

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

CRISTIANO FERRARA DE RESENDE

DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO DE *Syzygium jambos* (L.)
ALSTON, ESPÉCIE EXÓTICA INVASORA CULTIVADA SOB
DIFERENTES SUBSTRATOS E INTENSIDADES LUMINOSAS

JUIZ DE FORA
MINAS GERAIS, BRASIL

2016

CRISTIANO FERRARA DE RESENDE

DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO DE *Syzygium jambos* (L.)
ALSTON, ESPÉCIE EXÓTICA INVASORA CULTIVADA SOB
DIFERENTES SUBSTRATOS E INTENSIDADES LUMINOSAS

Tese apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos
requisitos para obtenção do Título de Doutor em Ecologia
Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Henrique Pereira Peixoto

JUIZ DE FORA
MINAS GERAIS, BRASIL

2016

Ficha catalográfica elaborada através do programa de geração automática da Biblioteca Universitária da UFJF, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

Resende, Cristiano Ferrara de.

Desempenho ecofisiológico de *Syzygium jambos* (L.) Alston, espécie exótica invasora cultivada sob diferentes substratos e intensidades luminosas / Cristiano Ferrara de Resende. -- 2016. 87 f.

Orientador: Paulo Henrique Pereira Peixoto

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, 2016.

1. ecofisiologia. 2. espécies invasoras. 3. intensidades luminosas. 4. estresse oxidativo. 5. capacidade fotossintética. I. Peixoto, Paulo Henrique Pereira, orient. II. Título.

**“DESEMPENHO ECOFISIOLÓGICO DE SYZYGIUM JAMBOS (L.) ALSTON, ESPÉCIE
EXÓTICA INVASORA CULTIVADA SOB DIFERENTES SUBSTRATOS E
INTENSIDADES LUMINOSAS.”**

Cristiano Ferrara de Resende

Orientador: Prof. Dr. Paulo Henrique Pereira Peixoto

Tese apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Doutor em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Aprovado em 22 de agosto de 2016.



Prof. Dr. Paulo Henrique Pereira Peixoto
Universidade Federal de Juiz de Fora - UFJF



Prof. Dr. Cleberson Ribeiro
Universidade Federal de Viçosa - UFV



Prof. Dr. Leandro Elias Moraes
Instituto Federal de Minas Gerais - Ouro Branco - IFMG



Dr. Leônidas Paixão Passos
EMBRAPA – Gado de Leite



Prof. Dr. Fernando Teixeira Gomes
Centro de Ensino Superior de Juiz de Fora – CES-JF

There is no knowledge that is not power

Ralph Waldo Emerson

*Take the risk of thinking for yourself. Much
more happiness, truth, beauty and wisdom will
come to you that way.*

Christopher Hitchens

Agradecimentos

Aos meus pais, Dorotéia e Cosme, que sempre me deram as condições de subsistir e continuar adiante. Tudo que consegui foi por intermédio de seus esforços, e serei sempre grato a eles. Peço desculpas pelos momentos em que a convivência comigo tenha sido um pouco (ou muito) difícil de aguentar. Amo muito vocês. Aos meus irmãos, especialmente à minha irmã Marina, pelas conversas sábias e pelos bons momentos de descontração. Saiba que sempre poderá contar comigo, para tudo que precisar na vida.

À Paula, minha namorada e companheira há mais de seis anos. Essa conquista é imensuravelmente também sua, pois me aturar é algo realmente complicado. Agradeço por tudo que vivemos nesse tempo, dos momentos banais aos mais significativos. Eu a amo, e espero sempre atender às suas expectativas quanto ao que se espera de um parceiro, de um companheiro, de um amor, enfim. Aos meus sogros, Reiko e Marcos, que me trataram como um filho desde o primeiro momento em que me viram. Agradeço pela confiança, pelo carinho, pelas conversas e por tudo que fizeram e fazem por mim. São uma família iluminada, perto da qual qualquer pessoa se sente bem e em casa. Infelizmente, não poderei dizer ao meu sogro o quanto foi bom conhecê-lo, estar com ele e fazer parte de sua casa, mas espero transmitir à Paula e à minha sogra esse agradecimento em forma de carinho e dedicação.

Aos meus eternos amigos Bruce, Guilherme, Júlio e Tiago, sem os quais a vida seria desanimadora. Agradeço por tudo que vivemos, espero que nossa amizade nunca acabe e que tenhamos ainda inúmeros momentos felizes, quem sabe vendo nossos filhos crescendo juntos. Agradeço ao Guilherme, que fez nossas vidas mais leves e nos mostrou que, embora as adversidades sejam constantes, rir nos faz transpô-las com facilidade. Sua ausência em nossa vida é e será sempre presente.

Aos meus professores do ensino médio, cursado no Colégio Meta, por tudo que me ensinaram e pelos inúmeros exemplos que deixaram. Eles contribuíram significativamente para a construção do indivíduo que sou hoje, transmitindo o conhecimento de uma forma simples e atraente. Foram meus primeiros mestres, sem os quais eu não teria seguido o caminho da ciência. Agradeço aos professores e professoras Bernadette, Walceni, Peixoto, Wander, Adílson, Andréia, Naga, Jorge, Edmundo e Marco Aurélio, bem como à direção e à coordenação do colégio, nas figuras do José Mário e da Célia.

Aos meus inúmeros professores da graduação e do mestrado, que também fizeram parte do meu crescimento científico. Ao Departamento de Botânica e aos seus professores Andrea,

Fatinha, Daniel, Luciana, Ana Paula, Fabrício, Nádia, Vinícius e Gustavo, com os quais compartilhei o espaço e ideias. À Cristina, sem a qual não haveria como trabalhar no laboratório, ao Wanderson e à Flávia, pelas conversas e ajudas.

Aos meus colegas de graduação, por tudo que passamos juntos. Especialmente aos colegas que ficaram mais próximos e se tornaram amigos: à Tati e à Isabel, pelos incontáveis almoços e conversas sempre acompanhadas de gargalhadas; ao Philipe, pela incontestável amizade ao longo desses mais de 10 anos e pelas várias sessões de cinema que pegamos.

Aos inúmeros colegas de pós-graduação, pela convivência e paciência. À PGECOL e aos seus coordenadores, pelos subsídios e auxílios ao longo desses anos. A pessoas fundamentais como José Carlos, Malafaia, Júlio e Rosi, que estiveram à frente da secretaria e foram os responsáveis pela movimentação das engrenagens da pós-graduação. Às agências de fomento CAPES, pelas bolsas concedidas, e FAPEMIG, pelo financiamento dos projetos de pesquisa.

Ao Laboratório de Parasitologia e ao Laboratório de Bioquímica, pelo empréstimo de equipamentos necessários à realização dos experimentos. Ao Laboratório de Genética, pela parceria constante. Ao professor de Bioquímica Jair, pelos auxílios prestados.

Aos membros da banca, pela aceitação da participação na defesa. De antemão, agradeço pelas considerações que farão. Ao Leandro, sem o qual a fotossíntese seria um tópico impossível de acessar, e ao Cleber, pela ajuda referente à bioquímica. A ambos, pela receptividade, paciência e auxílios inestimáveis.

Aos meus colegas e amigos do Laboratório de Fisiologia Vegetal. Este tem sido minha casa há mais de 7 anos. Nada teria sido feito se não fosse a ajuda de vocês, e é impossível expressar minha gratidão em palavras. Especialmente à Aline e ao Vinícius, pela significativa contribuição, e também ao Felipe e ao Jobert, pela convivência e pelas conversas.

Ao meu orientador, professor Paulo Henrique Pereira Peixoto. Agradeço pela oportunidade, pelo trabalho, pelas conversas e pela amizade. Agradeço pelo respeito com o qual sempre me tratou, e por apresentar a Fisiologia Vegetal e a sua beleza com grande competência. As limitações que cercam a pesquisa científica são aparentes e os problemas, por vezes, desanimadores. Mas não há quem não conheça nosso laboratório e não reconheça o quanto ele mudou e melhorou nos últimos anos, tendo como principais responsáveis sua perseverança e sua vontade. Você merece congratulações e muito sucesso, tanto na vida profissional quanto no âmbito pessoal. Espero corresponder às expectativas e trabalhar com afinco, e onde quer que estejamos, torço para que a parceria se mantenha.

A todos que de alguma forma fizeram parte dessa conquista.

Sumário

| | |
|--|-----------|
| Resumo..... | 1 |
| Abstract | 3 |
| I. Introdução | 5 |
| II. Material e Métodos | 9 |
| <i>Material vegetal e germinação</i> | <i>9</i> |
| <i>Consumo de reservas após a germinação</i> | <i>9</i> |
| <i>Condições de cultivo inicial em casa de vegetação</i> | <i>10</i> |
| <i>Granulometria e fertilidade dos substratos</i> | <i>11</i> |
| <i>Análises do crescimento inicial das plantas</i> | <i>12</i> |
| <i>Montagem do experimento</i> | <i>12</i> |
| <i>Crescimento das plantas submetidas a diferentes ambientes luminosos</i> | <i>12</i> |
| <i>Determinação do índice SPAD e análises de pigmentos fotossintéticos</i> | <i>13</i> |
| <i>Fertilidade dos substratos e nutrientes foliares</i> | <i>15</i> |
| <i>Análises bioquímicas</i> | <i>15</i> |
| <i>Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i> | <i>19</i> |
| III. Resultados..... | 20 |
| <i>Consumo de reservas após a germinação</i> | <i>20</i> |
| <i>Granulometria e fertilidade dos substratos</i> | <i>21</i> |
| <i>Análises do crescimento inicial das plantas</i> | <i>23</i> |
| <i>Crescimento das plantas submetidas a diferentes ambientes luminosos</i> | <i>26</i> |
| <i>Determinação do índice SPAD e análises de pigmentos fotossintéticos</i> | <i>37</i> |
| <i>Fertilidade dos substratos e nutrientes foliares</i> | <i>43</i> |
| <i>Análises bioquímicas</i> | <i>47</i> |
| <i>Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i> | <i>50</i> |
| IV. Discussão..... | 56 |
| <i>Consumo de reservas após a germinação</i> | <i>56</i> |
| <i>Granulometria, fertilidade dos substratos e análise dos nutrientes foliares</i> | <i>57</i> |
| <i>Análises do crescimento das plantas</i> | <i>59</i> |
| <i>Determinação do índice SPAD e análises de pigmentos fotossintéticos</i> | <i>63</i> |
| <i>Análises bioquímicas</i> | <i>66</i> |
| <i>Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a</i> | <i>68</i> |
| V. Considerações finais | 72 |
| VI. Referências Bibliográficas..... | 74 |

Resumo

Syzygium jambos (L.) Alston é uma espécie da família Myrtaceae, conhecida popularmente como “jambo-rosa” e originária da Ásia Tropical. Apresenta grande plasticidade fenotípica a condições ambientais contrastantes e uma elevada capacidade invasora, sendo capaz de adaptar-se tanto a áreas abertas quanto de dossel fechado. Seus indivíduos formam uma copa densa, impedindo a colonização de plantas nativas e o estabelecimento de espécies mais dependentes de luz. É, por isso, de grande importância ecológica. Apesar de ser uma espécie invasora de diversas ilhas oceânicas e áreas continentais tropicais, trabalhos que visem entender os mecanismos ecofisiológicos subjacentes a essa capacidade são inexistentes. Dessa forma, objetivou-se descrever as alterações morfológicas, bioquímicas e metabólicas de plantas de *S. jambos* cultivadas em diferentes condições de luminosidade e fertilização, além de verificar a viabilidade da utilização do clorofilômetro portátil SPAD-502 na determinação indireta dos teores de pigmentos fotossintéticos foliares. Para tal, sementes foram coletadas de um indivíduo estabelecido no Instituto de Ciências Biológicas da UFJF e germinadas, período durante o qual a mobilização de carboidratos cotiledonares foi avaliada. As sementes foram plantadas em copos descartáveis, e após o crescimento até cerca de 11 cm foram transplantadas para vasos de 25 L, preenchidos com substrato formado por terra e areia (controle), substrato adicionado de esterco bovino e um terceiro com adição de adubo químico. As plantas foram transferidas para diferentes ambientes luminosos, denominados de baixa radiação (BR), radiação intermediária (RI) e alta radiação (AR), permanecendo por cerca de 11 meses. Os resultados do presente trabalho demonstraram importantes respostas adaptativas das plantas de *S. jambos* aos diferentes ambientes luminosos, como, por exemplo, menor desenvolvimento da parte aérea, maior alocação de biomassa nas raízes, menor comprimento de internódios e a presença de folhas em posição mais vertical em plantas a pleno sol. Por sua vez, as plantas sob baixas radiações apresentaram folhas com áreas maiores, além de teores de pigmentos fotossintéticos significativamente maiores, que as plantas sob maiores intensidades luminosas. Houve correlação positiva significativa entre os teores de pigmentos fotossintéticos aferidos espectrofotometricamente e os índices SPAD obtidos com auxílio do clorofilômetro portátil, validando sua utilização na quantificação indireta desses teores em plantas de *S. jambos*. Com relação ao metabolismo antioxidativo, foram evidenciadas diferentes estratégias de combate à geração de espécies reativas de oxigênio. De forma geral, ressalta-se a maior atividade de enzimas antioxidativas nos ambientes mais sombreados, bem como a maior produção de carotenoides nas folhas desenvolvidas a pleno sol. Os parâmetros fotossintéticos e de

fluorescência evidenciaram importantes respostas à variação na luminosidade. Independentemente do ambiente luminoso, as plantas de *S. jambos* apresentaram crescimento e desenvolvimento, permanecendo viáveis. Os dados do presente trabalho nos permitem concluir que os atributos morfológicos, fisiológicos e bioquímicos apresentados pela espécie invasora *Syzygium jambos* em condições contrastantes de luminosidade são de grande importância na sua aclimação e permanência em ambientes naturais diversos, contribuindo para a sua capacidade invasora.

Palavras-chave: ecofisiologia, espécies invasoras, intensidades luminosas, estresse oxidativo, capacidade fotossintética.

