII em resposta aos fótons incidentes sobre a folha (Serôdio et al., 2006). Este protocolo prevê a obtenção de curvas de resposta rápida à luz, com ajustes para o adequado procedimento de medição da fluorescência. Para isso, foi definido o flash de medição, que é usado para determinar a fluorescência mínima (F<sub>0</sub>) de uma amostra adaptada ao escuro, sem que induza à reação fotoquímica. O flash de saturação (4000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) foi definido com a intensidade de pulso relacionada à capacidade de reduzir ou "fechar" completamente todos os centros de reação do PSII abertos, o que possibilita a determinação da fluorescência máxima (F<sub>m</sub>). É possível obter também a fluorescência de amostras adaptadas à luz (F<sub>m</sub>').

Após a determinação das variáveis relacionadas à adaptação ao escuro ( $F_o$  e  $F_m$ ), foram aplicadas quantidades de radiação luminosa actínica crescentes (22; 65; 152; 240; 326 e 413  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , sendo utilizado apenas a maior intensidade para o presente estudo, intercaladas por *flashes* de medição e *flashes* de saturação para determinação das variáveis básicas ( $F_o'$ ,  $F_m'$ ,  $F_t$  e  $F_q$ ). Com base nas variáveis de adaptação ao escuro e à luz, para cada intensidade de luz actínica, foram determinadas as demais variáveis relacionadas à emissão da fluorescência ( $Q_y$ , NPQ,  $q_L$  e ETR), os quais foram associados a uma imagem de fluorescência. As imagens das variáveis selecionadas e as escalas padronizadas associadas a uma escala de cores, possibilitaram a visualização e a comparação da heterogeneidade espacial de emissão de fluorescência para cada tratamento analisado.

## RESULTADOS

### Luz e Microclima

A radiação fotossintética ativa máxima obtida foi de 746 e 692  $\text{W m}^{-2}$  para os tratamentos UVamb e UVred (Figuras 1A e 1B) com oscilações para o menor de 165 e 160  $\text{W m}^{-2}$  para ambos os tratamentos. O UVred representou aproximadamente 97,68% de redução do UV quando comparado ao UVamb (Figuras 2A e 2B).

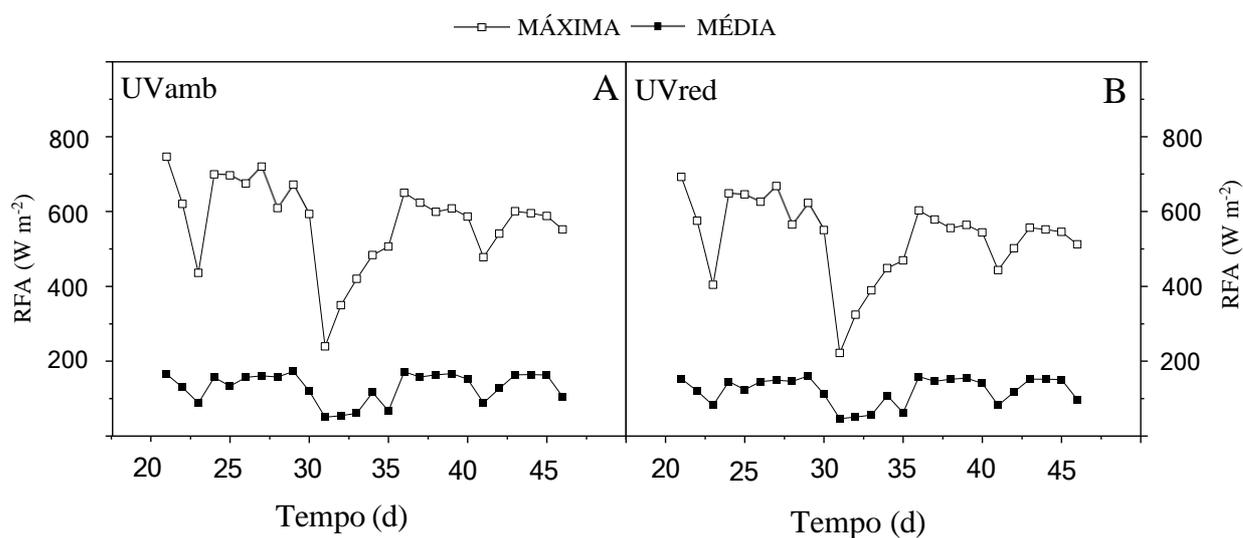


Figura 1. Média máxima e média da radiação fotossintética ativa (RFA,  $\text{W m}^{-2}$ ) nas condições da mini casa de vegetação (tratamentos): A) UV ambiente (UVamb) e B) UV reduzido (UVred), representando a média diária ( $\pm 12$  horas).

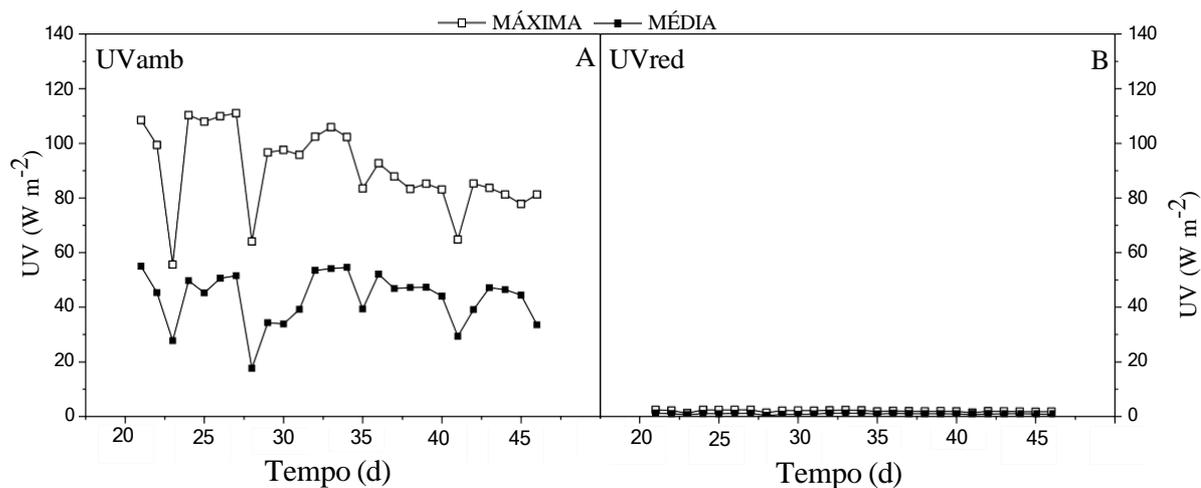


Figura 2. Radiações UV ( $\text{W m}^{-2}$ ) nas condições da mini casa de vegetação durante o tempo de exposição aos tratamentos. A) UV ambiente (UVamb) e B) UV reduzido (UVred), representando a média diária ( $\pm 12$  horas).

A temperatura (T) manteve-se elevada e estável com máximas de  $50^{\circ}\text{C}$  e  $42^{\circ}\text{C}$  nos tratamentos UVenV e UVred (Figuras 3A e 3B). A T mínima diurna observada foi de  $21^{\circ}\text{C}$  e média próxima a  $30,6^{\circ}\text{C}$  em ambos os tratamentos.

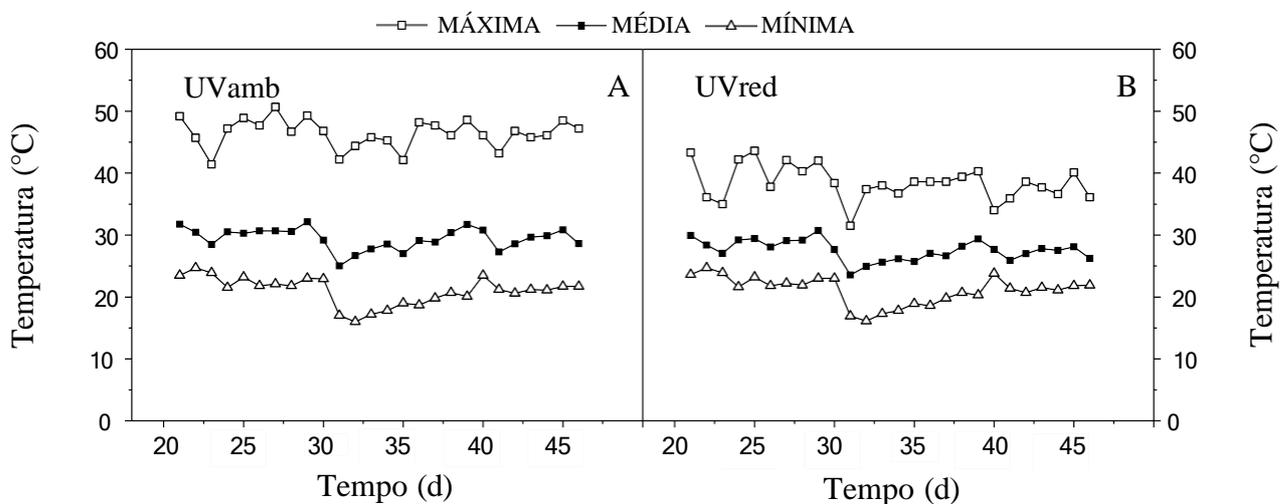


Figura 3. Temperatura máxima, média e mínima ( $^{\circ}\text{C}$ ) nas condições da mini casa de vegetação durante o tempo de exposição aos tratamentos: A) UV ambiente (UVamb) e B) UV reduzido (UVred), representando a média diária ( $\pm 12$  horas).