Abstract

Syzygium jambos (L.) Alston is a species of the Myrtaceae family, popularly known as “rose-apple” and originated in tropical Asia. It has great phenotypic plasticity to contrasting environmental conditions and high invasiveness, being able to adapt to both open areas as closed canopy. Its individuals form a dense crown, preventing colonization of native plants and the establishment of more light dependent species. It is therefore of great ecological importance. Despite being an invasive species in many tropical oceanic islands and continental areas, works aimed at understanding the ecophysiological mechanisms underlying this capacity are scarce. Thus, this study aimed to describe the morphological, biochemical and metabolic alterations in *S. jambos* plants grown under different light conditions and fertilization systems, and verify the feasibility of using the SPAD-502 chlorophyll meter in indirect determination of the levels of leaf photosynthetic pigments. For that, seeds were collected from one individual established in the Institute of Biological Sciences of UFJF and placed to germinate, during which the mobilization of cotyledon carbohydrates was assessed. The seeds were planted in plastic cups, and after raising to about 11 cm they were transplanted into pots of 25 L, filled with substrate formed by land and sand (control), substrate added with bovine manure and a third with the addition of chemical fertilizer. The plants were transferred to different light environments, called low radiation (BR), intermediate radiation (RI) and high radiation (AR), where they stood for about 10 months. The results of this study showed significant adaptive responses of *S. jambos* plants to different light environments, such as lower development of the aerial part, higher allocation of biomass in the roots, shorter internodes and the presence of leaves in a more vertical position in plants at full sun. In turn, plants under low radiation showed leaves with larger areas than plants under higher light intensities, in addition to significantly higher levels of photosynthetic pigments. There was a significant positive correlation between the levels of photosynthetic pigments measured spectrophotometrically and the SPAD indices, obtained with the help of chlorophyll meter, validating its use in indirect quantification of these levels in *S. jambos* plants. Regarding the antioxidative metabolism, there were different strategies to combat the formation of reactive oxygen species. Overall, the study highlights the increased activity of antioxidant enzymes in shadier environments, as well as increased production of carotenoids in the leaves developed in full sun. The photosynthetic and fluorescence parameters showed significant responses to changes in light condition. Regardless of the ambient light, plants of *S. jambos* showed growth and development while remaining viable. The present data allow us to conclude that the morphological, physiological and biochemical attributes presented

by the invasive species *Syzygium jambos* in contrasting light conditions are of great importance for their acclimation and permanence in different natural environments, contributing to its invasiveness.

Key words: ecophysiology, invasive species, light intensities, oxidative stress, photosynthetic capacity.

I. Introdução

Em florestas tropicais, a intensidade de radiação luminosa que chega até as plantas é considerada o fator ambiental mais variável, tanto espacial quanto temporalmente, desempenhando um papel importante na determinação do comportamento ecofisiológico das espécies florestais (Lüttge, 2008). Os problemas opostos de lidar com altas ou baixas intensidades luminosas são enfrentados não apenas por plantas estabelecidas em locais ensolarados ou locais sombreados, mas também por folhas localizadas em diferentes porções na copa de uma árvore e até mesmo por diferentes células de uma mesma folha (Valladares e Pearcy, 1999). Plantas desenvolvidas sob diferentes condições luminosas, assim como plantas de diferentes espécies, podem acumular biomassa de maneira desigual em seus diferentes órgãos (Poorter *et al.*, 2012). Sob baixas intensidades luminosas, as plantas tendem a alocar mais biomassa nas folhas que nas raízes, além de mostrarem diversas outras modificações em atributos foliares (Valladares e Niinemets, 2008). A aclimatação das folhas a diferentes condições luminosas ocorre principalmente por meio de modificações em sua morfologia (forma e disposição), anatomia (densidade da folha, número e espessura das camadas de células) e fisiologia (atividades associadas à captação de luz, transporte de elétrons e fixação de carbono) (Delagrangue, 2011).

A diferença mais notável entre plantas de uma mesma espécie crescidas à sombra e plantas expostas à luz solar direta é a cor das folhas, que varia de verde escuro nas plantas de sombra a amarelo brilhante nas de sol, passando por verde claro em ambientes intermediários (Lüttge, 2008). A quantificação dos teores de pigmentos fotossintéticos foliares é uma ferramenta importante para entender como as plantas respondem e se adaptam a condições estressantes (Carter e Knapp, 2001), como limitações na disponibilidade de luz (Valladares e Niinemets, 2008; Niinemets, 2010) e água (Liu *et al.*, 2011). Tradicionalmente, essas análises são realizadas em laboratório, utilizando solventes orgânicos para extração dos pigmentos e espectrofotômetros para a leitura das absorbâncias (Lichtenthaler, 1987; Porra *et al.*, 1989; Parry *et al.*, 2014). As metodologias são destrutivas, trabalhosas e demoradas (Sim *et al.*, 2015), uma vez que os tecidos precisam ser macerados ou descoloridos no solvente, o que torna impossível a realização de análises repetidas em folhas individuais.

Clorofilômetros portáteis, como o SPAD-502 (Konica Minolta, Osaka, Japão), têm sido amplamente utilizados como alternativas eficientes aos métodos destrutivos clássicos (Xu *et al.*, 2014; Sim *et al.*, 2015). Esses equipamentos estimam o teor de pigmentos fotossintéticos

de maneira instantânea, indireta e não destrutiva, considerando as propriedades óticas das folhas. As clorofilas possuem picos de absorbância nas regiões azul (entre 400 e 500 nm) e vermelha (entre 600 e 700 nm) do espectro luminoso, com nenhuma absorbância na região do infravermelho próximo (Konica Minolta, 2015). Aproveitando essa propriedade, o SPAD-502 mede a transmitância de dois comprimentos de onda através das folhas: 650 nm (vermelho) e 940 nm (infravermelho próximo). Concentrações elevadas de clorofila aumentam a absorção da radiação no vermelho, não interferindo, no entanto, na absorção da radiação na região do infravermelho próximo, que é transmitida em grande quantidade através da folha; esta região é, portanto, utilizada como um comprimento de onda de referência (Parry *et al.*, 2014).

Utilizando uma equação matemática, o SPAD-502 converte as medições das transmitâncias dos comprimentos de onda em *valores* ou *índices SPAD* (Mielke *et al.*, 2010). Devido ao fato de o clorofilômetro fornecer apenas um índice simples, a análise dos teores dos pigmentos foliares requer a calibração dos índices SPAD com valores obtidos por metodologias espectrofotométricas destrutivas (Mielke *et al.*, 2010). A relação matemática entre os índices SPAD e o teor de pigmentos foliares varia entre os diferentes tipos de pigmento e é específica para cada espécie estudada (Sim *et al.*, 2015), podendo variar até mesmo dentro da mesma espécie (Parry *et al.*, 2014). Dessa maneira, apesar de muitos trabalhos na literatura apontarem genericamente que há correlação positiva entre os resultados obtidos por essas duas metodologias, o estabelecimento de equações para cada espécie analisada torna-se necessário.

Além da luminosidade, a disponibilidade de nutrientes do solo e as concentrações de nutrientes foliares podem influenciar de forma decisiva o crescimento e o desenvolvimento das plantas (Ferreira *et al.*, 2009), bem como a coloração das folhas. Diversos trabalhos na literatura apontam o uso eficaz do SPAD-502 na determinação indireta dos teores foliares de nitrogênio, devido à sua correlação com o teor de clorofilas (Mizusaki *et al.*, 2013; Pôrto *et al.*, 2014; Souza *et al.*, 2014; Viana *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2014; Yang *et al.*, 2014a; Schlichting *et al.*, 2015; Sim *et al.*, 2015).

A exposição a baixas ou altas radiações pode causar uma série de problemas nas plantas, que envolvem alterações no metabolismo fotossintético e antioxidativo (dosAnjos *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016). Em condições estressantes, pode haver um desequilíbrio entre a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) e os mecanismos de desintoxicação, levando ao acúmulo desses componentes e acarretando estresse oxidativo (Mittler, 2002; Miller *et al.*, 2010; Kibinza *et al.*, 2011). As EROs mais importantes biologicamente incluem o radical superóxido ($O_2^{\cdot-}$), o peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e o radical hidroxila (OH^{\cdot}), que são formados por meio de reações de transferência de elétrons, além do oxigênio *singlet* (1O_2), produzido continuamente

pelo fotossistema II (PSII) durante a fotossíntese (Scandalios, 1993; Apel e Hirt, 2004; Carvalho, 2008). As EROs são extremamente ativas e citotóxicas para os organismos, podendo reagir com ácidos graxos insaturados e causar a peroxidação de lipídeos essenciais da membrana plasmática ou de organelas intracelulares. Os danos à membrana plasmática podem levar ao extravasamento do conteúdo celular, à rápida desidratação e à morte da célula, e os danos às membranas intracelulares podem afetar a atividade mitocondrial, causar queda no conteúdo de pigmentos fotossintéticos e perda da capacidade de fixação de carbono nos cloroplastos. Além disso, pode haver degradação de proteínas, inativação enzimática e danos ao DNA (Scandalios, 1993; Cassells e Curry, 2001; Møller, 2001; Mittler, 2002; Apel e Hirt, 2004; Møller *et al.*, 2007; Bařková *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2010).

A desintoxicação das EROs é feita tanto por mecanismos de defesa não enzimáticos quanto por mecanismos enzimáticos (Kibinza *et al.*, 2011). Dentre estes últimos, destacam-se enzimas capazes de remover, neutralizar ou varrer os radicais livres e seus intermediários, como superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POD) e polifenol oxidase (PPO), que atuam como um dos principais mecanismos de tolerância ao estresse oxidativo nas plantas (Scandalios, 1993; Mittler, 2002; Apel e Hirt, 2004; Bařková *et al.*, 2008; Lokhande *et al.*, 2010; Zheng *et al.*, 2010).

Syzygium jambos (L.) Alston (Myrtaceae), conhecida vulgarmente como “jambo-rosa”, é uma espécie arbórea originária da Ásia Tropical, cujos indivíduos atingem acima dos 12 m de altura e 60 cm de diâmetro. Seus frutos são carnosos, muito apreciados pela fauna, e suas sementes são poliembrionárias, podendo gerar mais de oito plântulas cada. A espécie apresenta grande plasticidade a condições ambientais adversas e fácil adaptação a ambientes de florestas tropicais úmidas (Carvalho, 2005). *S. jambos* é uma espécie exótica de grande importância ecológica, capaz de invadir tanto áreas abertas quanto de dossel fechado, modificando as características das comunidades nas quais se torna dominante (Lugo, 2004; Brown *et al.*, 2006; Cramer *et al.*, 2008). Além disso, os indivíduos adultos formam uma copa densa, restringindo a colonização de espécies nativas e o estabelecimento de espécies mais dependentes de luz (Horvitz *et al.*, 1998; Aide *et al.*, 2000). Por ser uma exótica invasora de diversas ilhas oceânicas e de áreas continentais tropicais, ela é considerada uma espécie “super-invasora” (Leung *et al.*, 2009).

Diversos estudos avaliando o crescimento e as adaptações morfológicas das plantas às diferentes condições luminosas têm sido realizados com espécies das diferentes formações fitogeográficas brasileiras, como a Floresta Amazônica, a Mata Atlântica e o Cerrado (Silva *et al.*, 2007; Scalón *et al.*, 2008; Mota *et al.*, 2013; Pacheco *et al.*, 2013; Dalmolin *et al.*, 2015;

Lopes *et al.*, 2015; Martins *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2016). Estes trabalhos visam compreender a ecofisiologia das diferentes espécies nativas brasileiras, muitas vezes com o objetivo de melhorar a produção de mudas e fomentar iniciativas de reflorestamento.

As invasões biológicas são um dos principais fatores que alteram a biodiversidade, causando consequências negativas severas (Sakai *et al.*, 2001). Apesar de estarem se tornando cada vez mais frequentes, as características adaptativas ecológicas e ecofisiológicas de muitas espécies exóticas invasoras ainda são pouco conhecidas (Niinemets *et al.*, 2003). Compreender os mecanismos pelos quais as espécies invasoras superam as espécies nativas é crucial para controlar sua propagação (Funk e Vitousek, 2007).

Os objetivos do presente trabalho foram:

- Avaliar as alterações morfológicas que ocorrem em plantas de *S. jambos* desenvolvidas em diferentes ambientes luminosos e submetidas a diferentes sistemas de fertilização, na tentativa de correlacionar esses dados ao potencial invasor e competitivo que de maneira geral as espécies exóticas apresentam.

- Avaliar a efetividade do uso do clorofilômetro portátil SPAD-502 para estimar o teor de pigmentos em folhas de plantas de *S. jambos* sob as mesmas condições descritas anteriormente.

- Avaliar as respostas de trocas gasosas, fluorescência da clorofila a e a atividade de enzimas do metabolismo antioxidativo em plantas de *S. jambos* desenvolvidas nas condições descritas anteriormente.

II. Material e Métodos

Material vegetal e germinação

Frutos de *S. jambos* de um indivíduo matriz estabelecido no Instituto de Ciências Biológicas (ICB) da Universidade Federal de Juiz de Fora foram coletados em dezembro de 2012 e imediatamente despulpados para obtenção das sementes. Cerca de 300 sementes foram obtidas e transferidas para placas de Petri forradas com papel filtro e adicionadas de 20 mL de água destilada, para embebição e germinação. As sementes permaneceram em ambiente com temperaturas de 25 ± 3 °C e fotoperíodo de 16 horas.

Consumo de reservas após a germinação

Após 5, 10 e 15 dias da germinação (considerando a protrusão das radículas), 9 sementes foram retiradas (totalizando 27) e deixadas por 5 min em nitrogênio líquido, sendo, em seguida, armazenadas em freezer para posterior análise. Nessas sementes foram determinados os conteúdos de sacarose, carboidratos solúveis totais (CST), amido e açúcares redutores.

O conteúdo de sacarose foi determinado pela metodologia de van Handel (1968). Foram pesados 0,1 g de massa cotiledonar fresca, homogeneizados em 4,5 mL da mistura MCA (metanol, clorofórmio e água; 12:5:3 v/v/v) e centrifugados a 3.500 g, por 30 min, a 4 °C. A extração foi repetida duas vezes para o resíduo, os sobrenadantes reunidos e seu volume final ajustado. A cada 2 mL do sobrenadante foram adicionados 0,5 mL de clorofórmio e 0,75 mL de água destilada. Após agitação vigorosa e centrifugação da mistura (3.000 g, por 10 min, a 4 °C), a fração aquosa metanólica (superior) foi coletada e incubada a 35 °C, por 40 min, possibilitando a evaporação do clorofórmio residual. Do extrato resultante, uma alíquota de 0,1 mL foi utilizada nas análises, iniciadas pela adição de 0,1 mL de KOH 30 % e incubação a 100 °C, por 10 min. Após resfriamento, 3 mL de antrona 0,2 % (p/v) em H₂SO₄ concentrado foram adicionados e as amostras foram incubadas a 40 °C, por 20 min. Após o resfriamento, a absorbância das amostras foi lida em espectrofotômetro a 620 nm. A partir de uma curva padrão de sacarose, os resultados foram calculados e expressos em mg de sacarose g⁻¹ de MF.

O conteúdo de carboidratos solúveis totais (CST) nos tecidos foi obtido pelo método de Dubois *et al.* (1956). Foram pesados 0,1 g de massa cotiledonar fresca (MF), colocados em tubos de ensaio de 15 mL e homogeneizados com 5 mL de água destilada e mantidos em banho-maria por 30 min a 100 °C. Os tubos de ensaio foram retirados do banho-maria e centrifugados a 1000 rpm durante 10 min para extração das amostras. Dos sobrenadantes coletados, uma

alíquota de 100 µL foi retirada e a ela adicionado 400 µL de H₂O destilada, em tubos de ensaio, sendo submetidos à agitação vigorosa e homogeneização em vórtex. Em seguida, foram adicionados 0,5 mL de fenol 5 % (p/v) e as soluções novamente agitadas em vórtex. Posteriormente, 2,5 mL de H₂SO₄ concentrado foi adicionado, de uma única vez, no centro de cada tubo. Em seguida, os tubos foram agitados novamente e colocados na bancada para resfriamento, por 20 min. A leitura das absorvâncias foi feita em espectrofotômetro a 490 nm, tendo como controle água destilada (em substituição ao extrato) mais reagentes adicionados na proporção de 0,5 mL de água destilada, 0,5 mL de fenol 5 % e 2,5 mL de H₂SO₄. Para o cálculo do conteúdo de CST utilizou-se uma curva-padrão de glicose e os resultados foram expressos em mg de glicose g⁻¹ de MF.

Para a determinação do conteúdo de amido nos tecidos o método utilizado foi o de Dubois *et al.* (1956). Foi realizada uma extração etanólica de 0,1 g de massa cotiledonar fresca em 5,0 mL de etanol 80 % (v/v) por 30 min a 80 °C e depois uma nova extração com 5,0 mL de ácido perclórico (HClO₄) 30 % (v/v) por 30 min a 25 °C. A primeira e a segunda extração foram combinadas e centrifugadas a 2000 rpm por 10 min, e os sobrenadantes coletados. Os sobrenadantes de cada extração foram unidos e o volume aferido para 10 mL com água destilada, para obtenção do extrato total. Dos sobrenadantes, foram coletados 100 µL e a eles adicionados 400 µL de H₂O destilada, sendo submetidos à agitação em vórtex. Após esse procedimento, 0,5 mL de fenol 5 % foram adicionados e nova agitação em vórtex foi realizada. Logo após, 2,5 mL de H₂SO₄ concentrado foram adicionados uniformemente no centro de cada tubo e mais uma vez os tubos foram agitados em vórtex. A leitura das absorvâncias foi realizada em espectrofotômetro, a 490 nm, após 20 min de resfriamento. Para o cálculo do conteúdo de amido utilizou-se uma curva-padrão de glicose, sendo os resultados expressos em mg de glicose g⁻¹ de MF. O conteúdo de açúcares redutores foi determinado pela diferença entre os conteúdos de CST e sacarose. Os resultados foram expressos em mg de glicose g⁻¹ de MF.

Condições de cultivo inicial em casa de vegetação

Após a germinação, as sementes restantes (cerca de 270) foram plantadas em copos descartáveis de 200 mL, preenchidos com substrato Plantmax Hortaliças HT®. Todas as sementes germinaram e geraram mudas, que foram transferidas para casa de vegetação na Estação Experimental de Cultivo e Manutenção de Plantas da UFJF. As mudas permaneceram em ambiente sombreado e o substrato foi mantido à capacidade de campo. Após um período de 8 meses de crescimento, as mudas foram padronizadas pelo tamanho (10 a 12 cm) e pelo número de folhas (8 a 10 folhas por planta) e utilizadas na montagem do experimento.

Foram preparados vasos de 25 L (28 cm de diâmetro inferior, 33 de diâmetro superior e 34,5 cm de altura) que, de acordo com o substrato que continham, perfaziam 3 tratamentos: **1) controle** (terra e areia, na proporção 3:2 (v/v)); **2) esterco bovino curtido** (terra, areia e esterco, na proporção 3:2:1 (v/v/v)) e **3) adubo químico** (terra e areia, na proporção 3:2 (v/v), + 50 g de fertilizante mineral). O fertilizante empregado foi o Forth Frutas®, caracterizado por conter 12 % de nitrogênio total (N), 5 % de fósforo (P₂O₅), 15 % de potássio (K₂O), 1 % de cálcio (Ca), 1 % de magnésio (Mg), 5 % de enxofre (S), 0,2 % de zinco (Zn), 0,2 % de ferro (Fe), 0,05 % de cobre (Cu), 0,06 % de boro (B), 0,08 % de manganês (Mn) e 0,005 % de molibdênio (Mo). Os vasos foram distribuídos em dois ambientes com diferentes níveis de luminosidade, em casa de vegetação: 4 % da luminosidade ambiente (cerca de 100 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ de radiação fotossinteticamente ativa – PAR), denominado baixa radiação (BR) e 9 % da luminosidade ambiente (cerca de 220 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ de PAR), denominado radiação intermediária (RI), luminosidades proporcionadas pela utilização de uma combinação de telas de poliolefinas de cor preta (Sombrite®) de diferentes malhas. O valor de 2400 μmol de fótons m⁻² s⁻¹ de PAR, medido em dias ensolarados, foi utilizado como padrão de 100 %, denominado alta radiação (AR). Estes valores foram escolhidos por estarem próximos dos apontados por Schumacher *et al.* (2009) como representativos das condições de sombreamento típicas no sub-bosque de florestas, ambiente no qual *S. jambos* possui elevada ocorrência.

As mudas padronizadas foram aleatoriamente transferidas para os vasos de 25 L, em um dos três tratamentos de adubação e sob um dos dois níveis luminosos. Os experimentos foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado, num esquema fatorial (3 tratamentos de adubação x 2 intensidades luminosas), totalizando 6 tratamentos.

Granulometria e fertilidade dos substratos

Amostras dos três substratos utilizados foram coletadas aleatoriamente antes da instalação dos experimentos, visando à determinação da granulometria e da composição de nutrientes. Os teores de potássio (K), fósforo (P), zinco (Zn), ferro (Fe), manganês (Mn) e cobre (Cu) foram obtidos após a extração com solução Mehlich 1 (HCl 0,05 M + H₂SO₄ 0,0125 M); os minerais cálcio (Ca), magnésio (Mg) e alumínio (Al) foram extraídos com solução de KCl 1M; para extração do boro (B), foi utilizada água quente; o enxofre (S) foi extraído com fosfato monocálcio em ácido acético; a acidez potencial (H + Al) foi determinada através do pH em solução tampão SMP. Outros atributos determinados foram: pH em água (1:2,5), soma de bases trocáveis (SB), capacidade de troca catiônica a pH 7,0 (T), capacidade de troca catiônica efetiva (t), índice de saturação de bases (V), índice de saturação de alumínio (m), matéria orgânica

(M.O.; obtida através da oxidação por $\text{Na}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ 4N + H_2SO_4 10N) e fósforo remanescente (P-Rem). Todas as análises foram realizadas pelo Laboratório de Análises de Solo, do Departamento de Ciência do Solo da Universidade Federal de Lavras (UFLA).

Análises do crescimento inicial das plantas

A primeira análise de crescimento foi realizada 75 dias após o início do experimento, na qual 60 plantas em cada tratamento foram analisadas. Os dados da altura das plantas foram determinados com auxílio de uma trena, e os de diâmetro à altura do coleto com utilização de um paquímetro digital (resolução 0,01 mm). De posse desses dados, foram calculadas a relação altura/diâmetro e a taxa inicial de crescimento em altura das plantas (cm/mês). As plantas permaneceram nesses ambientes luminosos e, após mais seis meses, foi realizada uma segunda análise de crescimento. As mesmas medições foram realizadas; porém, sem o tratamento de adubação química, do qual todas as plantas morreram.

Montagem do experimento

Plantas crescidas inicialmente em ambiente mais sombreado (BR), provenientes de ambos os tratamentos de adubação remanescentes, foram uniformizadas pelo tamanho (de 30 a 50 cm de altura, com média de 40 cm) e pelo número de folhas (12 a 18, com média de 16 folhas), totalizando 30 plantas do tratamento controle e 19 plantas do adubado. Essas plantas foram subdivididas aleatoriamente da seguinte forma: um conjunto permaneceu no ambiente mais sombreado (BR), um segundo conjunto foi distribuído no ambiente de radiação intermediária (RI) e um terceiro conjunto foi exposto à luz solar plena (AR). Dessa forma, em cada um dos ambientes luminosos, foram avaliadas 10 plantas do grupo controle e 6 plantas do tratamento adubado com esterco bovino. Os experimentos foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado, num esquema fatorial (2 substratos x 3 intensidades luminosas), totalizando 6 tratamentos. As plantas foram uniformemente irrigadas pelo menos duas vezes por semana, até à capacidade de campo.

Crescimento das plantas submetidas a diferentes ambientes luminosos

Após 10 meses da montagem do experimento, foram realizadas as seguintes análises morfométricas:

(a) atributos da planta: com auxílio de uma trena, foi medida a altura das plantas (cm) e o comprimento total de ramos (cm); com auxílio de um paquímetro digital (resolução 0,01 mm), foram medidos o diâmetro do caule a 1 cm do solo (mm) e o comprimento do internódio (CI)

(mm) (entre o terceiro e o quinto nós, a partir do ápice da planta); com auxílio de um transferidor, foi medido o ângulo foliar (°) (duas folhas, do 4° ou 5° nó). Também foi calculada a relação altura/diâmetro (cm/mm) e a taxa de crescimento em altura (cm/mês).

(b) atributos foliares: foram coletadas duas folhas por planta, do 4° ou 5° nó. Com auxílio de uma régua, foram medidos o comprimento (cm) (eixo longitudinal, desde a base até o ápice) e a largura (cm) (eixo transversal, de bordo a bordo, na região média) das folhas; com auxílio de um paquímetro digital (resolução 0,01 mm), foi aferida a espessura da folha na região mediana do limbo; com auxílio de uma balança (0,0001 g precisão) foi medida a massa foliar; a área da folha foi aferida após o escaneamento da folha e o cálculo com a utilização do software ImageJ. Adicionalmente, foram retirados seis discos foliares de 0,8 cm² cada, de cada uma das folhas escaneadas, determinando-se imediatamente a massa fresca (MF) total. Posteriormente, os discos foliares foram transferidos para placas de Petri contendo água destilada, onde permaneceram por 24 horas, a 7 °C. Após esse período, o excesso de água dos discos foi retirado com auxílio de papel filtro e aferida a massa total após embebição (ME). Os discos então foram colocados em sacos de papel e deixados por 48 horas em estufa, a 60 °C, sendo aferida a massa seca (MS). A partir desses dados, foi estimado o índice foliar (IF), calculado pelo comprimento da folha dividido pela largura (van Steenis, 1987), o conteúdo de água (CA), determinado pela equação $CA = [(MF - MS)/MF] \times 100$, e o conteúdo relativo de água (CRA), obtido com a equação $CRA = [(MF - MS)/(ME - MS)] \times 100$.

(c) atributos da planta (análises destrutivas): um conjunto de 3 plantas por tratamento foi aleatoriamente escolhido para a medição de diferentes parâmetros. As folhas foram retiradas e o número total de folhas por planta (NTF) foi contabilizado. Posteriormente, o caule de cada planta foi seccionado à altura do coleto e as raízes foram cuidadosamente retiradas do vaso e lavadas, para eliminação de partículas de substrato. As folhas, caules e raízes foram acondicionadas em sacos de papel e levadas à estufa, onde permaneceram a 70 °C, até alcançarem peso constante. Após esse período, foram aferidas a massa seca de folhas (MSF), a massa seca de caules (MSC) e a massa seca de raízes (MSR). Com esses dados foram calculadas a razão de massa foliar (RMF = MSF/MST), a razão de massa caulinar (RMC = MSC/MST), a razão de massa radicular (RMR = MSR/MST) e a razão raízes/parte aérea (RRPA = MSR/(MSF + MSC)).

Determinação do índice SPAD e análises de pigmentos fotossintéticos

Após sete meses da montagem do experimento, foi realizada a determinação do índice SPAD e a quantificação dos pigmentos fotossintéticos foliares. Para tal, foi coletada uma folha

completamente expandida, sem sinais de problemas fitossanitários, do 3º ou 4º nós a partir do ápice, de cada planta, perfazendo 6 repetições em cada um dos 6 tratamentos, totalizando 36 folhas. As folhas foram coletadas, armazenadas em sacos plásticos com um pedaço de algodão embebido em água, para evitar a perda de umidade, e imediatamente levadas ao Laboratório de Fisiologia Vegetal da UFJF, onde o índice SPAD foi determinado com auxílio do clorofilômetro SPAD-502. Os dados foram coletados em seis pontos ao longo da lâmina foliar, divididos em três regiões da folha: basal, intermediária e apical, conforme a Figura 1:



Figura 1. Representação esquemática dos pontos das folhas nos quais o índice SPAD foi estimado e dos quais os discos foliares foram retirados, para análises destrutivas do teor foliar de pigmentos fotossintéticos em *Syzygium jambos*. Os pontos 1 e 6 representam a região basal, os pontos 2 e 5 representam a região intermediária e os pontos 3 e 4 representam a região apical da folha.

Após a obtenção dos índices SPAD, discos foliares de $0,8 \text{ cm}^2$ cada foram retirados dos respectivos pontos (Figura 1), com auxílio de um furador de rolhas, totalizando $4,8 \text{ cm}^2$ de área para cada folha. Os discos foliares tiveram suas massas aferidas individualmente e em conjuntos de 6, respectivos a cada folha. As concentrações de clorofila *a* (Cl *a*), clorofila *b* (Cl *b*), clorofilas totais [Cl (*a+b*)], feofitina *a* (Feo *a*), feofitina *b* (Feo *b*), feofitinas totais [Feo (*a+b*)] e carotenoides totais (Carot) foram determinadas conforme Lichtenthaler (1987). Os discos foliares foram macerados, com auxílio de N_2 líquido, adicionando-se uma pitada de MgCl_2 . Após a maceração, 10 mL de acetona 80 % (v/v) foram adicionados. O extrato obtido foi filtrado em papel filtro e o volume completado para 25 mL, em balão volumétrico. Em seguida, foram realizadas as leituras em espectrofotômetro. As concentrações de cada pigmento foram expressas tanto com base na massa (mg g^{-1} de matéria fresca) quanto com base na área ($\mu\text{g cm}^{-2}$ de tecidos foliares). Também foram calculadas as relações clorofila *a*/clorofila *b* (Cl *a/b*) e clorofilas totais/carotenoides totais [Cl (*a+b*)/Carot], assim como a relação massa fresca/área foliar dos discos (MF/A).