A média de UR (%) no experimento foi de 67 e 74% para os tratamentos UVamb e UVred (Figuras 4A e 4B). A maior UR foi observada durante o período noturno em ambos os tratamentos.

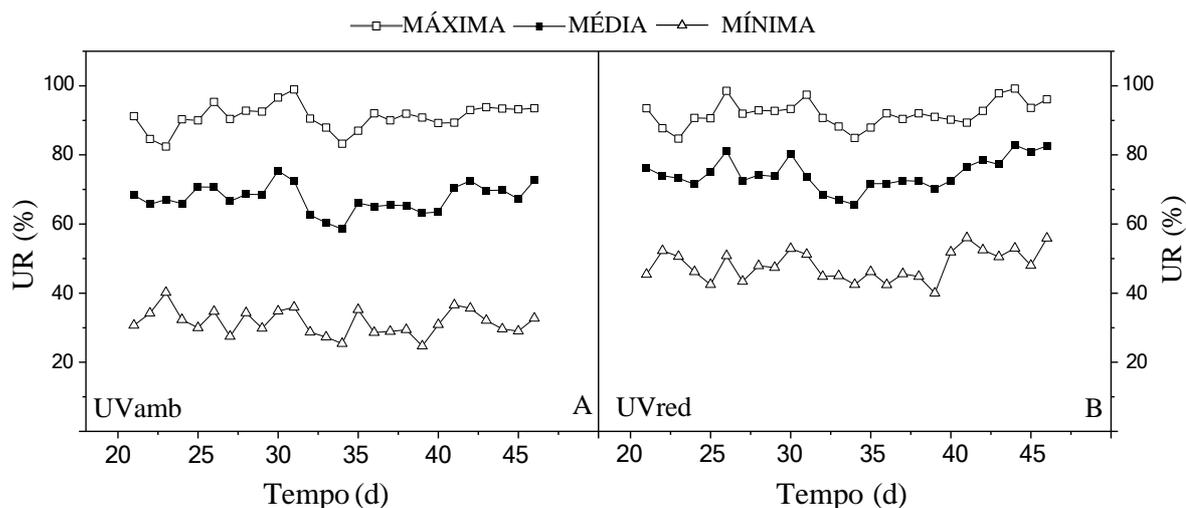


Figura 4. Máxima, média e mínima da umidade relativa do ar (UR%) nas condições da mini casa de vegetação durante o tempo de exposição aos tratamentos: A) UV ambiente (UVamb) e B) UV reduzido (UVred). representando a média diária ( $\pm$  12 horas).

### Morfologia e crescimento

No tratamento UVred o tamanho da folha aumentou 1,01 cm por dia (Figura 5), enquanto o UVamb promoveu um menor aumento, com 0,68 cm por dia. A décima nervura foliar diferiu entre os tratamentos a partir do 5º dia após o início dos tratamentos. No 13º dia de tratamento, o UVred foi maior ( $12,76 \pm 0,64$  cm) do que o UVamb ( $9,4 \pm 0,75$  cm).

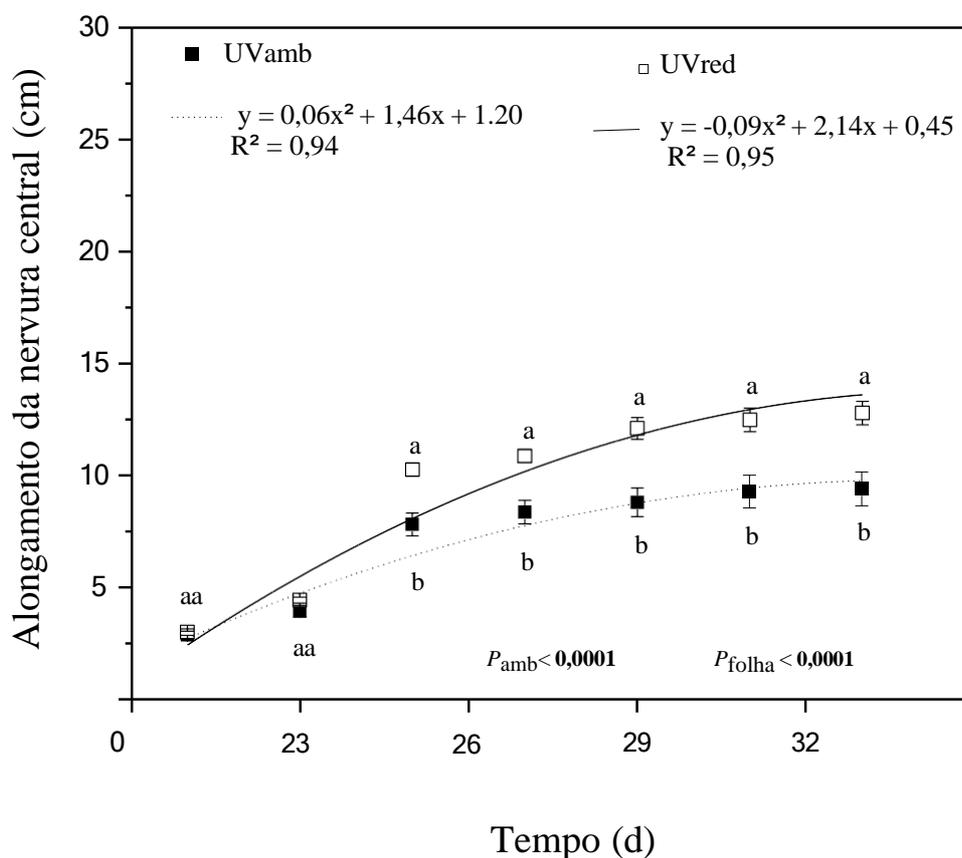


Figura 5. Alongamento da nervura principal entre 20 e 33 dias de tratamento para BRS Vitória cultivada sob UV ambiente (UVamb) e UV reduzido (UVred), com valores médios estimados  $\pm$  S.E. ( $n = 6$ ) e ANOVA p-Valores. ANOVA p-Valores  $< 0,05$  estão em negrito. Médias que não compartilham a mesma letra são significativamente diferentes.

O UVred resultou em aumento da massa foliar específica (Figura 6). Na 1ª folha foi observado o incremento de 27,65% e na 10ª folha o incremento de 25,61%, respectivamente.

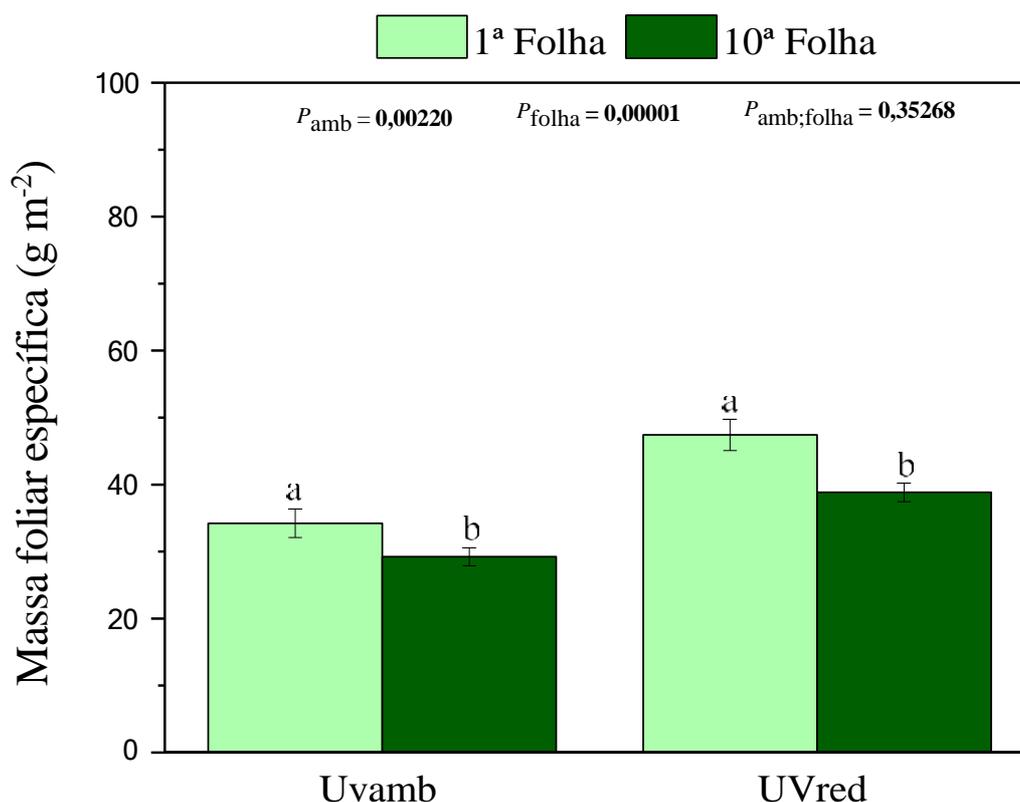


Figura 6. Massa específica da folha aos 46 dias de tratamento para BRS Vitória cultivada sob UV ambiente (UVamb) e UV reduzido (UVred), com valores médios estimados  $\pm$  S.E. ( $n = 6$ ) e ANOVA p-Valores. ANOVA p-Valores  $< 0,05$  estão em negrito. Médias que não compartilham a mesma letra são significativamente diferentes.