A concentração de antocianinas (Ant) foi determinada segundo Mancinelli (1990), com modificações. Para a extração, foram obtidos três discos foliares retirados das mesmas folhas utilizadas na determinação das clorofilas e carotenoides. Os discos foliares tiveram sua massa aferida e foram mantidos submersos em 5 mL de metanol HCl 1 % (v/v) por 24 h, sob refrigeração (Downs e Siegelman, 1963). O extrato foi filtrado e teve seu volume completado para 10 mL. Em seguida, as amostras foram submetidas à leitura em espectrofotômetro, a 530 nm (absorção máxima das antocianinas) e a 657 nm (absorção máxima dos produtos de degradação das clorofilas em metanol acidificado). A equação $A_{530} - 0,25A_{657}$ foi utilizada para compensar a contribuição destes interferentes na leitura a 530 nm. A concentração total de antocianinas foi estimada como equivalente de cianidina-3-glucosídeo, usando o coeficiente de absorvidade molar de $26.900 \text{ L cm}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ e um peso molecular de $449,2 \text{ g mol}^{-1}$ (Mota, 2006). Os valores foram expressos com base na massa ($\text{mg } 100 \text{ g}^{-1}$ de matéria fresca) e também com base na área ($\mu\text{g cm}^{-2}$ de tecidos foliares).

Fertilidade dos substratos e nutrientes foliares

Ao final do experimento, 11 meses após o estabelecimento das plantas, 3 amostras de substrato de cada um dos 6 tratamentos (2 de adubação x 3 de luminosidade) foram coletadas e submetidas à análise de nutrientes. As mesmas análises realizadas na montagem dos substratos foram feitas, também pelo Laboratório de Análises de Solo, do Departamento de Ciência do Solo da Universidade Federal de Lavras (UFLA).

Os teores foliares de macro e micronutrientes foram também determinados ao final do experimento. As amostras de folhas foram secas em estufa a $65 \text{ }^\circ\text{C}$, até massa constante, após o qual foram moídas e submetidas às análises, conforme metodologias específicas. Foram determinados os teores de nitrogênio (N), fósforo (P), potássio (K), cálcio (Ca), magnésio (Mg), enxofre (S), boro (B), cobre (Cu), manganês (Mn), zinco (Zn) e ferro (Fe). Todas as análises foram realizadas pelo Laboratório de Análise Foliar, do Departamento de Química da Universidade Federal de Lavras (UFLA).

Análises bioquímicas

Após 11 meses de crescimento das plantas nos diferentes substratos e em diferentes níveis de luminosidade, foram realizadas análises da atividade de enzimas do metabolismo antioxidativo, bem como de algumas EROs e da peroxidação lipídica.

Folhas completamente expandidas, do 3º ou 4º nós a partir do ápice e sem sinais de problemas fitossanitários, foram coletadas e imediatamente utilizadas para as análises

laboratoriais. Os extratos brutos para as determinações dos teores de proteínas totais e das atividades das enzimas superóxido dismutase (SOD; EC 1.15.1.1), catalase (CAT; EC 1.11.1.6), peroxidase (POD, EC 1.11.1.7) e polifenol oxidase (PPO, EC 1.10.3.1, EC 1.10.3.2 e EC 1.14.18.1) em cada tratamento foram obtidos pela maceração de 4 discos foliares de 0,8 cm² cada (variando de cerca de 0,07 g até 0,1 g cada disco), em N₂ líquido, seguida da adição de 5 mL de meio de homogeneização, da filtração através de quatro camadas de gaze e da centrifugação a 10.000 g por 15 min, a 4 °C. Para a determinação do conteúdo de prolina, 6 discos foliares de cada tratamento, de 0,8 cm² cada (variando de cerca de 0,1 g até 0,16 g), foram macerados em N₂ líquido, seguido da adição de 10 mL de meio de homogeneização e filtração em papel Whatman n° 2. Os meios de homogeneização foram constituídos de: 1) Tampão fosfato de potássio 0,1 M, pH 6,8; ácido etilenodiaminotetracético (EDTA) 0,1 mM e fluoreto de fenilmetilsulfônico (PMSF) 1 mM (Peixoto *et al.*, 1999), para as enzimas SOD, CAT, POD e PPO; e de 2) Ácido sulfosalicílico 3 % (p/v), para o conteúdo de prolina (Bates *et al.*, 1973).

Os teores de proteínas totais dos extratos enzimáticos foram determinados pelo método de Lowry *et al.* (1951). Os reagentes utilizados foram: **A**, constituído de 0,5 % (p/v) de CuSO₄.5H₂O em 1 % (p/v) de citrato de sódio e **B**: composto de 2 % (p/v) de Na₂CO₃ em NaOH 0,1 N. O reagente **C** foi preparado pela mistura da proporção de 50:1 (v/v) dos reagentes **B** e **A**, respectivamente. O reagente **D** foi constituído do reagente Folin-Ciocalteu, diluído a 50 % (v/v) em água destilada. Após o preparo dos reagentes, 100 µL do extrato enzimático bruto foram acrescidos de 2,5 mL do reagente **C**. Após agitação suave, deixou-se a mistura em repouso por 10 min à temperatura ambiente. Após esse período, foi feita a adição de 0,25 mL do reagente **D**, agitando-se a mistura em vórtex, seguida de repouso por 30 min à temperatura ambiente. Em seguida, a absorbância da amostra foi lida em espectrofotômetro a 735 nm, sendo o teor de proteínas determinado por intermédio de curva de calibração, utilizando BSA (albumina de soro bovino) 1 mg mL⁻¹ como padrão. Os teores de proteínas encontrados nas amostras foram utilizados para os cálculos das atividades específicas das enzimas SOD, CAT, POD e PPO.

A atividade da SOD nos tecidos foi determinada pela metodologia proposta por Del Longo *et al.* (1993). À mistura de reação constituída de metionina 13 mM, azul de *p*-nitro tetrazólio (NBT) 75 µM, EDTA 100 nM e riboflavina 2 µM, em tampão de fosfato de sódio 50 mM, pH 7,8, adicionou-se 100 µL do extrato enzimático bruto. A reação foi conduzida a 25 °C numa câmara de reação sob a iluminação de uma lâmpada fluorescente de 15 W, mantida no interior de uma caixa coberta com papel alumínio. A reação foi iniciada pela ligação da lâmpada

fluorescente e, após 4 min, interrompida pelo desligamento da mesma (Giannopolitis e Ries, 1977). A produção de formazana azul, resultante da fotorredução do NBT, foi medida pela determinação do incremento na absorbância a 560 nm, subtraído do controle, no qual a mistura de reação foi mantida no escuro. Uma unidade de SOD é definida como a quantidade de enzima necessária para inibir em 50 % a fotorredução do NBT (Beauchamp e Fridovich, 1971).

A atividade da CAT nos tecidos foi determinada após a adição de 100 µL do extrato enzimático bruto a 2,9 mL de meio de reação constituído de H₂O₂ 12,5 mM em tampão de fosfato de potássio 50 mM, pH 7,0, a 30 °C (Havir e McHale, 1987). A atividade enzimática foi determinada pela estimativa do consumo de H₂O₂, considerando o decréscimo na absorbância a 240 nm. Para os cálculos, foi utilizado o coeficiente de extinção molar de 36 M⁻¹ cm⁻¹ (Anderson *et al.*, 1995).

As atividades da POD e da PPO foram determinadas pelo método de Kar e Mishra (1976). Alíquotas de 100 µL do extrato enzimático bruto foram adicionadas a 4,9 mL de uma mistura de reação contendo: tampão de fosfato de potássio 25 mM, pH 6,8 + pirogalol 20 mM + H₂O₂ 20 mM (excluído do meio de incubação da PPO, no qual utilizou-se água deionizada). Após incubação da solução por um min a 25 °C, a reação foi interrompida pela adição de 0,5 mL de H₂SO₄ 5 % (v/v), sendo a absorbância da solução, então, lida em espectrofotômetro a 420 nm, contra o controle, no qual a enzima foi previamente inativada pela adição de 0,5 mL de H₂SO₄ 5 % (v/v). As atividades da POD e da PPO foram estimadas pela determinação da quantidade de purpurogalina formada, utilizando-se para os cálculos o coeficiente de extinção molar de 2,47 mM⁻¹ cm⁻¹ (Chance e Maehley, 1955).

Para a determinação do conteúdo de prolina, procedeu-se da seguinte forma: em cada amostra dos tratamentos, foram adicionados 2 mL do filtrado, 2 mL de ninhidrina ácida (preparada com 250 mL de uma solução composta por 150 mL de ácido acético, 100 mL de ácido fosfórico 6 M e 6,25 g de ninhidrina (v/v/p)) e 2 mL de ácido acético. A mistura foi, então, incubada durante uma hora a 100 °C. Em seguida, o material foi transferido para banho de gelo. O cromóforo gerado na reação foi extraído com tolueno, sendo este aspirado da fase aquosa superior após agitação em vórtex e separação das fases. Em seguida a absorbância das amostras foi lida em espectrofotômetro a 520 nm, sendo o conteúdo de prolina determinado por intermédio de uma curva de calibração, utilizando-se solução de prolina 1 mM como padrão (Bates *et al.*, 1973).

O conteúdo de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) foi determinado da seguinte maneira: aproximadamente 0,2 g de tecidos foliares (de 7 a 11 discos de 0,8 cm² cada) foram macerados em N₂ líquido e homogeneizados em 5 mL de tampão fosfato de potássio 50 mM, pH 6,5,

contendo hidroxilamina-HCl 1 mM. Após filtração em 4 camadas de gaze, o homogeneizado foi centrifugado a 10.000 g por 15 min, a 4 °C. Alíquotas de 100 µL do sobrenadante foram adicionadas a 2,9 mL do meio de reação, constituído de sulfato ferroso amoniacal ($\text{Fe}(\text{NH}_4)_2(\text{SO}_4)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$, 250 µM), ácido sulfúrico (H_2SO_4 , 25 mM), laranja de xilenol (250 µM) e sorbitol (100 mM). As soluções foram mantidas no escuro por 30 min, período após o qual as absorbâncias das amostras foram lidas em espectrofotômetro a 560 nm (Gay e Gebicki, 2000). A quantificação do conteúdo de H_2O_2 gerado foi realizada com base em uma curva de calibração, preparada com padrões autênticos de H_2O_2 . Brancos dos reagentes e dos extratos vegetais foram preparados em paralelo e subtraídos das amostras.

Para a determinação dos conteúdos do ânion superóxido (O_2^-), amostras de aproximadamente 0,3 g de tecidos foliares (40 discos de 0,2 cm² cada) foram incubadas em 3 mL de um meio de reação composto de tampão fosfato de sódio 20 mM, pH 7,8, Na_2EDTA 0,1 mM e NADH 20 µM (Mohammadi e Karr, 2001), em tubos tipo “penicilina” hermeticamente vedados. A reação foi iniciada com a adição de 100 µL de epinefrina 25,2 mM (recém-preparada em HCl 0,1 N), utilizando-se uma seringa. As amostras foram agitadas por 5 min a 28 °C, período após o qual o tecido foi removido empregando-se uma seringa de vidro. Após 2 min, o *slope/min* foi medido em espectrofotômetro a 480 nm, durante 5 min. Um branco correu paralelamente nas mesmas condições, porém, sem adição dos tecidos vegetais. A produção do ânion superóxido foi avaliada pela quantidade de adrenocromo formado (Misra e Fridovich, 1971), usando-se o coeficiente de extinção molar de $4,0 \times 10^3 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (Boveris, 1984).

A intensidade de peroxidação de lipídeos nos tecidos foliares foi estimada pela concentração de malonaldeído (MDA) produzido após reação com ácido tiobarbitúrico (TBA) (Cakmak e Horst, 1991). Aproximadamente 0,2 g de tecidos foliares (de 25 a 38 discos foliares de 0,2 cm² cada) foram macerados em N_2 líquido, homogeneizados em 5 mL de ácido tricloroacético (TCA) 1 % (p/v) e centrifugados a 12.000 g por 15 min, a 4 °C. Alíquotas de 200 µL dos sobrenadantes foram adicionadas a 2,8 mL de uma solução de TBA 0,5 % (p/v) em TCA 20 % (p/v), e incubadas em banho-maria a 95 °C. Após 30 min, a reação foi paralisada em banho de gelo, sendo os tubos centrifugados a 10.000 g por 10 min e as absorbâncias dos sobrenadantes lidas em espectrofotômetro a 532 e 600 nm. A concentração do complexo aldeído malônico-TBA foi estimada mediante a utilização do coeficiente de extinção molar de $155 \text{ mM}^{-1} \text{ cm}^{-1}$ (Heath e Packer, 1968).

Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

Durante os 11 meses nos quais as plantas permaneceram nos diferentes ambientes luminosos, foram realizadas 4 análises de trocas gasosas. A primeira análise foi realizada em janeiro, cerca de 2 meses após a transferência das plantas para as condições experimentais; a segunda ocorreu em março, 2 meses após a primeira; a terceira ocorreu em maio, cerca de 2 meses e meio após a segunda, e a quarta aconteceu em agosto, 3 meses após a realização da terceira análise.

As determinações relativas às trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* foram realizadas com auxílio de um analisador de gás no infravermelho (IRGA) equipado com uma câmara de fluorescência (modelo LI-6400XT, Li-Cor, Lincoln, NE, USA), entre 8:00 e 12:00 horas, em folhas jovens, completamente expandidas, situadas no 4º ou 5º nós a partir do ápice, e com bom aspecto fitossanitário. A câmara foliar foi ajustada para trabalhar com uma densidade de fluxo de fótons de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em concentração ambiente de CO_2 ($\sim 400 \mu\text{mol mol}^{-1} \text{ ar}$), sem qualquer controle da temperatura foliar.

Em cada uma das análises, as taxas de fotossíntese líquida (A), transpiração (E), condutância estomática (g_s) e concentração intercelular de CO_2 (C_i) foram determinadas. Além desses parâmetros, a razão entre a concentração intercelular e externa de CO_2 da folha (C_i/C_a), a eficiência no uso da água (WUE – *water-use efficiency*, dada pela razão A/E) (Ou *et al.*, 2015), a eficiência intrínseca no uso da água (WUE_{int}, dada pela razão A/g_s) e a eficiência de carboxilação (A/C_i), foram calculadas. A fluorescência em estado basal (F_s) foi medida em folhas adaptadas à luz actínica de $1000 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, seguida da exposição a um pulso de luz saturante ($6.000 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 0,8 s), a fim de determinar-se a fluorescência máxima sob luz (F_m'). Em seguida, a luz actínica foi desligada e as folhas irradiadas com luz vermelho-distante, para obtenção da fluorescência mínima da planta adaptada à luz (F_o'). A partir desses dados, foram estimados, conforme Genty *et al.* (1989), o rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons do PSII ($\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$), a eficiência de captura de energia de excitação pelos centros de reação abertos do PSII ($F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m'$), o coeficiente de extinção fotoquímico ($q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$) e a taxa aparente de transporte de elétrons (ETR: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). A ETR foi calculada como $\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times \text{PAR} \times \beta \times \alpha$, onde PAR é a radiação fotossinteticamente ativa incidente na folha, β é a proporção de fótons destinados ao fotossistema I e ao fotossistema II (particionamento de energia entre os fotossistemas), assumido como 0,5, e α é uma média da luz incidente absorvida pela folha (absortância foliar), assumido como 0,84 (Genty *et al.*, 1989).

III. Resultados

Consumo de reservas após a germinação

As sementes de *S. jambos* apresentaram 100 % de germinação, considerando-se o aparecimento da radícula, observada em até dois dias após a embebição. As análises dos conteúdos de carboidratos nos cotilédones após a germinação evidenciaram resultados discrepantes para as diferentes classes estudadas (Tabela 1). Não houve diferenças significativas no conteúdo de CST ao longo dos 15 dias avaliados após a germinação. O mesmo comportamento foi observado para o conteúdo de açúcares redutores. Em contraste, os resultados demonstraram redução significativa nos conteúdos de amido do 5º para o 10º dia após a germinação, com os valores não variando estatisticamente do 10º para o 15º dia. Resultados diferentes foram encontrados para a sacarose, cujos valores decresceram significativamente em cada um dos tempos de análise após a germinação. As reduções dos conteúdos de sacarose, amido, CST e açúcares redutores, do 5º ao 15º dia, foram de 65,6 %, 23,4 %, 16,4 % e 12,9 %, respectivamente. Dividindo os valores encontrados para os conteúdos de açúcares redutores e sacarose pelo total de CST, foi obtida a composição percentual desses carboidratos (Figura 1). Os resultados encontrados mostraram que, apesar do conteúdo de açúcares redutores ter reduzido, a sua contribuição percentual no conteúdo total de CST aumentou significativamente ao longo do período de 15 dias após germinação, sendo o oposto verificado para o conteúdo de sacarose, do qual tanto o valor absoluto quanto a contribuição percentual decresceram.

Tabela 1. Conteúdos de carboidratos solúveis totais (CST, mg glicose g⁻¹ MF), amido (mg glicose g⁻¹ MF), sacarose (mg g⁻¹ MF) e açúcares redutores (mg g⁻¹ MF) em cotilédones de *S. jambos* após 5, 10 e 15 dias da germinação.

| Dias após germinação | CST | AMIDO | SACAROSE | AÇÚCARES REDUTORES |
|----------------------|------------------|-----------------|----------------|--------------------|
| 5 | 316,98 ± 15,35 A | 230,68 ± 5,36 A | 21,10 ± 1,40 A | 295,88 ± 14,78 A |
| 10 | 290,03 ± 17,51 A | 183,55 ± 7,18 B | 15,95 ± 0,76 B | 274,08 ± 17,62 A |
| 15 | 264,92 ± 13,07 A | 176,75 ± 6,28 B | 7,25 ± 0,42 C | 257,66 ± 13,23 A |

Em cada uma das análises, as letras maiúsculas comparam o efeito do tempo após germinação. Os dados são mostrados como média ± erro padrão, e o teste estatístico usado foi o de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 9.

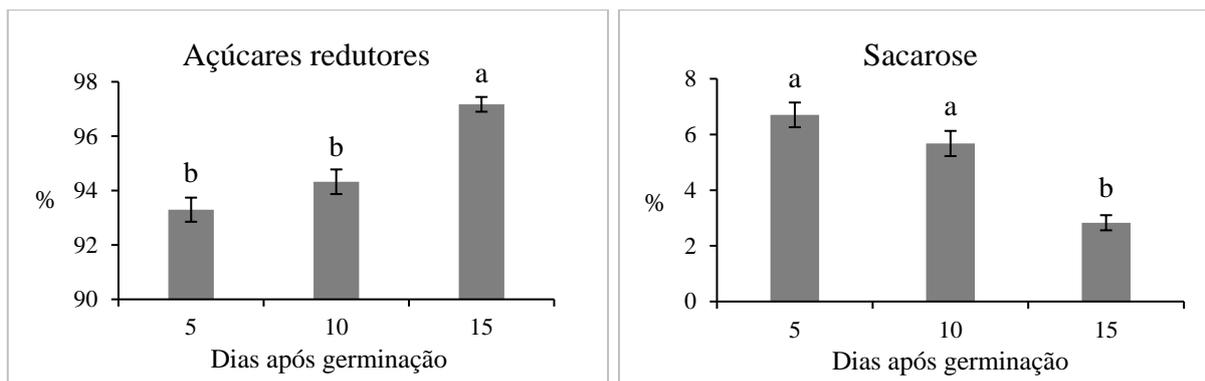


Figura 1. Porcentagem de açúcares redutores e sacarose em relação ao conteúdo de CST em cotilédones de *S. jambos* após 5, 10 e 15 dias da germinação. Em cada uma das análises, as letras minúsculas comparam o efeito do tempo após germinação. Colunas identificadas pelas mesmas letras representam valores que não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 9.

Granulometria e fertilidade dos substratos

Os resultados das análises químicas dos substratos utilizados no experimento podem ser observados na Tabela 2. O pH dos grupos controle e adubado com esterco bovino mostrou-se levemente ácido, com valores de 6,9 e 6,2, respectivamente. O material adubado quimicamente apresentou acidez mais elevada, com pH 4,5. A acidez potencial (H + Al) também seguiu esse padrão, sendo, no material adubado quimicamente, cerca de 4,5 e 3,6 vezes maior que no grupo controle e adubado com esterco bovino, respectivamente. Valores mais elevados dos teores dos macronutrientes K, P, Ca, Mg e S foram encontrados nos substratos adubados quimicamente, seguidos do adubado com esterco bovino e do grupo controle. Esse padrão foi também observado para os micronutrientes Mn e B, para a soma de bases trocáveis (SB), a capacidade de troca catiônica efetiva (t) e a capacidade de troca catiônica a pH 7,0 (T). Para os micronutrientes Fe e Cu, os conteúdos decresceram na seguinte ordem: material adubado quimicamente, controle e adubado com esterco bovino. Para o Zn, assim como para o teor de matéria orgânica (M.O.), valores mais elevados foram encontrados no substrato com esterco bovino, seguido do adubado quimicamente e, por último, do grupo controle. Apesar das diferenças encontradas nos teores de P entre os substratos, os conteúdos de fósforo remanescente (P-Rem) foram bastante similares, o que também foi observado em relação ao índice de saturação de bases (V). A presença de Al foi detectada somente no substrato adicionado de adubo químico, resultado reforçado pelo índice de saturação de alumínio (m) encontrado nesse substrato. Apesar de os substratos controle e com adubo químico terem sido classificados, de acordo com a composição granulométrica, como “solo tipo 2” (com textura média), e o com esterco bovino como “solo tipo 3” (com textura argilosa), suas porcentagens de argila, silte e areia foram bastante similares, com predominância de areia nos três substratos.

Tabela 2. Caracterização química e granulometria dos substratos utilizados no experimento. pH dos substratos (**pH**); teores de potássio (**K**) e fósforo (**P**) (mg dm^{-3}); cálcio (**Ca**), magnésio (**Mg**) e alumínio (**Al**) (cmol dm^{-3}); zinco (**Zn**), ferro (**Fe**), manganês (**Mn**), cobre (**Cu**), boro (**B**) e enxofre (**S**) (mg dm^{-3}); fósforo remanescente (**P-Rem**) (mg L^{-1}); matéria orgânica (**M.O.**) (dag kg^{-1}); acidez potencial (**H + Al**) (cmolc dm^{-3}); soma de bases trocáveis (**SB**), capacidade de troca catiônica efetiva (**t**) e capacidade de troca catiônica a pH 7,0 (**T**) (cmolc dm^{-3}); índice de saturação de bases (**V**) e índice de saturação de alumínio (**m**) (%); **argila**, **silte** e **areia** (dag kg^{-1}). Solo tipo 2 – textura média; solo tipo 3 – textura argilosa.

| Tratamento | pH | K | P | Ca | Mg | Al | Zn | Fe | Mn | Cu | B | S | P-Rem |
|-------------------------|-------------|---------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|--------------|--------------|----------------------|----------|--------------|
| Controle | 6,9 | 30,00 | 10,24 | 4,10 | 1,00 | 0,00 | 26,41 | 82,67 | 33,22 | 0,77 | 0,17 | 37,91 | 15,94 |
| Adubação química | 4,5 | 720,00 | 121,49 | 12,71 | 4,58 | 0,20 | 58,29 | 96,36 | 67,55 | 5,96 | 0,84 | 135,64 | 12,93 |
| Esterco bovino | 6,2 | 396,00 | 18,58 | 5,30 | 2,20 | 0,00 | 102,24 | 66,68 | 59,86 | 0,68 | 0,50 | 91,28 | 14,17 |
| | M.O. | H + Al | SB | t | T | V | m | argila | silte | areia | Classificação | | |
| Controle | 1,87 | 1,55 | 5,18 | 5,18 | 6,73 | 76,92 | 0,00 | 28 | 3 | 69 | Solo tipo 2 | | |
| Adubação química | 2,61 | 7,04 | 19,14 | 19,34 | 26,18 | 73,09 | 1,03 | 34 | 5 | 61 | Solo tipo 2 | | |
| Esterco bovino | 3,84 | 1,94 | 8,52 | 8,52 | 10,46 | 81,41 | 0,00 | 37 | 4 | 59 | Solo tipo 3 | | |

Análises do crescimento inicial das plantas

Nos primeiros 75 dias a taxa de crescimento em altura das plantas foi maior nos materiais expostos à RI, independentemente do sistema de adubação (Figura 2). Comparando-se o efeito da adubação, em cada ambiente luminoso, percebeu-se maior crescimento nas plantas adubadas com esterco bovino. Nas plantas mantidas no ambiente exposto à RI, a maior taxa de crescimento (2,8 cm/mês) foi encontrada nos materiais adicionados de esterco bovino, com os resultados apresentados pelas plantas do tratamento controle e pelas cultivadas com adição de adubo químico mostrando-se bastante similares (cerca de 2,1 cm/mês). Nas plantas expostas à BR, a taxa de crescimento das plantas adubadas com esterco bovino foi de 1,1 cm/mês, a das adubadas com adubo químico de 0,91 cm/mês e a do grupo controle de 0,6 cm/mês.

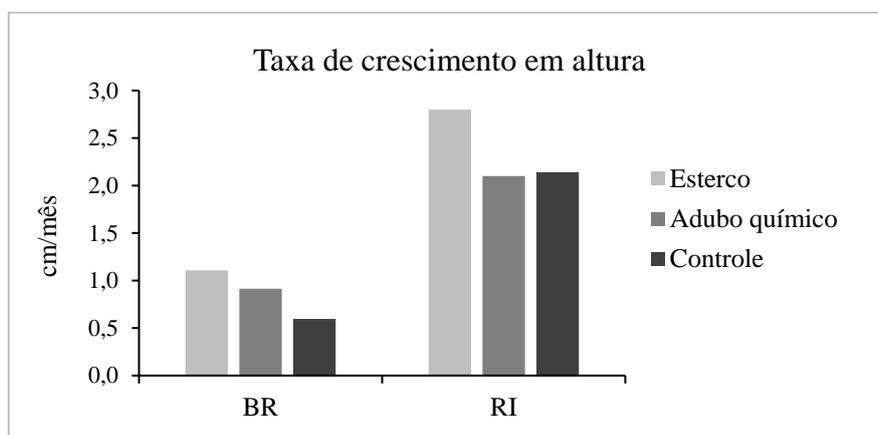


Figura 2. Taxa de crescimento inicial em altura (cm/mês) de mudas de *S. jambos* submetidas a diferentes condições de luminosidade (baixa radiação – BR e radiação intermediária – RI) e a diferentes sistemas de fertilização (adubado com esterco bovino, com adubo químico e grupo controle), após 75 dias do início do experimento; n = 60.

Apesar de apresentarem diferenças nas taxas de crescimento, as alturas das plantas expostas à BR não diferiram significativamente em resposta aos sistemas de adubação (Tabela 3). Nas plantas expostas à RI, valores significativamente maiores foram encontrados nas plantas adubadas com esterco bovino, em comparação com os outros dois tratamentos. Independentemente do ambiente luminoso, o diâmetro do coleto também apresentou valores mais elevados nas plantas adubadas com esterco. Em contraste, não foram encontradas diferenças significativas para a relação altura/diâmetro entre as plantas submetidas aos diferentes tratamentos de adubação, independentemente do ambiente luminoso. Considerando os efeitos da luminosidade, diferenças significativas foram encontradas, independentemente do

sistema de adubação. Para a altura das plantas e para a relação altura/diâmetro, valores mais elevados foram obtidos nas plantas mantidas no ambiente exposto à RI. O inverso foi observado para o diâmetro do coleto, com maiores valores nos materiais expostos à BR.

Seis meses após a realização do primeiro ensaio envolvendo as análises de crescimento, uma nova medição foi realizada. Durante esse intervalo, todas as plantas mantidas no tratamento que recebeu adubação química morreram, restando apenas as do grupo controle e as do material adubado com esterco bovino. De modo geral, não foram encontradas diferenças em nenhum dos parâmetros analisados, comparando-se o sistema de adubação em cada ambiente luminoso (Tabela 3). A única exceção foi observada para a relação altura/diâmetro nas plantas sob RI, com valores mais elevados nas plantas adubadas. Quando foi comparada a resposta das plantas aos diferentes ambientes luminosos, valores mais elevados para a altura das plantas, diâmetro do coleto e relação altura/diâmetro foram encontrados nos materiais submetidos à RI, independentemente da adubação. Em média, a altura das plantas foi 250 % maior nos materiais expostos à RI, e o diâmetro do coleto 133,4 % maior nesse ambiente. A influência positiva da intensidade luminosa também foi evidenciada pelas maiores taxas de crescimento em altura e em diâmetro, como mostrado na Figura 3.