### Variáveis fotossintéticas

Em ambos os tratamentos, nenhuma diferença foi observada para clorofila e índice banda de nitrogênio - NBI (Figuras 7A e 7B). Entretanto, a 10ª folha exibiu maior índice clorofila (37,56%) e índice NBI (53,23%) quando comparada à 1ª folha. UVred favoreceu a diminuição do índice de flavonoides em 31,76% na 1ª folha (Figura 7C). As antocianinas não foram afetadas pelos tratamentos UV (Figura 7D), mas as folhas foram (a 1ª folha foi 27,59% maior que a 10ª)

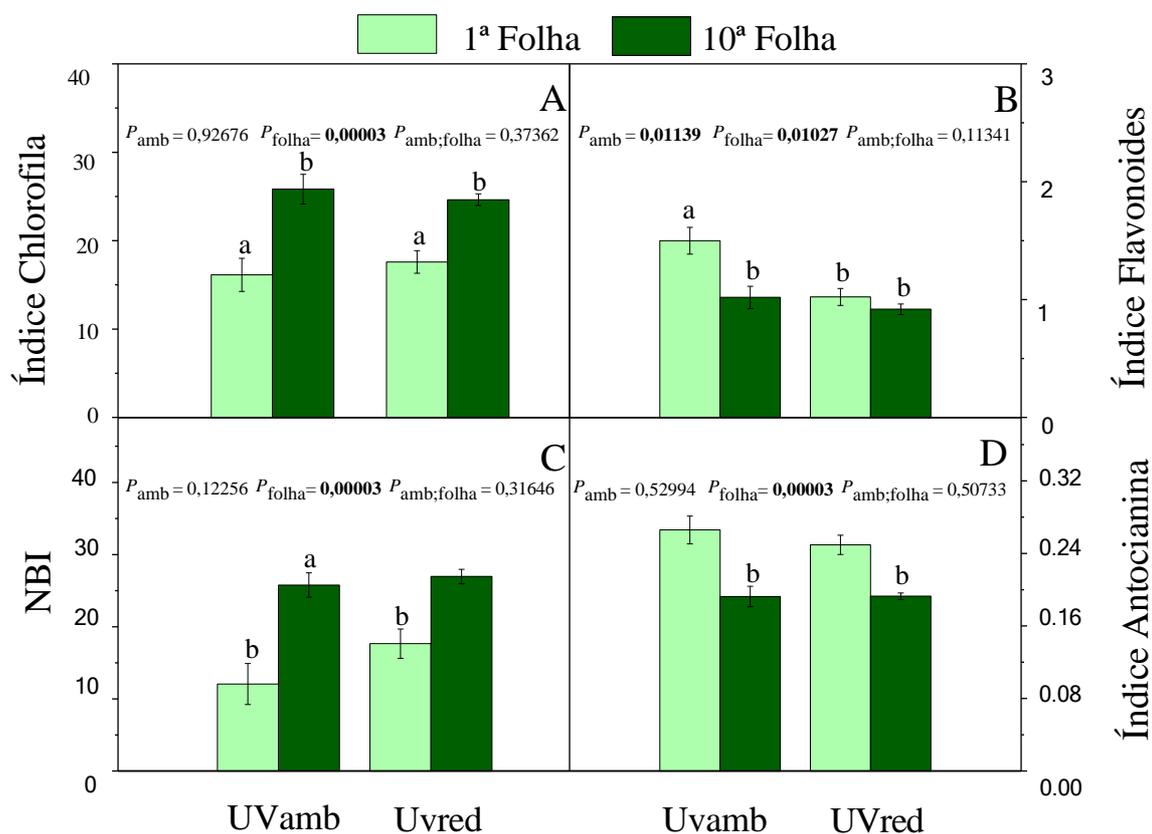


Figura 7. (A) índice de clorofila, (B) índice banda de nitrogênio - NBI, (C) índice de flavonoides e (D) índice de antocianina aos 40 dias de tratamento para BRS Vitória cultivada sob UV ambiente (UVamb) e UV reduzido (UVred), com valores médios estimados  $\pm$  S.E. (n = 6) e ANOVA p-Valores. ANOVA p-Valores < 0,05 estão em negrito. Médias que não compartilham uma letra são significativamente diferentes.

O índice carotenoides - CRI aumentou (72,05% e 75,91%) pelo UVred tanto na 1ª folha quanto na 10ª folha quando medido às 8:00 h (Figura 8A). Porém, quando medido às 12:00 h, UVred reduziu o índice CRI (60,11% e 59,14%) tanto na 1ª folha quanto na 10ª folha. O índice de vegetação por diferença normalizada - NDVI foi afetado (7,25%) pelo UVred na 1ª folha quando medido às 8:00 h (Figura 8B). No horário de 12:00 h, o índice NDVI foi afetado (12,66% e 18,29%) pelo UVamb na 1ª folha e 10ª folha. O índice de refletância fotoquímica PRI resultou no aumento (45,11% e 53,18%) pelo UVred na 1ª folha e 10ª folha quando medido às 8:00h (Figura 8C). Além disso, quando medido às 12:00 h, o UVamb resultou no aumento do índice PRI (24,37% e 37,72%) na 1ª folha e 10ª folha, enquanto promoveu diminuição (30,65%) na 1ª folha sob UVred.

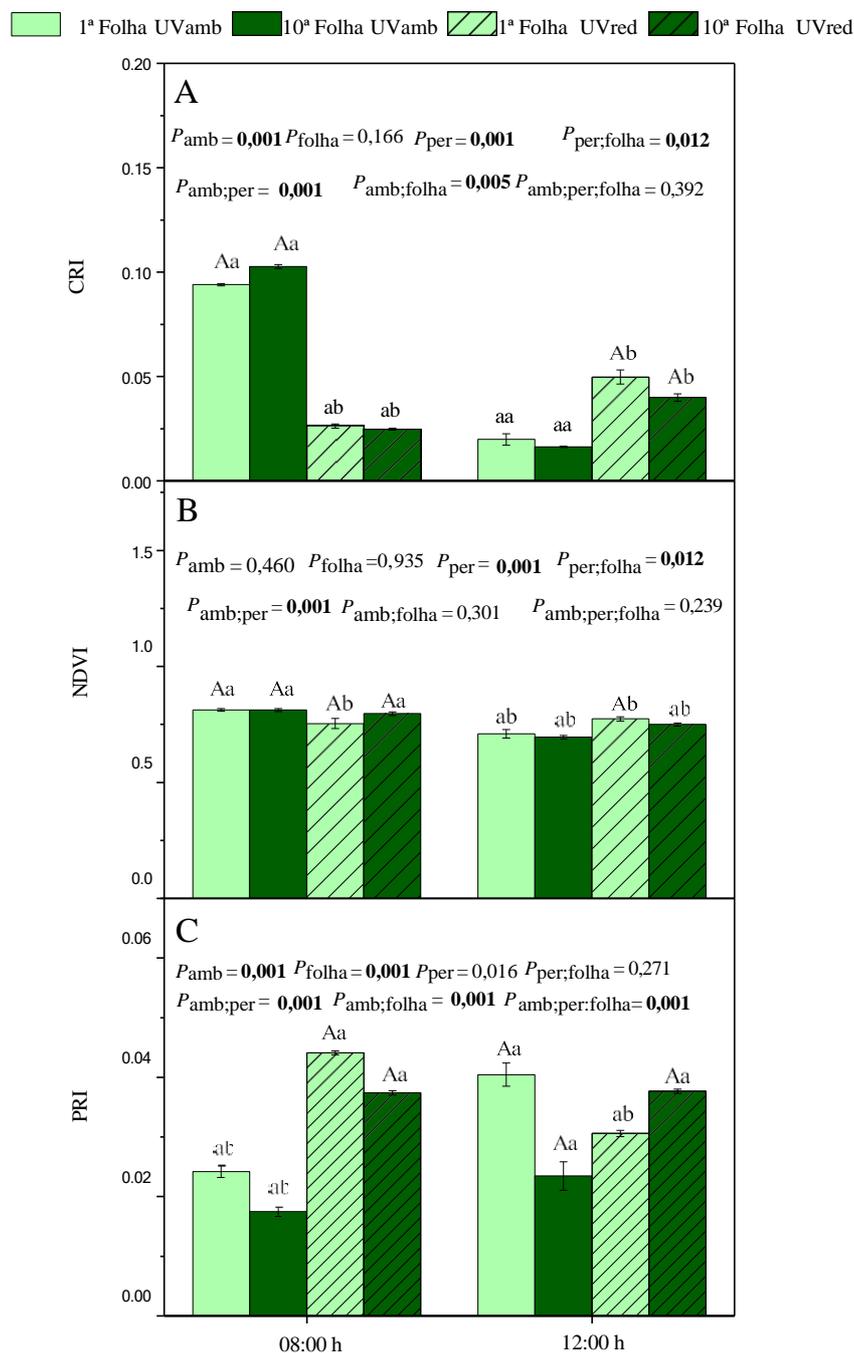


Figura 8. (A) Índice carotenoides - CRI, (B) Índice de vegetação por diferença normalizada - NDVI e (C) índice de refletância fotoquímica - PRI aos 40 dias de tratamento para BRS Vitória cultivada sob tratamento UV ambiente (UVamb) e UV reduzido (UVred), com valores médios estimados  $\pm$  S.E. (n = 6) e ANOVA p-Valores. ANOVA p-Valores < 0,05 estão em negrito. Médias que não compartilham uma letra são significativamente diferentes.

## Fluorescência de clorofila a

A variável  $q_L$  na 10ª folha foi maior em relação as 1ª folhas na PPFD de 21,75  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (10,97%) em ambos os tratamentos (Figura 9A). O QY na 10ª folha sob tratamento UVred foi maior a partir da PPFD de 151,96  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  quando comparado a outra folha (Figura 9B). A ETR na 10ª folha foi maior a partir da PPFD de 238,77  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (25,01%) em ambos os tratamentos (Figura 9C). ETR na 10ª folha diminuiu no tratamento UVred nas PPFD m\u00e1ximas (400  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Entretanto, a ETR foi maior na 10ª folha quando comparada \u00e0 1ª folha (28,75% e 17,13%) na PPFD m\u00e1xima (400  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), para ambos os ambientes. Em contraste, o NPQ na 1ª folha foi maior a partir da irradi\u00e2ncia de 238,77  $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (43,82% e 13,57%) em ambos os tratamentos (Figura 9D), embora o tratamento UVamb tenha promovido diminui\u00e7\u00e3o na 10ª folha (29,29%).

—■— 1ª Folha UVamb —▲— 10ª Folha UVamb —□— 1ª Folha UVred —△— 10ª Folha UVred

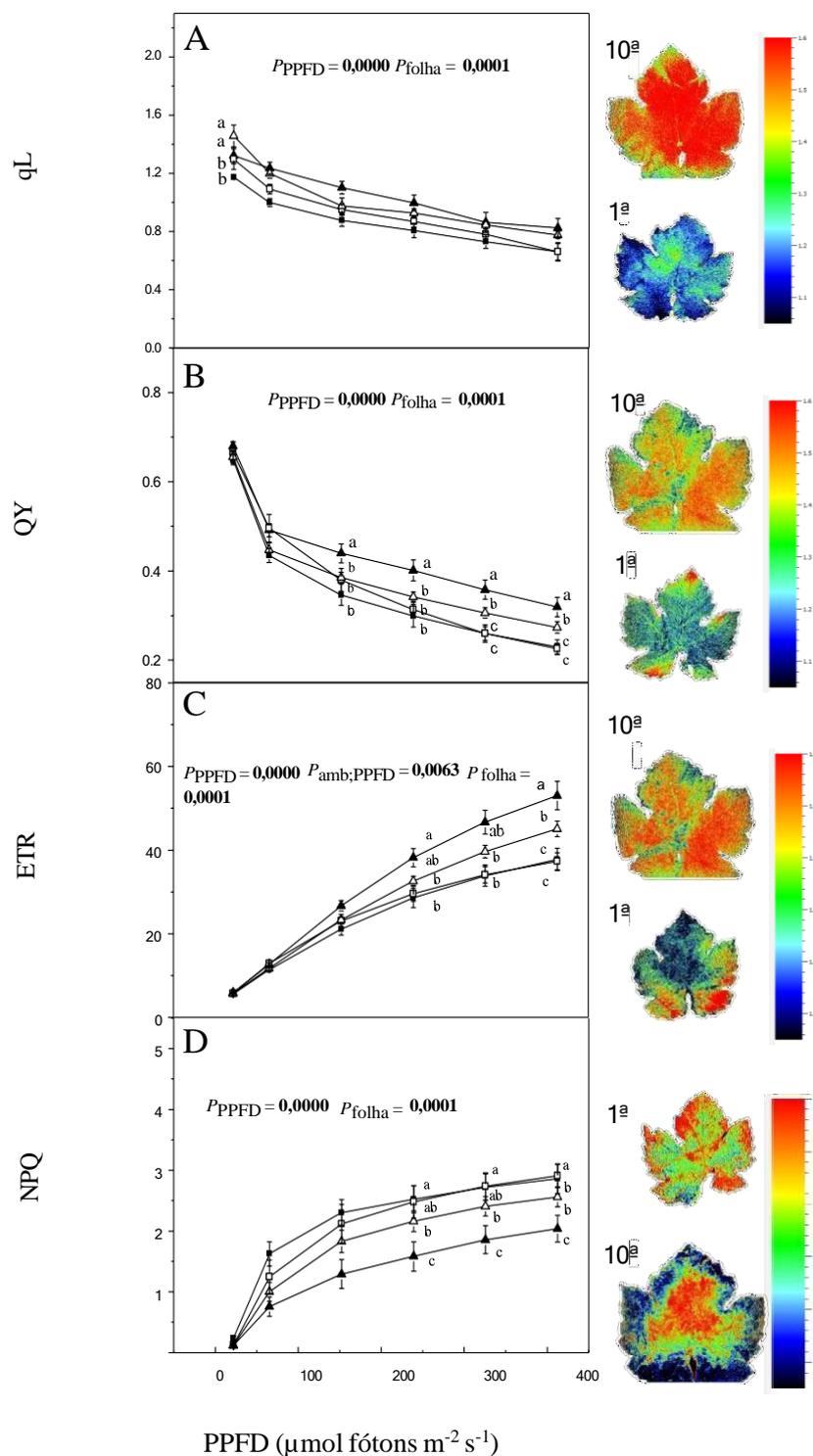


Figura 9. A) qL – rendimento fotoqu\u00edmico, (B) QY – rendimento qu\u00e2ntico, (C) ETR- taxa de transporte de el\u00e9trons e (D) NPQ – Quenching n\u00e3o fotoqu\u00edmica. \u00c0 direita imagens de fluoresc\u00eancia das 1ª e 10ª folhas com suas respectivas escalas de cores representando a emiss\u00e3o de cada vari\u00e1vel ao longo do tecido foliar, aos 46 dias de tratamento para BRS Vit\u00f3ria cultivada sob UV ambiente (UVamb) e UV reduzido

(UVred). Valores médios estimados  $\pm$  S.E. ( $n = 6$ ) e ANOVA p-Valores. ANOVA p-Valores  $< 0,05$  estão em negrito. Médias que não compartilham uma letra são significativamente diferentes.

Não foram observadas diferenças na liberação fotossintética líquida de  $O_2$  em resposta a PPFD de  $179 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 10). A partir de  $233 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , UVamb promoveu maior libera\u00e7\u00e3o de  $O_2$  na 10<sup>a</sup> folha.

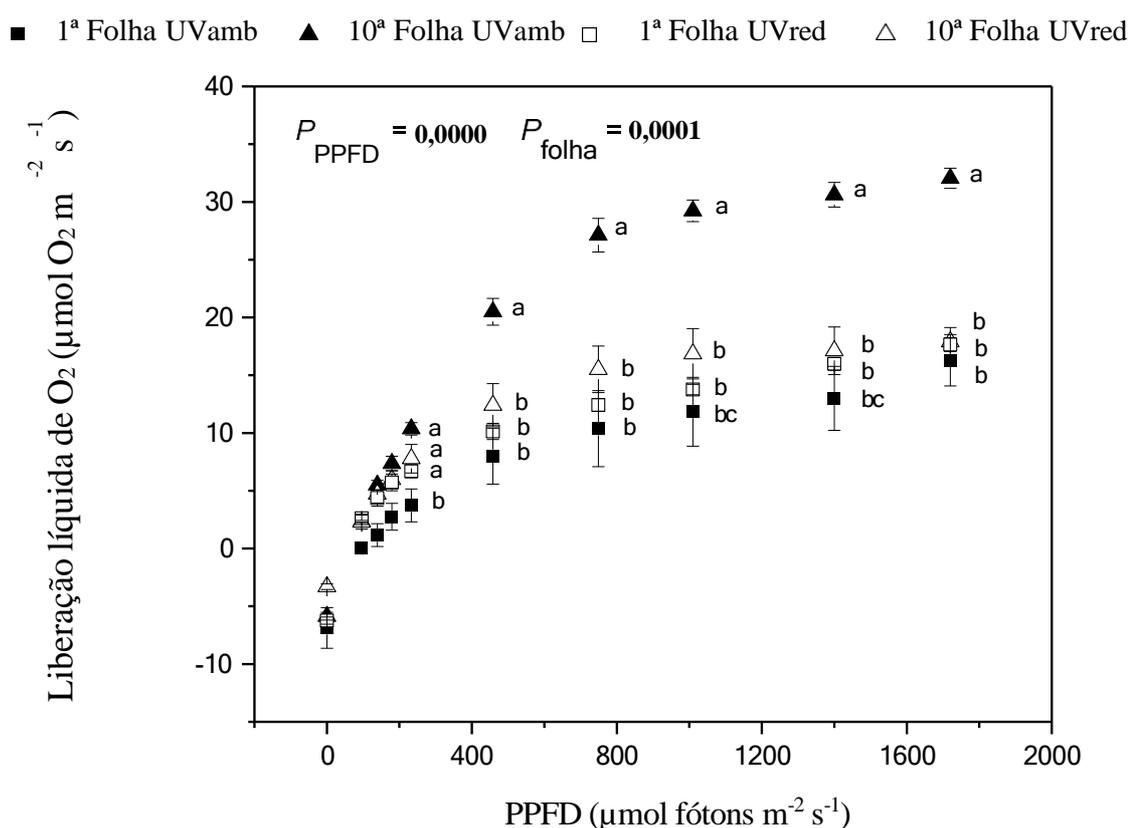


Figura 10. Curvas de resposta \u00e0 luz para libera\u00e7\u00e3o l\u00edquida de  $O_2$  ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) estimada a  $35^\circ\text{C}$  e  $\cong 1\%$   $[\text{CO}_2]$  usando dez quantidades decrescentes de densidade de fluxo de f\u00f3tons fotossint\u00e9ticos (PPFD), aos 46 dias de tratamento para BRS Vit\u00f3ria cultivadas sob UV ambiente (UVamb) e UV reduzido (UVred), com valores m\u00e9diosestimados  $\pm$  S.E. ( $n = 6$ ) e ANOVA p-Valores. ANOVA p-Valores  $< 0,05$  est\u00e3o em negrito. M\u00e9dias que n\u00e3o compartilham uma letra s\u00e3o significativamente diferentes.