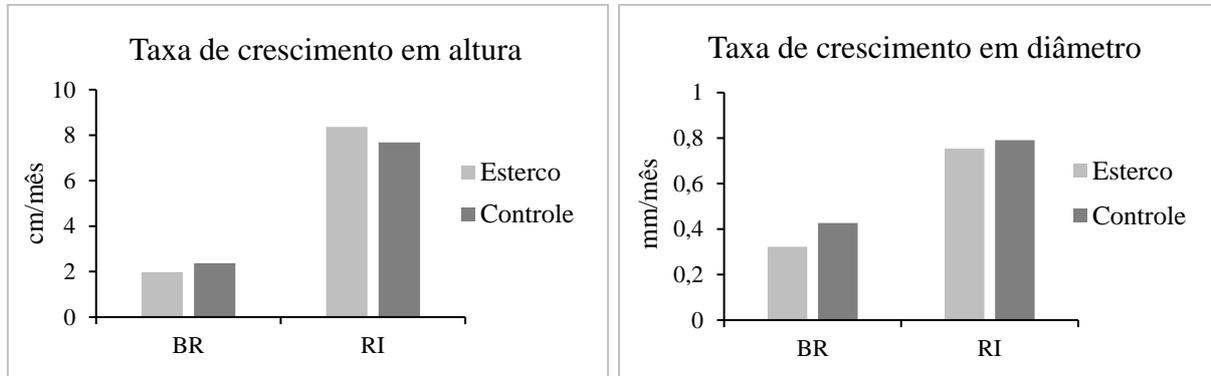


Figura 3. Taxas de crescimento em altura (cm/mês) (A) e em diâmetro (mm/mês) (B) de plântulas de *S. jambos* durante 6 meses de desenvolvimento sob diferentes condições de luminosidade (baixa radiação – BR e radiação intermediária – RI) e em diferentes sistemas de fertilização (adubado com esterco bovino e grupo controle); n = 60.

Tabela 3. Altura (cm), diâmetro à altura do coleto (mm) e relação altura/diâmetro de plantas de *S. jambos* submetidas a diferentes condições de luminosidade e a diferentes sistemas de fertilização, após 75 dias do início do experimento (1ª análise) e após mais 6 meses de desenvolvimento (2ª análise).

| Tratamento | 1ª análise | | | | | |
|-----------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | Baixa radiação (BR) | | | Radiação intermediária (RI) | | |
| | Altura das plantas | Diâmetro do coleto | Relação altura/diâmetro | Altura das plantas | Diâmetro do coleto | Relação altura/diâmetro |
| Esterco bovino | 13,77 ± 0,39 Ab | 3,875 ± 0,100 Aa | 3,57 ± 0,06 Ab | 18,00 ± 0,42 Aa | 3,467 ± 0,116 Ab | 5,25 ± 0,14 Aa |
| Adubo químico | 13,28 ± 0,46 Ab | 3,601 ± 0,101 Ba | 3,70 ± 0,09 Ab | 16,25 ± 0,49 Ba | 2,950 ± 0,095 Bb | 5,59 ± 0,20 Aa |
| Controle | 12,49 ± 0,41 Ab | 3,582 ± 0,093 Ba | 3,49 ± 0,07 Ab | 16,35 ± 0,47 Ba | 3,189 ± 0,131 Bb | 5,23 ± 0,17 Aa |
| Tratamento | 2ª análise | | | | | |
| | Baixa radiação (BR) | | | Radiação intermediária (RI) | | |
| | Altura das plantas | Diâmetro do coleto | Relação altura/diâmetro | Altura das plantas | Diâmetro do coleto | Relação altura/diâmetro |
| Esterco bovino | 25,62 ± 0,80 Ab | 5,806 ± 0,170 Ab | 4,42 ± 0,07 Ab | 68,20 ± 1,95 Aa | 7,990 ± 0,184 Aa | 8,54 ± 0,17 Aa |
| Adubo químico | - | - | - | - | - | - |
| Controle | 26,68 ± 0,86 Ab | 6,141 ± 0,177 Ab | 4,37 ± 0,08 Ab | 62,42 ± 2,11 Aa | 7,935 ± 0,258 Aa | 7,91 ± 0,21 Ba |

Em cada uma das análises, as letras maiúsculas comparam os efeitos da adubação, em cada coluna, e as letras minúsculas comparam os efeitos do sombreamento, em cada sistema de adubação. Os dados são mostrados como média ± erro padrão. As médias foram agrupadas pelo teste estatístico de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 60.

Crescimento das plantas submetidas a diferentes ambientes luminosos

Após 10 meses de crescimento das plantas nos diferentes ambientes luminosos, não foram encontradas diferenças significativas para a altura das plantas comparando-se os dois sistemas de adubação, exceto para as plantas desenvolvidas sob RI, nas quais a adubação com esterco bovino demonstrou efeitos benéficos (Tabela 4). Com relação ao diâmetro das plantas e ao comprimento de ramos, valores mais elevados foram encontrados nas plantas adubadas, em comparação ao grupo controle, exceto no ambiente de BR, no qual diferenças significativas não foram encontradas. Independentemente do ambiente luminoso, não foram encontradas diferenças estatísticas para a relação altura/diâmetro, comprimento do internódio (CI) e ângulo foliar entre os materiais adubados com esterco bovino e o grupo controle.

Respostas variáveis entre os parâmetros foram observadas quando os efeitos da intensidade luminosa foram analisados. Independentemente da adubação, a altura das plantas foi maior no ambiente de RI e menor sob AR, com valores intermediários no ambiente de BR (Tabela 4 e Figura 4). Para o diâmetro das plantas, valores diretamente proporcionais à intensidade de radiação foram encontrados em ambos os sistemas de adubação. A relação altura/diâmetro e o ângulo foliar apresentaram valores significativamente menores no ambiente de AR, não havendo, contudo, diferenças entre os dois outros ambientes luminosos. Em resposta a cada sistema de adubação, resultados discrepantes foram encontrados para o comprimento de ramos. Não foram encontradas diferenças significativas em resposta à intensidade luminosa no material adubado com esterco bovino. No entanto, as plantas não adubadas apresentaram maior comprimento de ramos sob RI, em comparação às outras duas intensidades luminosas, resposta também observada considerando o resultado geral (Figura 4). Para o ângulo foliar, maiores valores (folhas mais eretas) foram observados nas plantas mantidas no ambiente sob AR, independentemente da adubação. Apesar de não terem sido observadas diferenças significativas na altura das plantas em resposta à adubação, nos ambientes de BR e AR, a taxa de crescimento em altura foi mais elevada nos materiais adubados, independentemente da intensidade luminosa (Figura 5). Os valores encontrados foram 192,2 % maiores no ambiente de BR, 218,2 % sob RI e 233,3 % maiores sob AR.

Tabela 4. Altura das plantas (cm), diâmetro a 1 cm do solo (mm), relação altura/diâmetro (cm/mm), comprimento total de ramos (cm), comprimento dos internódios (CI) (mm) e ângulo foliar (°) de plantas de *S. jambos* crescidas em três ambientes luminosos (BR, RI e AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino), após 10 meses de crescimento.

| | Baixa radiação (BR) | | Radiação intermediária (RI) | | Alta radiação (AR) | |
|--------------------------------|------------------------|------------------------|-----------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | Controle | Adubado | Controle | Adubado | Controle | Adubado |
| Altura | 103,8 ± 6,9 Ab | 113,8 ± 5,0 Ab | 117,4 ± 4,6 Ba | 140,8 ± 6,6 Aa | 72,7 ± 2,4 Ac | 86,0 ± 3,0 Ac |
| Diâmetro | 11,74 ± 0,34 Ac | 11,87 ± 0,44 Ac | 13,10 ± 0,33 Bb | 14,39 ± 0,27 Ab | 15,80 ± 0,28 Ba | 17,30 ± 0,36 Aa |
| Relação altura/diâmetro | 8,77 ± 0,39 Aa | 9,60 ± 0,32 Aa | 8,96 ± 0,28 Aa | 9,78 ± 0,39 Aa | 4,61 ± 0,15 Ab | 4,97 ± 0,12 Ab |
| Comprimento de ramos | 133,5 ± 10,3 Ab | 163,8 ± 20,9 Aa | 170,8 ± 16,4 Ba | 220,3 ± 22,4 Aa | 103,9 ± 3,5 Bb | 184,3 ± 9,8 Aa |
| CI | 40,5 ± 2,8 Aa | 41,3 ± 2,1 Aa | 38,5 ± 1,2 Aa | 40,9 ± 1,0 Aa | 23,4 ± 1,0 Ab | 26,5 ± 1,0 Ab |
| Ângulo foliar | 11,0 ± 1,1 Ab | 8,3 ± 3,1 Ab | 6,8 ± 1,9 Ab | 5,8 ± 2,1 Ab | 44,0 ± 1,0 Aa | 45,0 ± 1,8 Aa |

As letras maiúsculas comparam o efeito da adubação, em cada intensidade luminosa, e as letras minúsculas comparam o efeito da radiação, em cada sistema de adubação. Os dados são mostrados como média ± erro padrão. As médias foram agrupadas pelo teste estatístico de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10 (controle); n = 6 (adubado).

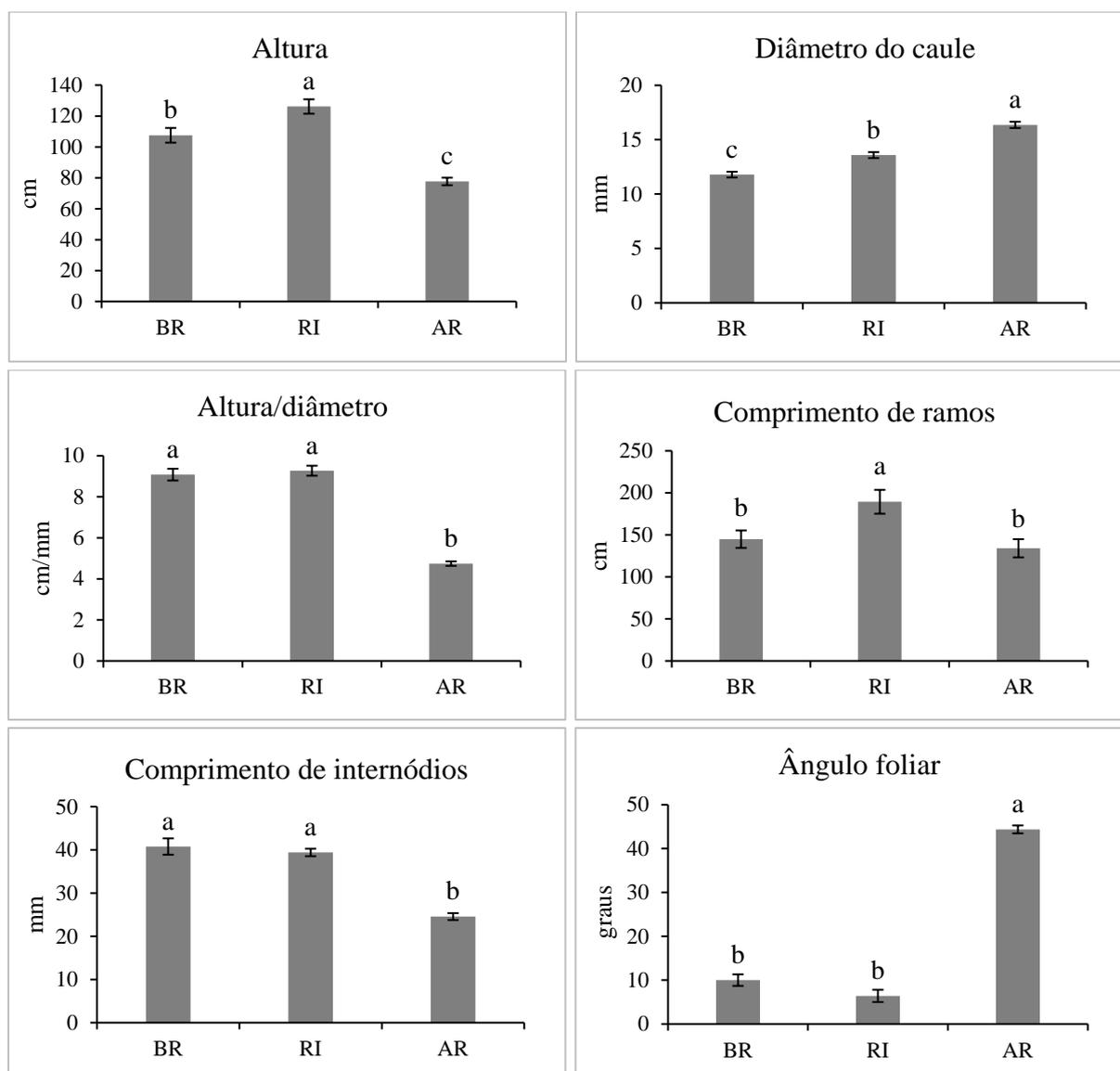


Figura 4. Médias da altura das plantas (cm), diâmetro do caule a 1 cm do solo (mm), relação altura/diâmetro (cm/mm), comprimento total de ramos (cm), comprimento dos internódios (CI) (mm) e ângulo foliar ($^{\circ}$) de plantas de *S. jambos* adubadas com esterco bovino e do grupo controle, após 10 meses de crescimento em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR). As letras minúsculas comparam o efeito da radiação, com os dados das plantas de ambos os tratamentos de fertilização (controle e adubado com esterco bovino). Colunas identificadas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10 (controle); n = 6 (adubado).

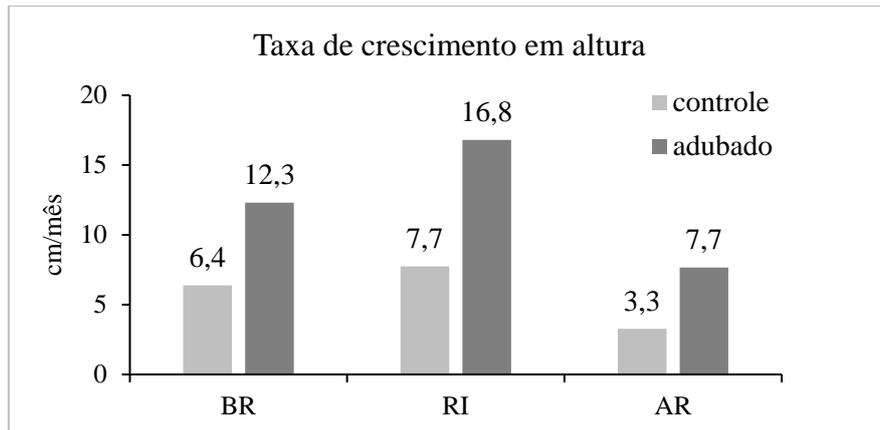


Figura 5. Taxa de crescimento em altura (cm/mês) de plantas de *S. jambos* após 10 meses de crescimento em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (adubado com esterco bovino e grupo controle); n = 10 (controle); n = 6 (adubado).