## DISCUSSÃO

A elucidação deste trabalho quanto ao desenvolvimento foliar submetido à redução da radiação UV contribuiu para um melhor entendimento do impacto dessa radiação sobre variáveis morfológicas e fotoquímicas da videira. Observou-se que as duas condições de UV resultaram em respostas distintas com base na idade da folha, interferindo no crescimento e na produção de biomassa vegetal. Também foi observado que o aparelho fotoquímico da folha adulta (10ª folha) foi mais eficiente na assimilação da luz com base nos resultados da fluorescência da clorofila *a* e a evolução de O<sub>2</sub>. No entanto, não influenciou no aumento da síntese de antocianinas nas folhas jovens.

### **Mudança no crescimento e morfologia foliar sob radiação UV**

As respostas morfológicas em BRS Vitória apoiaram nossa hipótese inicial de que o tratamento UVred proporcionou maior expansão foliar e massa específica foliar. Isso pode ser explicado como reação devido a presença de UV ambiente, visto que a redução proporciona maior multiplicação e crescimento celular na folha (Bernado et al, 2021). Com base nisso, observou-se que o aumento do alongamento da nervura principal e o aumento da massa foliar específica contribuem para uma maior interceptação luminosa. Assim, aumentar a área de absorção de luz intensifica o desenvolvimento e contribui para uma maior absorção da principal fonte de energia no processo fotossintético. Ao fazer isso, as plantas sintetizam fotoassimilados para crescimento e fotoproteção. As plantas submetidas ao tratamento UVamb desenvolveram mecanismos de defesa para se adaptarem à exposição à radiação UV. Porém, o crescimento foliar ficou comprometido, havendo maior demanda de investimento em fotoassimilados para proteção (síntese de flavonoides).

Os resultados desta pesquisa indicam que a diminuição da biomassa seca, associada ao aumento da concentração de compostos secundários (flavonoides, carotenoides), pode ser utilizada como um indicador da sensibilidade das plantas à radiação UV. Este fenômeno pode ocorrer devido ao potencial da radiação UV de inibir ou retardar a divisão celular da planta (Kakani et al., 2003; Ballaré et al., 2011). Portanto, reduzir a radiação UV na copa da videira pode ser uma estratégia para

aumentar o alongamento da nervura central das folhas.

### **Antocianina como fotoprotetor em folhas jovens**

A antocianina está presente em maiores concentrações nas folhas jovens (1ª folha), confirmando a hipótese inicial, porém, não houve influência dos tratamentos UV na síntese de antocianinas. Foi observado a coloração avermelhada nas folhas quando se abrem e nas inflorescências emergentes antes de ficarem verdes (Moustaka et al., 2018). Isso se deve à deposição de acúmulo transitório de pigmentos vermelhos de antocianinas na epiderme de folhas jovens. Este pigmento possivelmente protege a maquinaria fotossintética em desenvolvimento da radiação total de luz. Pode-se observar que o índice de antocianinas é inversamente proporcional ao de clorofilas pois, conforme a folha cresce (alongamento), antocianinas diminuem e clorofilas aumentam. Isso ocorre porque as antocianinas são degradadas quando a folha sintetiza metade de suas quantidades máximas de clorofila e carotenoides, e as células paliçádicas se expandem para ocupar aproximadamente 50% do mesofilo (Jacquemoud e Ustin, 2019).

Foi detectado uma relação positiva entre o índice de clorofilas e o estado de nitrogênio presente nas folhas adultas (10ª folha), porém sem a influência dos tratamentos UV. Essa relação pode estar associada à eficiência do aparelho fotossintético, uma vez que a clorofila é o principal componente do complexo antena responsável pela absorção da energia luminosa, enquanto o nitrogênio tem papel fundamental na formação das moléculas de clorofila (Netto et al., 2005). Assim, o alto índice de clorofilas pode caracterizar como uma variável relevante para a seleção de cultivares, podendo expressar a taxa potencial de fotossíntese durante a vegetação (Genesio et al., 2020; Wang et al., 2021).

Avaliando as variáveis espectrais, observou-se respostas diferentes durante os horários do dia. O tratamento UVred proporcionou menor índice de carotenoides em ambas as folhas em relação ao UVamb às 08:00 h, demonstrando que a presença da radiação UV desencadeia uma maior necessidade de fotoproteção da clorofila em possíveis condições fotooxidativas. No entanto, quando se observou o pico de iluminação diária (12:00 h), ocorreu o contrário, pois o tratamento UVred proporcionou maior índice de carotenoides em relação ao UVamb, o que pode estar relacionado à distribuição de clorofilas próximo às extremidades dos tilacoides (Bilger et al., 2001;

Hazrati et al., 2016). Além disso, o maior índice de carotenoides observado em UVamb em ambas as folhas às 08:00 h, em comparação com UVred, demonstraram que a radiação UV desencadeia algum mecanismo de fotoproteção da clorofila em possíveis condições fodooxidativas (Forján et al., 2011). Neste contexto, pode-se observar que em condições de radiação UV mais elevados os carotenoides absorvem o excesso da energia do fóton transferindo apenas uma parte desta energia para a molécula de clorofila, dessa forma, os carotenoides desempenham o papel de fotoproteção das clorofilas evitando a degradação e conseqüentemente a formação de espécies reativas de oxigênio (Ivanov et al., 2013).

A variável NDVI também está diretamente proporcional à clorofila. Quando observada às 08:00 h o tratamento UVred proporcionou menor índice nas folhas jovens (1ª folha), enquanto às 12:00 h UVred favoreceu maior índice nas folhas jovens (1ª folha). O que confirma o NDVI ser sensível aos efeitos da luminosidade, podendo variar com a cobertura do dossel e sombra (Jinru e Baofeng, 2017). O índice de refletância fotoquímica (PRI) se diferiu dos demais índices, evidenciando a maior atividade fotoquímica na dissipação de energia devido menor ativação da clorofila no tratamento UVred às 08:00 h e no UVamb às 12:00 h.

O tratamento UVred influenciou negativamente a síntese de flavonoides, visto que não houve necessidade de investimento em pigmentos fotoprotetores, pois o tratamento forneceu às folhas fótons com energia necessária para absorção pelos fotossistemas. Porém, o tratamento com UVamb proporcionou aumento na síntese de flavonoides, o que pode estar relacionado à fotoproteção do aparelho fotoquímico da folha jovem (1ª folha), contra possíveis danos fotooxidativos desencadeados pela radiação UV.

### **Eficiência fotoquímica de folhas adultas**

Os centros de reações PSII abertos (qL) estão diretamente correlacionados ao maior rendimento quântico (QY). Esse fenômeno foi observado nas folhas adultas (10ª folha) sob tratamento UVamb, onde há maior eficiência na conversão de energia luminosa em energia fotoquímica durante o processo de fotossíntese, visto que o rendimento quântico é uma medida importante para entender a eficiência da fotossíntese e da produtividade da planta. Conseqüentemente, neste mesmo tratamento observou-se maior taxa de transporte de elétrons (ETR) e que está de

acordo com a liberação do  $O_2$ , pois, se houver maior liberação de oxigênio, há também aumento da oxidação da molécula de água pelo complexo de evolução de oxigênio (OEC). Em decorrência, mais elétrons serão transportados ao longo da cadeia transportadora de elétrons (CTE) nos fotossistemas, conseqüentemente destinados à geração de ATP e NADPH (Hunt, 2003). Esse fenômeno demonstra que a exposição UV não afetou negativamente a absorção de  $O_2$  e pode contribuir para aumentar a fotossíntese.

Em contraste, a maior energia de extinção não fotoquímica (NPQ) foi observada em folhas jovens (1ª folha) em ambos os tratamentos, significando que o mecanismo de fotoproteção dissipa o excesso de energia não utilizada na forma de calor, ao invés de usar para o processo fotoquímico. Além disso, tais valores mais altos de NPQ estão associados à diminuição de  $q_L$ , indicando quanta energia luminosa foi dissipada na forma de calor em relação à energia luminosa total fornecida pelo fóton.

## CONCLUSÕES

A radiação ultravioleta atenuada (UVred) forneceu diferentes respostas com base na idade da folha, favorecendo o alongamento da nervura principal e massa foliar específica.

O aumento da síntese de antocianinas não foi afetado pelos tratamentos com UV, apenas maior síntese de antocianinas e flavonoides (em UVamb) nas folhas jovens (1ª folha) o que contribui para a fotoproteção ao dissipar o excesso de energia dos fótons (NPQ).

O aumento da síntese de clorofilas nas folhas adultas (10ª folha) (em UVamb) contribuiu para maior desempenho fotoquímico (qL), proporcionando maior rendimento quântico (QY), o que favoreceu o acréscimo acentuado da liberação líquida de O<sub>2</sub> e, conseqüentemente, maiores taxas de transporte de elétrons (ETR) em relação às plantas sob UVred.

## REFERÊNCIAS

- Almeida, S.L., Schmidt, É.C., Pereira, D.T., Kreuzsch, M.L., Felix, M.R., Osorio, L.K., Bouzon, Z.L. (2013) Effect of ultraviolet-B radiation in laboratory on morphological and ultrastructural characteristics and physiological parameters of selected cultivar of *Oryza sativa* L. *Protoplasma*, 250:1303-1313.
- Amudha, P., Jayakumar, M., Kulandaivelu, G. (2003) Changes in growth and yield of *Phaseolus mungo* L. induced by UV-A and UV-B enhanced radiation. *Journal of Plant Biology*, 46:59-61.
- Andrady, A.L., Hamid, SH, X. Hu X., Torikai A. (1998) Effects of increased solar ultraviolet radiation on materials. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 46:96-103.
- Araújo, S.A.C., Deminicis, B.B. (2009) Fotoinibição da fotossíntese. *Revista Brasileira de Biociências*, 7:463-472.
- Ballaré, C.L., Caldwell, M.M., Flint, S.D., Robinson, S.A., Bornman, J.F. (2011) Effects of solar ultraviolet radiation on terrestrial ecosystems. Patterns, mechanisms, and interactions with climate change. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 10:226-241.
- Bassett, C.L., Glenn D.M. (2014) Reflective films and light-regulated gene expression in field-grown apple. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 139:487- 494.
- Berli, F.J., Alonso, R., Bressan-Smith, R., Bottini, R. (2013) UV-B impairs growth and gas exchange in grapevines grown in high altitude. *Physiologia Plantarum*, 149:127-140.
- Bernado, W.P., Rakocevic, M., Santos, A.R., Ruas, K.F., Baroni, D.F., Abraham, A.C., Rodrigues, WP (2021). Biomass and leaf acclimations to ultraviolet solar radiation in juvenile plants of *Coffea arabica* and *Coffea canephora*. *Plants*, 10:640.

- Bernado, W.P., Baroni, D.F., Ruas, K.F., Santos, A.R., de Souza, S.B., Passos, L.C., Rodrigues, W.P. (2022). Ultraviolet radiation underlies metabolic energy reprogramming in *Coffea arabica* and *Coffea canephora* genotypes. *Scientia Horticulturae*, 295:110881.
- Biever, J.J., Brinkman, D., Gardner, G. (2014) UV-B inhibition of hypocotyl growth in etiolated *Arabidopsis thaliana* seedlings is a consequence of cell cycle arrest initiated by photodimer accumulation. *Journal of Experimental Botany*, 65:2949-2961.
- Bilger, W., Trine, J., Ulrich, S. (2001) UV-excited chlorophyll fluorescence as a tool for the assessment of UV-protection by the epidermis of plants. *Journal of Experimental Botany*, 52:363.
- Björn, L.O. (2015) Molecules and photochemical reactions in biological light perception and regulation. *Photobiology: The Science of Light and Life*, 151-167.
- Boeger, M.R.T., Poulson, M. (2006) Effects of ultraviolet-B radiation on leaf morphology of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh (Brassicaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 20:329-338.
- Bornman, J.F. (1989) New trends in photobiology: Target sites of UV-B radiation in photosynthesis of higher plants. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 4:145-158.
- Boso, S., Alonso-Villaverde, V., Santiago, J.J., Gago, P., Dürrenberger, M., Düggelin, M., Kassenmeyer, H.H., Martínez M.C. (2010) Macro-and microscopic leaf characteristics of six grapevine genotypes (*Vitis* spp.) with different susceptibilities to grapevine downy mildew. *Vitis*, 49:43-50.
- Boso, S., Gago, P., Alonso-Villaverde, V., Santiago, J.L., Mendez, J., Pazos, I., Martínez, M.C. (2011) Variability at the electron microscopic level in leaves of members of the genus *Vitis*. *Scientia Horticulturae*, 128:228-238.

- Brown, B.A., Cloix, C., Jiang, G. H., Kaiserli, E., Herzyk, P., Kliebenstein, D. J., Jenkins, G. I. (2005) A UV-B-specific signaling component orchestrates plant UV protection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102:18225 - 18230.
- Campostrini, E., Maestri, M. (1998) Photosynthetic potential of five genotypes of *Coffea canephora* Pierre. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal (Curr. Theoretical and Experimental Plant Physiology)*, 10:13-18.
- Chalker-Scott, L., Fuchigami L.H. (2018) The role of phenolic compounds in plant stress responses. *In: Li, P.H. (ed.) Low temperature stress physiology in crops.* Boca Raton: CRC Press; p.67-80.
- Close, D.C., Beadle, C.L. (2003) The ecophysiology of foliar anthocyanin. *The Botanical Review*, 69:149-161.
- Dai, Q., Peng, S., Chavez, A.Q., Vergara, B.S. (1995) Effects of UVB radiation on stomatal density and opening in rice (*Oryza sativa* L.). *Annals of Botany*, 76:65-70.
- Del Valle, J.C., Buide, M.L., Whittall, J.B., Valladares, F., Narbona, E. (2020) UV radiation increases phenolic compound protection but decreases reproduction in *Silene littorea*. *PLoS One*, 15:e0231611.
- Del-Castillo-Alonso G, Diago M.P., Monforte L., Tardaguila J., Martínez-Abaigar, J., Núñez-Olivera, E. (2015) Effects of UV exclusion on the physiology and phenolic composition of leaves and berries of *Vitis vinifera* cv. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 95:409-416.
- Demmig-Adams, B., Stewart, J.J., Baker, C.R., Adams, W.W. (2018) Optimization of photosynthetic productivity in contrasting environments by regulons controlling plant form and function. *International Journal of Molecular Sciences*, 19:872.
- Dobrowski, S.Z., Pushnik, J.C., Zarco-Tejada, P.J., Ustin, S.L. (2005) Simple reflectance indices track heat and water stress-induced changes in steady-state chlorophyll fluorescence at the canopy scale. *Remote Sensing of Environment*,

97:403-414.

Embrapa Uva e Vinho (2023). Cadastro Vitícola Nacional. Online. Disponível em: <https://www.embrapa.br/uva-e-vinho/cadastro-viticola-nacional?>. Acesso em: 21 de abril de 2023.

Evert, R.F. (2006) *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. 3<sup>a</sup> ed. John Wiley and Sons, 103p.

Fahy, K.M., Liu, A.C., Barnard, K.R., Bright, V.R., Enright, R.J., Hoggard, P.E. (2018) Photooxidation of cyclohexane by visible and near-UV light catalyzed by tetraethylammonium tetrachloroferrate. *Catalysts*, 8:403.

Forján, E., Garbayo, I., Henriques, M., Rocha, J., Vega, J.M., Vílchez, C. (2011) UV-A mediated modulation of photosynthetic efficiency, xanthophyll cycle and fatty acid production of nanochloropsis. *Marine Biotechnology*, 13:366-375.

Frohnmeier, H., Staiger D. (2003) Ultraviolet-B radiation-mediated responses in plants. Balancing damage and protection. *Plant Physiology*, 133:1420-1428.

Galmés, J., Medrano, H., Flexas, J. (2007) Photosynthesis and photoinhibition in response to drought in a pubescent (var. minor) and a glabrous (var. palaui) variety of *Digitalis minor*. *Environmental and Experimental Botany*, 60:105-111.

Gao, X., Zhang, H., Belmadani, S., Wu, J., Xu, X., Elford, H., Potter, B.J., Zhang, C. (2008) Role of TNF- $\alpha$ -induced reactive oxygen species in endothelial dysfunction during reperfusion injury. *American Journal of Physiology-Heart and Circulatory Physiology*, 295:H2242-H2249.

Genesio, L., Bright, R.M., Alberti, G., Peressotti, A., Delle Vedove, G., Incerti, G., Miglietta, F. (2020) A chlorophyll-deficient, highly reflective soybean mutant: radiative forcing and yield gaps. *Environmental Research Letters*, 15:074014.

Giovanini, E. (2014) *Manual de Viticultura*. Porto Alegre: Bookman, 259p.