Os atributos foliares avaliados nas plantas de *S. jambos* mantidas sob diferentes condições de luminosidade podem ser observados na Tabela 5. Quando os sistemas de adubação foram comparados em relação ao comprimento foliar, diferenças significativas foram encontradas apenas nos materiais expostos à BR, com valores mais elevados nas plantas adubadas. A largura foliar também foi positivamente afetada pela adubação com esterco bovino, porém somente nas plantas cultivadas nos ambientes de BR e RI. Por sua vez, o IF, o CA e o CRA não variaram entre os materiais cultivados com esterco bovino e o controle, independentemente da intensidade luminosa. Para a espessura, a massa e a área da folha, as únicas diferenças entre os sistemas de adubação foram observadas no ambiente de BR.

Tabela 5. Atributos foliares de plantas de *S. jambos* crescidas em três ambientes luminosos (BR, RI e AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino): comprimento (cm), largura (cm), índice foliar (IF) (comprimento/largura), espessura (mm), massa fresca (g), área (cm²), conteúdo de água (CA) (%) e conteúdo relativo de água (CRA) (%).

| | Baixa radiação (BR) | | Radiação intermediária (RI) | | Alta radiação (AR) | |
|---------------------|-------------------------|-------------------------|-----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| | Controle | Adubado | Controle | Adubado | Controle | Adubado |
| Comprimento | 17,78 ± 0,20 Bb | 22,09 ± 1,13 Aa | 20,52 ± 0,48 Aa | 20,89 ± 0,50 Aa | 14,77 ± 0,23 Ac | 15,68 ± 0,69 Ab |
| Largura | 3,77 ± 0,09 Ba | 4,24 ± 0,26 Aa | 3,57 ± 0,05 Ba | 3,89 ± 0,10 Aa | 2,47 ± 0,07 Ab | 2,53 ± 0,09 Ab |
| IF | 4,74 ± 0,12 Ab | 5,26 ± 0,28 Ab | 5,77 ± 0,14 Aa | 5,39 ± 0,23 Ab | 6,02 ± 0,18 Aa | 6,21 ± 0,15 Aa |
| Espessura | 0,292 ± 0,006 Bc | 0,332 ± 0,009 Ab | 0,331 ± 0,007 Ab | 0,333 ± 0,012 Ab | 0,395 ± 0,006 Aa | 0,401 ± 0,013 Aa |
| Massa fresca | 1,14 ± 0,03 Bb | 1,69 ± 0,18 Aa | 1,38 ± 0,06 Aa | 1,53 ± 0,04 Aa | 0,87 ± 0,03 Ac | 1,01 ± 0,07 Ab |
| Área | 42,44 ± 1,21 Bb | 59,28 ± 5,49 Aa | 48,69 ± 1,55 Aa | 52,28 ± 1,34 Aa | 25,52 ± 0,88 Ac | 28,25 ± 2,31 Ab |
| CA | 68,4 ± 0,5 Aa | 68,2 ± 0,9 Aa | 64,1 ± 0,7 Ab | 65,9 ± 0,3 Aa | 63,0 ± 0,6 Ab | 62,6 ± 1,6 Ab |
| CRA | 96,3 ± 1,5 Aa | 96,2 ± 1,8 Aa | 95,1 ± 0,6 Aa | 96,4 ± 1,3 Aa | 95,6 ± 0,2 Aa | 95,2 ± 0,4 Aa |

As letras maiúsculas comparam o efeito da adubação, em cada intensidade luminosa, e as letras minúsculas comparam o efeito da radiação, em cada sistema de adubação. Os dados são mostrados como média ± erro padrão. As médias foram agrupadas pelo teste estatístico de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10 (controle); n = 6 (adubado).

Quando os efeitos da intensidade luminosa foram analisados, resultados ligeiramente diferentes foram observados para cada sistema de adubação (Tabela 5). O comportamento geral para cada um dos parâmetros avaliados pode ser observado na Figura 6. Para o comprimento, a massa e a área foliar, no grupo controle, valores mais elevados foram encontrados nas plantas sob RI, valores intermediários no ambiente de BR e menores valores nas plantas mantidas sob AR. Já nos materiais adubados, as únicas diferenças foram encontradas nas plantas expostas a pleno sol, com valores significativamente menores que nos outros dois ambientes luminosos. A largura foliar apresentou menores valores nas plantas sob AR, independentemente da adubação. De maneira geral, apesar de os resultados terem sido um pouco diferentes para cada sistema de adubação, o IF e a espessura foliar apresentaram valores mais elevados nas plantas expostas à AR. No geral, esses atributos foliares mostraram relação direta com a intensidade luminosa (Figura 6). O CA variou significativamente entre os ambientes luminosos, apresentando, de maneira geral, menores valores nas plantas sob AR. Contrariamente, o CRA não apresentou variação entre os materiais dos diferentes ambientes luminosos, independentemente da adubação.

Foram realizadas análises de correlação entre os diferentes parâmetros foliares, como pode ser observado na Figura 7. A correlação comprimento/área apresentou coeficiente de determinação (r^2) de 0,91, ligeiramente acima do apresentado pela correlação largura/área (0,83). Por sua vez, a correlação (comprimento x largura)/área apresentou r^2 de 0,97. As correlações das medidas lineares das folhas com a massa apresentaram a mesma tendência, com maior r^2 para (comprimento x largura)/massa. Não houve correlação entre a espessura e a massa foliar. Por sua vez, a correlação entre a área e a massa foliar apresentou r^2 de 0,93. O comportamento da correlação área/espessura apresentou ajuste quadrático, com aumento inicial da área e diminuição da espessura, e então uma resposta diretamente proporcional entre as duas variáveis. Por último, uma correlação positiva entre o comprimento e a largura foi observada, com r^2 de 0,63.

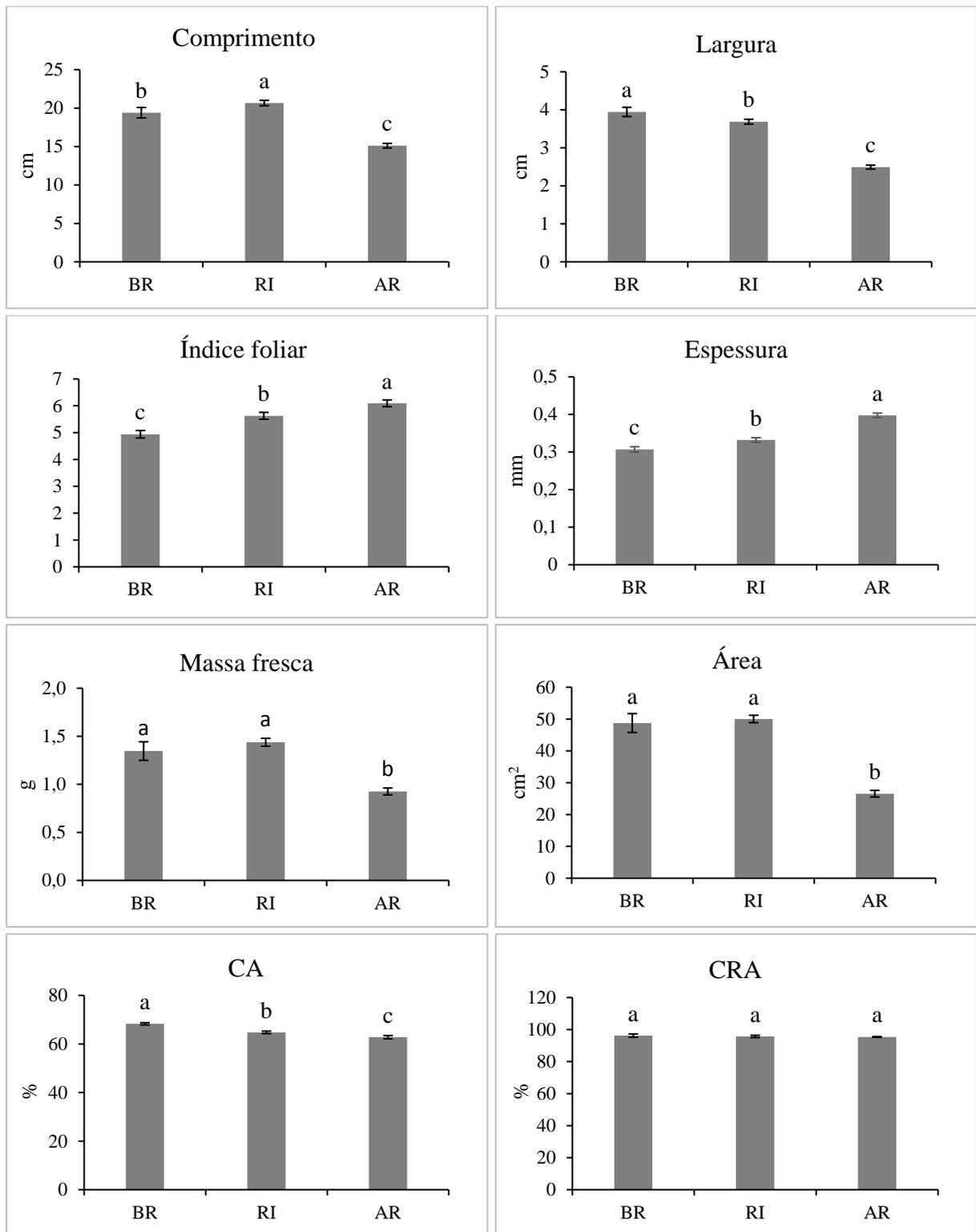


Figura 6. Médias dos valores dos atributos foliares comprimento (cm), largura (cm), índice foliar (IF) (comprimento/largura), espessura (mm), massa fresca (g), área (cm²), conteúdo de água (CA) (%) e conteúdo relativo de água (CRA) (%) em plantas de *S. jambos* nos diferentes sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino), crescidas em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR). As letras minúsculas comparam o efeito da radiação, com os dados das plantas de ambos os tratamentos de fertilização (controle e adubado com esterco bovino). Colunas identificadas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10 (controle); n = 6 (adubado).

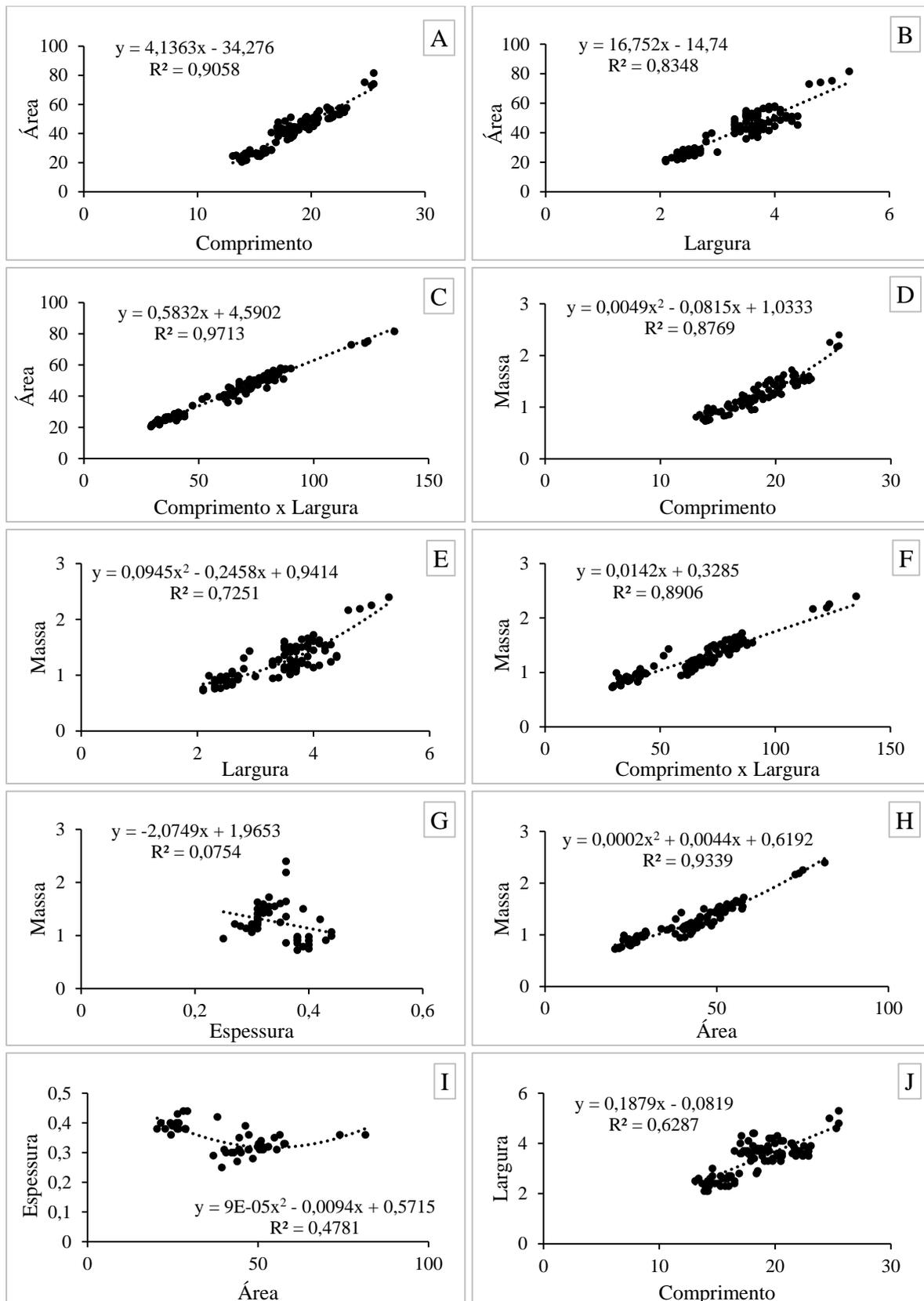


Figura 7. Análises de correlação dos atributos foliares de plantas de *S. jambos* crescidas em três ambientes luminosos e submetidas a dois sistemas de fertilização: (A) comprimento/área, (B) largura/área, (C) (comprimento x largura)/área, (D) comprimento/massa, (E) largura/massa, (F) (comprimento x largura)/massa, (G) espessura/massa, (H) área/massa, (I) área/espessura e (J) comprimento/largura; n = 96; p < 0,05.