- Goh, C.H., Goh, C.H., Ko, S., Koh, S.C., Kim, Y., Bae, H. (2011). Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*, 55:93-101.
- González, B.M.A., Bartels, S., Albert, A., Ulm, R. (2011) Arabidopsis MAP kinase phosphatase 1 and its target MAP kinases 3 and 6 antagonistically determine UV-B stress tolerance, independent of the UVR8 photoreceptor pathway. *The Plant Journal*, 68:727-737.
- Gould, K.S., Kuhn, D.N., Lee, D.W., Oberbauer, S.F. (1995) Why leaves are sometimes red. *Nature*, 378:241-242.
- Guo, Y., Shi, G., Liu, Z., Zhao, Y., Yang, X., Zhu, J., Li, K., Guo, X. (2015) Using specific length amplified fragment sequencing to construct the high-density genetic map for *Vitis* (*Vitis vinifera* L. × *Vitis amurensis* Rupr.). *Frontiers in Plant Science*, 6:393.
- Hassan, N.K., Hashim, M.R., Allam, N.K. (2013) Low power UV photodetection characteristics of cross-linked ZnO nanorods/nanotetrapods grown on silicon chip. *Sensors and Actuators A: Physical*, 192:124-129.
- Hazrati, S., Tahmasebi-Sarvestani, Z., Modarres-Sanavy, S.A.M., Mokhtassi-Bidgoli, A., Nicola, S. (2016) Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 106:141-148.
- Hellman, E.W. (2003) Grapevine structure and function. *Oregon Viticulture*. Hellman, EW (Ed.). Oregon State University Press: Corvallis, 5-19p.
- Hideg, É., Jansen, M.A., Strid, Å. (2013) UV-B exposure, ROS, and stress: inseparable companions or loosely linked associates? *Trends in Plant Science*, 18:107-115.
- Hollósy, F. (2002) Effects of ultraviolet radiation on plant cells. *Micron*, 33:179-197.
- Horton, P; Ruban, A.V; Walters, R.G. (1996) Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Biology*, 47:655-684.

- IBGE, IBGE Indicadores (2020). Levantamento Sistemático da Produção Agrícola: Estatística da Produção Agrícola. Online. Disponível em: [https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/2415/epag\\_2020\\_set.pdf](https://biblioteca.ibge.gov.br/visualizacao/periodicos/2415/epag_2020_set.pdf). Acesso em: 20 de março de 2022.
- Ivanov, L.A., Ivanova, L.A., Ronzhina, D.A., Yudina, P.K. (2013) Changes in the chlorophyll and carotenoid contents in the leaves of steppe plants along a latitudinal gradient in South Ural. *Russian Journal of Plant Physiology*, 60:812- 820.
- Jacquemoud, S., Ustin, S. (2019) *Leaf Optical Properties*. 1.ed. Cambridge University Press: Cambridge, UK, 522p.
- Jain, K., Kataria, S., Guruprasad, K.N. (2003) Changes in antioxidant defenses of cucumber cotyledons in response to UV-B and to the free radical generating compound AAPH. *Plant Science*, 165:551-557.
- Jansen. M.A.K. Gaba, V; Greenberg, B.M. (1998) Higher plants and UV-B radiation: balancing damage, repair and acclimation. *Trends in Plant Science*, 3:131- 135.
- Jansen, M.A.K. Noort, R.E. van der. (2002) Ultraviolet-B radiation induces complex alterations in stomatal behaviour. *Physiologia Plantarum*, 110:189-194.
- Jenkins, G.I. (2009) Signal transduction in responses to UV-B radiation. *Annual Review of Plant Biology*, 60:407-431.
- Jenkins, G.I. (2014) The UV-B photoreceptor UVR8: from structure to physiology. *The Plant Cell*, 26:21-37.
- Jinru, X.; Baofeng, S. Significant remote sensing vegetation indices: a review of developments and applications. *Journal of Sensors*. Disponível em: <<https://doi.org/10.20-17/1353691>>. Acesso em: 26 de abril de 2023.
- Kakani, V.G., Reddy, K.R., Zhao, D., Mohammed, A.R. (2003) Effects of ultraviolet-radiation on cotton (*Gossypium hirsutum* L.) morphology and anatomy. *Annals of Botany*, 91:817-826.

- Karabourniotis, G., Bornman, J.F. (1999) Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiologia Plantarum*, 105:655-661.
- Kataria, S., Guruprasad, K.N. (2012) Solar UV-B and UV-A/B exclusion effects on intraspecific variations in crop growth and yield of wheat varieties. *Field Crops Research*, 125:8-13.
- Kataria, S., Guruprasad, K.N., Ahuja, S., Singh, B. (2013) Enhancement of growth, photosynthetic performance and yield by exclusion of ambient UV components in C3 and C4 plants. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 127:140-152.
- Kataria, S., Jajoo, A., Guruprasad, K.N. (2014) Impact of increasing Ultraviolet-B (UV-B) radiation on photosynthetic processes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 137:55-66.
- Keller, M. (2020). *The science of grapevines*. 1. ed. Londres: Academic Press. 554p. (Elsevier Science).
- Klem, K.Ač.A., Holub, P., Kováč, D., Špunda, V., Robson, T.M., et al. (2012) Interactive effects of PAR and UV radiation on the physiology, morphology and leaf optical properties of two barley varieties. *Environmental and Experimental Botany*, 75:52–64.
- Kliebenstein, D.J., Lim, J.E., Landry, L.G., Last, R.L. (2002) Arabidopsis UVR8 regulates ultraviolet-B signal transduction and tolerance and contains sequence similarity to human regulator of chromatin condensation 1. *Plant Physiology*, 130:234-243.
- Kolb, C.A., Pfündel, E.E. (2005) Origins of non-linear and dissimilar relationships between epidermal UV absorbance and UV absorbance of extracted phenolics in leaves of grapevine and barley. *Plant, Cell & Environment*, 28:580-590.

- Kumari, R., Agrawal, S.B., Singh, S., and Dubey, N.K. (2009) Supplemental ultraviolet-B induced changes in essential oil composition and total phenolics of *Acorus calamus* L. (sweet flag). *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 72:2013-2019.
- Lee, S.; Mok, S.Y. (2013) Identification of flavonoids and flavonoid rhamnosides from *Rhododendron mucronulatum* for. *albiflorum* and their inhibitory activities against aldose reductase. *Food Chemistry*, 136:969-974.
- Liakopoulos, G., Nikolopoulos, D., Klouvatou, A., Vekkos, K.A., Manetas, Y., Karabourniotis, G. (2006) The photoprotective role of epidermal anthocyanins and superficial pubescence in young grapevine leaves (*Vitis vinifera*). *Annals of Botany*, 98:257-265.
- Liakopoulos, G., Nikolopoulos, D., Karabourniotis, G. (2007) The first step from light to wine: photosynthetic performance and photoprotection of grapevine (*Vitis vinifera* L.) leaves. *Functional Plant Science and Biotechnology*, 1:112-119.
- Liakoura V., Stefanou, M., Manetas, Y., Cholevas, C., Karabourniotis, G. (1997) Trichome density and its UV-B protective potential are affected by shading and leaf position on the canopy. *Environmental and Experimental Botany*, 38:223- 229.
- Lidon, F.J., Reboredo, F.H., Silva, M.M.A., Duarte, M.P., Ramalho, J.C. (2012) Impact of UV-B radiation on photosynthesis-an overview. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 24:546-556.
- Ling, C., Wang, X., Li, Z., He, Y., Li, Y. (2022) Effects and mechanism of enhanced UV-B radiation on the flag leaf angle of rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 23:12776.
- Liu, Z., Li, X., Zhong, F.W., Li, J., Wang, L., Shi, Y., Zhong, D. (2014) Quenching dynamics of ultraviolet-light perception by UVR8 photoreceptor. *The Journal of Physical Chemistry Letters*, 5:69-72.

- Majer, P., Hideg, E. (2012) Developmental stage is an important factor that determines the antioxidant responses of young and old grapevine leaves under UV irradiation in a green-house, *Plant Physiology and Biochemistry*, 50:15-23.
- Marques, R.D.C. (2020) Avaliação da composição físico-química da cv. BRS Vitória para a elaboração de vinho tinto. Trabalho de Conclusão de Curso (Tecnologia em Viticultura e Enologia) - Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Sertão Pernambucano, Campus Petrolina Zona Rural, Petrolina, PE, 25p.
- Martínez-Lüscher, J., Morales, F., Sánchez-Díaz M., Delrot S., et al. (2015) Climate change conditions (elevated CO<sub>2</sub> and temperature) and UV-B radiation affect grapevine (*Vitis vinifera* cv. Tempranillo) leaf carbon assimilation, altering fruit ripening rates. *Plant Science*, 236:168-176.
- Mello, L.M.R. de. Santos, A.C.C. dos. (2022) Novas Cultivares de uvas sem sementes BRS Vitória: Relatório de avaliação dos impactos de tecnologias geradas pela Embrapa 2021. Embrapa Uva e Vinho-Nota Técnica/Nota Científica (ALICE).
- Mello, L.M.R., Santos, A.C.C. (2020) Novas Cultivares de uvas sem sementes BRS Vitória e BRS Isis: Relatório de avaliação dos impactos de tecnologias geradas pela Embrapa 2019-2020.
- Monteiro, A., Teixeira, G., Lopes, C.M. (2013) Comparative leaf micromorphoanatomy of *Vitis vinifera* ssp. *vinifera* (Vitaceae) red cultivars. *Ciência e Técnica Vitivinícola*, 28:19-28.
- Moreno, A.G., de Cózar A., Prieto, P., et al. (2022) Radiationless mechanism of UV deactivation by cuticle phenolics in plants. *Nature Communicatins*, 13:1786.
- Moustaka, J., Panteris, E., Adamakis, I.D.S., Tanou, G., Giannakoula, A., Eleftheriou, E. P., Moustakas, M. (2018) High anthocyanin accumulation in poinsettia leaves is accompanied by thylakoid membrane unstacking, acting as a photoprotective mechanism, to prevent ROS formation. *Environmental and Experimental Botany*, 154:44-55.

- Muller, P., Li, X.P., Niyogi, K.K. (2001) Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 125:1558-1566.
- Netto, A.T., Campostrini, E., de Oliveira, J.G., Bressan-Smith, R.E. (2005) Photosynthetic pigments, nitrogen, chlorophyll a fluorescence and SPAD-502 readings in coffee leaves. *Scientia Horticulturae*, 104:199-209.
- Nogués, S., Allen, D.J., Morison, J.I., Baker, N.R. (1999) Characterization of stomatal closure caused by ultraviolet-B radiation. *Plant Physiology*, 121:489-496.
- Oliveira, A.F., Rais, F., Dettori, I., Azzena, M., Nieddu G. (2019) UV light acclimation capacity of leaf photosynthetic and photochemical behaviour in near-isohydric and anisohydric grapevines in hot and dry environments. *South African Journal of Enology and Viticulture*, 40:1-1.
- Pereira, C.B. (2015) Patogenicidade de *Alternaria* spp. na videira 'Niágara Rosada' e severidade de míldio em 'BRS Vitória', (Master's thesis), Universidade Estadual de Maringá. Centro de Ciências Agrárias, 88p.
- Pietrini, F., Iannelli, M.A., Massacci, A. (2002) Anthocyanin accumulation in the illuminated surface of maize leaves enhances protection from photo-inhibitory risks at low temperature, without further limitation to photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 25:1251-1259.
- Poulson, M.E., Donahue R.A., Konvalinka, J., Boeger, M.R.T. (2002) Enhanced tolerance of photosynthesis to high-light and drought stress in *Pseudotsuga menziesii* seedlings grown in ultraviolet-B radiation. *Tree Physiology*, 22:829- 838.
- Prado, F.E., Rosa, M., Prado, C., Podazza, G., Interdonato, R., González, J.A., Hilal, M. (2012) UV-B radiation, its effects and defense mechanisms in terrestrial plants. In: Ahmad, P., Prasad, M.N.V. (eds.) *Environmental adaptations and stress tolerance of plants in the era of climate change*, Springer: Nova York, NY, EUA, 57-83.

- Pratt, C. (1974) Vegetative anatomy of cultivated grapes - a review. *American Journal of Enology and Viticulture*, 23:131-130.
- Rakocevic, M., Matsunaga F.T. (2018) Variations in leaf growth parameters within the tree structure of adult *Coffea arabica* in relation to seasonal growth, water availability and air carbon dioxide concentration. *Annals of Botany*, 122:117– 131.
- Ramalho, J.C., Ana P. Rodrigues, A.P., José N. Semedo, J.N., Pais, I.P., Martins, L.D., Simões-Costa, M.C., Leitão, A.E., Fortunato, A.S., Batista-Santos, P., Palos, I.M., Tomaz, M.A., Scotti-Campos, P., Lidon, F.C., DaMatta, F. (2013) Sustained photosynthetic performance of *Coffea* spp. under long-term enhanced [CO<sub>2</sub>]. *PLoS One*, 8: 82712.
- Reddy, K.R., Singh S.K., Koti, S., Kakani, V.G., Zhao, D., Gao W., Reddy, V.R. (2013) Quantifying corn growth and physiological responses to ultraviolet-B radiation for modeling. *Agronomy Journal*, 105:1367-137.
- Robson, T.M. Klem, K., Urban, O., Jansen, M. A. (2015) Re-interpreting plant morphological responses to UV-B radiation. *Plant, Cell & Environment*, 38:856-866.
- Rodrigues, A., Weverton, P., Jefferson, R., Machado, J.A., Figueiredo, A.M.M.A.F., Ferraz, T.M., Bernado, W.P., Bezerra, L.B.S., Abreu, D.P., Cespom, L., Ramalho, J.C., Campostrini, E. (2018) Stomatal and photochemical limitations of photosynthesis in coffee (*Coffea* spp.) plants subjected to elevated temperatures. *Crop Pasture Science*, 69:317–325.
- Royer, D.L., Meyerson L.A., Robertson K.M., Adams J.M., (2009) Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *PLoS One*, 4:e7653.
- Sang, M., Ma, F., Xie, J., Chen, X-B., Wang, K-B., Qin, X-C., Wang, W-D., Zhao, J-Q.,
- Li, L-B., Zhang, J-P., Kuang, T-Y. (2010) High-light induced singlet oxygen formation in cytochrome b6f complex from *Bryopsis corticulans* as detected by EPR spectroscopy. *Biophysical Chemistry*, 146:7-12.

- Serôdio, J., Vieira, S., Cruz, S., Coelho, H. (2006) Rapid light-response curves of chlorophyll fluorescence in microalgae: relationship to steady-state light curves and non-photochemical quenching in benthic diatom-dominated assemblages. *Photosynthesis Research*, 90:29-43.
- Sharma, A., Kumar, V., Shahzad, B., Ramakrishnan, M., Singh Sidhu, G. P., Bali, A. S., Zheng, B. (2020) Photosynthetic response of plants under different abiotic stresses: a review. *Journal of Plant Growth Regulation*, 39:509-531.
- Shine, M.B., Guruprasad, K.N., Anand, A. (2012) Effect of stationary magnetic field strengths of 150 and 200 mT on reactive oxygen species production in soybean. *Bioelectromagnetics*, 33:428-437.
- Swarna, K., Bhanumathi, G., and Murthy, S.D.S. (2012) Studies on the UV-B radiation induced oxidative damage in thylakoid photofunctions and analysis of the role of antioxidant enzymes in maize primary leaves. *The Bioscan*, 7:609-610.
- Takahashi S., Badger M.R. (2011) Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*, 16:53-60.
- Teixeira, G., Monteiro, A., Santos, C., Lopes, C.M., (2018) Leaf morphoanatomy traits in white grapevine cultivars with distinct geographical origin. *Ciência e Técnica Vitivinícola*, 33:90-101.
- This, P., Lacombe, T., Thomas, M.R. (2006) Historical origins and genetic diversity of wine grapes. *Trends in Genetics*, 22:511-519.
- Tosserams, M, Rozema, J. (1995) Effects of ultraviolet-B radiation (UV-B) on growth and physiology of the dune grassland species *Calamagrostis epigeios*. *Environmental Pollution*, 89:209-214.
- Treutter, D. (2005) Significance of flavonoids in plant resistance and enhancement of their biosynthesis. *Plant Biology*, 7:581-591.

- Tsurumoto, T., Fujikawa, Y., Onoda, Y. et al. (2022) Transcriptome and metabolome analyses revealed that narrowband 280 and 310 nm UV-B induce distinctive responses in *Arabidopsis*. *Scientific Reports - Nature*, 12:4319.
- Vanhaelewyn, L., Prinsen, E., Van Der Straeten, D., Vandebussche, F. (2016) Hormone-controlled UV-B responses in plants. *Journal of Experimental Botany*, 67:4469–4482.
- Vass, I., Turcsányi, E., Touloupakis, E., Ghanotakis, D., Petrouleas, V. (2002) The mechanism of UV-A radiation-induced inhibition of photosystem II electron transport studied by EPR and chlorophyll fluorescence. *Biochemistry*, 41:10200- 10208.
- Verdaguer, D., Jansen, M.A., Llorens, L., Morales, L.O., Neugart, S. (2017) UV-A radiation effects on higher plants: Exploring the known unknown. *Plant Science*, 255:72-81.
- Wang, P., et al., (2021) Chlorophyll retention caused by STAY-GREEN (SGR) gene mutation enhances photosynthetic efficiency and yield in soybean hybrid Z1. *Photosynthetica*, 59:37-48.
- Wen, J., Harris, A.J., Kalburgi, Y., Zhang, N., Xu, Y., Zheng, W., Ickert-Bond, S.M., Johnson, G., Zimmer, E.A. (2018) Chloroplast phylogenomics of the New World grape species (*Vitis*, Vitaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 56:297- 308.
- Wilhelm, C., Selmar, D. (2011) Energy dissipation is an essential mechanism to sustain the viability of plants: the physiological limits of improved photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, 168:79-87.
- Yu, G.H., et al (2013) The effects of increased UV-B radiation on photosynthetic and biochemical activities in Liangyoupeijiu super-high-yielding hybrid rice at the reproductive stage. *Photosynthetica*, 51:33-44.
- Yuan, Y.R., Martsinkevich, O., Hunt, J.F. (2003) Structural characterization of an MJ1267 ATP-binding cassette crystal with a complex pattern of twinning caused by

promiscuous fiber packing. *Acta Crystallographica Section D: Biological Crystallography*, 59:225-238.

Zhang, J., Hu, X., Henkow, L., Jordan, B.R., Strid, Å. (1994) The effects of ultraviolet-B radiation on the CF<sub>0</sub>F<sub>1</sub>-ATPase. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 1185:295-30.