Os resultados referentes às análises destrutivas das plantas podem ser observados na Tabela 6 e na Figura 8. O NTF foi positivamente afetado pela adubação somente nos materiais expostos à AR. Para a MSF, valores mais elevados foram encontrados nos materiais adubados, exceto nas plantas sob BR. A MSC, a MSR, a RMF, a RMC e a RMR não apresentaram diferenças significativas entre os materiais adubados com esterco bovino e o controle, independentemente da adubação. Para a RRPA, as únicas diferenças significativas foram encontradas nas plantas expostas a pleno sol, com maiores valores nas plantas do grupo controle. Apesar de terem sido observadas diferenças entre os materiais adubados e o controle, comparando as plantas crescidas nos diferentes ambientes luminosos, de maneira geral, o NTF foi maior nas plantas do ambiente exposto à RI (Figura 8). Para a MSF, o grupo controle não apresentou diferenças significativas entre os materiais dos diferentes ambientes luminosos, enquanto no grupo das plantas adubadas esse parâmetro apresentou valores menores no ambiente BR. A MSC foi significativamente menor nas plantas do ambiente de BR, independentemente da adubação. Resultados similares foram encontrados para a MSR, com valores diretamente proporcionais à intensidade luminosa. A RMF apresentou valores significativamente maiores no ambiente de BR, em comparação às outras duas intensidades luminosas, independentemente da adubação. A RMC não diferiu significativamente entre as plantas expostas aos diferentes níveis de radiação. Tanto a RMR quanto a RRPA apresentaram respostas diretamente proporcionais à intensidade luminosa, mostrando variações significativas para ambos os sistemas de adubação.

As análises de correlação envolvendo os atributos de crescimento podem ser observadas na Figura 9. Foi encontrada uma correlação positiva entre o NTF e a MSF, com r^2 de 0,69. A correlação envolvendo a RRPA e a RMF, assim como a envolvendo a RMR e a RMF, foram negativas, apresentando coeficientes de determinação de 0,71 e 0,78, respectivamente. A RMC e a RMR não mostraram correlação.

Tabela 6. Número total de folhas (NTF), massa seca de folhas (MSF) (g), massa seca de caules (MSC) (g), massa seca de raízes (MSR) (g), razão de massa foliar (RMF) (%), razão de massa caulinar (RMC) (%), razão de massa radicular (RMR) (%) e razão raízes/parte aérea (RRPA) de plantas de *S. jambos* crescidas em três ambientes luminosos (BR, RI e AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino).

| | Baixa radiação (BR) | | Radiação intermediária (RI) | | Alta radiação (AR) | |
|-------------|------------------------|------------------------|-----------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | Controle | Adubado | Controle | Adubado | Controle | Adubado |
| NTF | 90,0 ± 4,0 Aa | 85,0 ± 13,2 Ab | 103,0 ± 8,3 Aa | 129,0 ± 12,5 Aa | 67,3 ± 3,3 Bb | 108,7 ± 7,0 Aa |
| MSF | 24,17 ± 1,98 Aa | 24,19 ± 3,50 Ab | 30,36 ± 3,34 Ba | 40,95 ± 3,01 Aa | 26,87 ± 0,39 Ba | 36,13 ± 3,15 Aa |
| MSC | 21,58 ± 2,49 Ab | 20,09 ± 4,68 Ab | 37,31 ± 5,57 Aa | 45,83 ± 2,05 Aa | 37,62 ± 0,76 Aa | 46,65 ± 8,13 Aa |
| MSR | 14,64 ± 0,98 Ac | 11,61 ± 2,25 Ac | 31,56 ± 2,02 Ab | 37,84 ± 1,78 Ab | 45,63 ± 1,15 Aa | 48,55 ± 6,21 Aa |
| RMF | 0,40 ± 0,01 Aa | 0,44 ± 0,09 Aa | 0,31 ± 0,01 Ab | 0,33 ± 0,01 Ab | 0,24 ± 0,00 Ab | 0,28 ± 0,01 Ab |
| RMC | 0,36 ± 0,01 Aa | 0,35 ± 0,06 Aa | 0,37 ± 0,02 Aa | 0,37 ± 0,01 Aa | 0,34 ± 0,00 Aa | 0,35 ± 0,02 Aa |
| RMR | 0,24 ± 0,01 Ac | 0,20 ± 0,03 Ac | 0,32 ± 0,02 Ab | 0,30 ± 0,02 Ab | 0,41 ± 0,00 Aa | 0,37 ± 0,01 Aa |
| RRPA | 0,32 ± 0,02 Ac | 0,26 ± 0,04 Ac | 0,47 ± 0,03 Ab | 0,44 ± 0,04 Ab | 0,71 ± 0,01 Aa | 0,59 ± 0,03 Ba |

As letras maiúsculas comparam o efeito da adubação, em cada intensidade luminosa, e as letras minúsculas comparam o efeito da radiação, em cada sistema de adubação. Os dados são mostrados como média ± erro padrão. As médias foram agrupadas pelo teste estatístico de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 3.

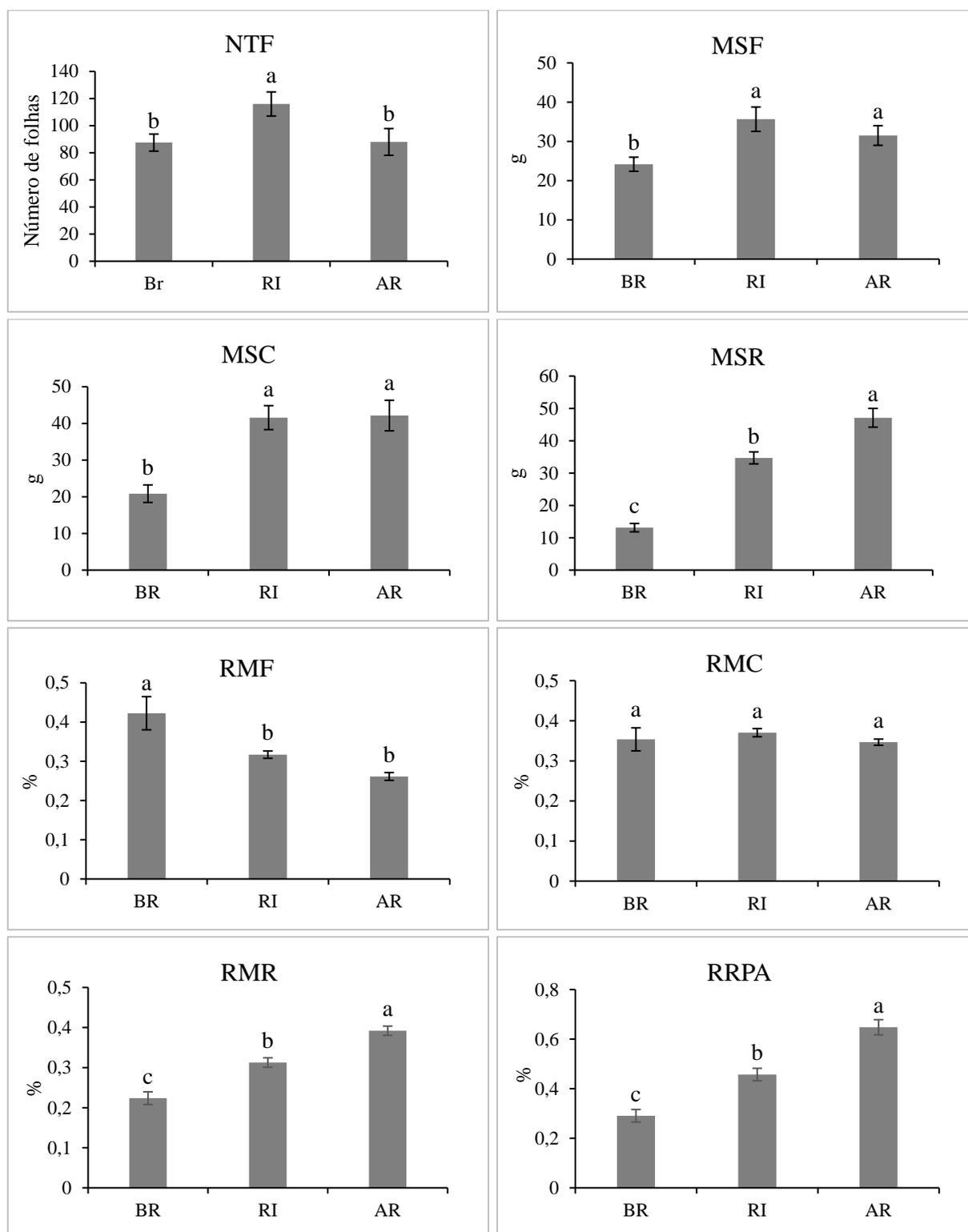


Figura 8. Médias do número total de folhas (NTF) (A), massa seca de folhas (MSF) (g) (B), massa seca de caules (MSC) (g) (C), massa seca de raízes (MSR) (g) (D), razão de massa foliar (RMF) (E), razão de massa caulinar (RMC) (F), razão de massa radicular (RMR) (G) e razão raízes/parte aérea (RRPA) (H) de plantas de *S. jambos* adubadas com esterco bovino e do grupo controle, crescidas em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR). As letras minúsculas comparam o efeito da radiação, com os dados das plantas de ambos os tratamentos de fertilização (controle e adubado com esterco bovino). Colunas identificadas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 3.

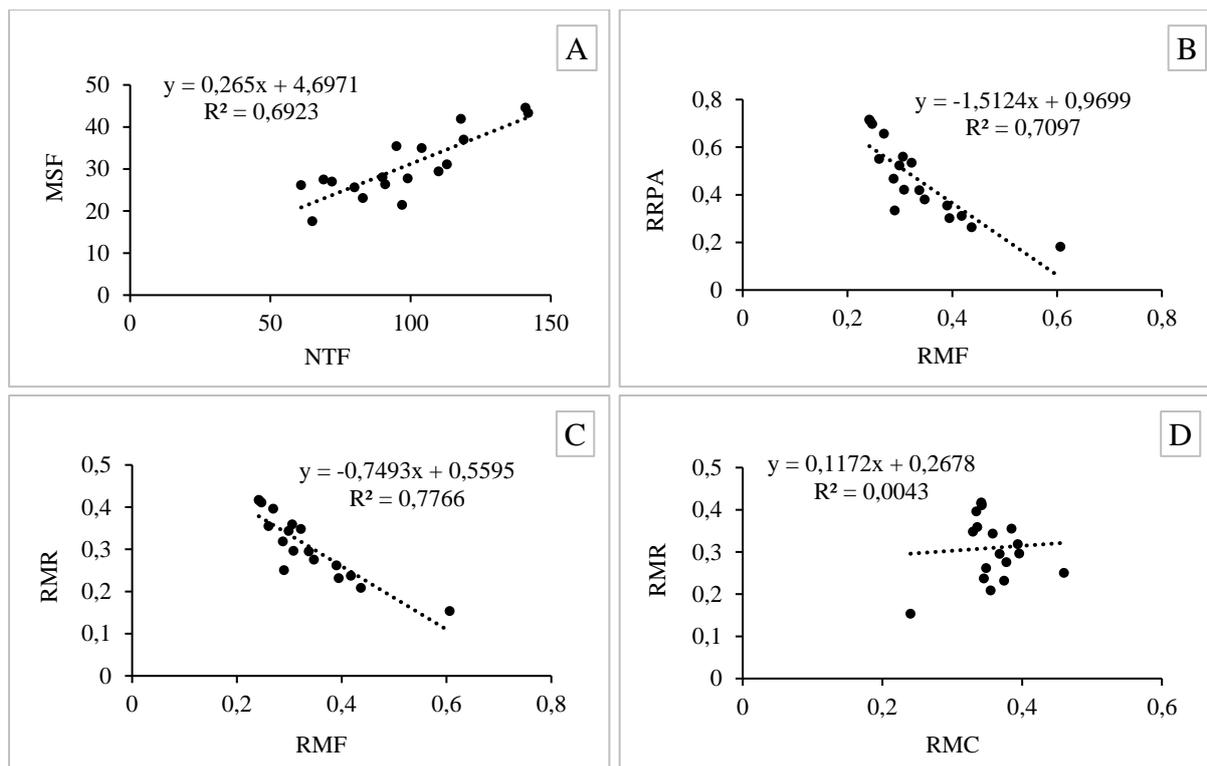


Figura 9. Análises de correlação dos atributos de crescimento em plantas de *S. jambos* desenvolvidas em três ambientes luminosos e submetidas a dois sistemas de fertilização: **(A)** número total de folhas (NTF)/massa seca de folhas (MSF), **(B)** razão de massa foliar (RMF)/razão raízes/parte aérea (RRPA), **(C)** razão de massa foliar (RMF)/razão de massa radicular (RMR), **(D)** razão de massa caulinar (RMC)/razão de massa radicular (RMR); $n = 18$; $p < 0,05$.

Determinação do índice SPAD e análises de pigmentos fotossintéticos

As condições de luminosidade afetaram significativamente os teores de Cl *a*, Cl *b* e Cl (*a+b*), bem como de Carot, com valores significativamente menores nas folhas das plantas de *S. jambos* expostas à AR, em comparação com as plantas submetidas à RI e, principalmente, em relação às plantas sob BR, independentemente da base de cálculo utilizada (por massa de matéria fresca ou por área de tecido) e da condição de adubação (Tabela 7).

Tabela 7. Teores de clorofila *a* (Cl *a*), clorofila *b* (Cl *b*), clorofilas totais [Cl (*a+b*)] e carotenoides totais (Carot), relações clorofila *a*/clorofila *b* (Cl *a/b*), clorofilas totais/carotenoides totais [Cl (*a+b*)/Carot] e massa fresca/área (MF/A), e conteúdos de antocianinas (Ant) em plantas de *Syzygium jambos* submetidas a diferentes condições de luminosidade e sistemas de fertilização. BR = baixa radiação; RI = radiação intermediária; AR = alta radiação.

| Variável | Controle | | | Adubado | | |
|---|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|
| | BR | RI | AR | BR | RI | AR |
| Cl <i>a</i> (mg g ⁻¹ MF) | 1.33 ± 0.06 Ab | 0.91 ± 0.02 Bb | 0.43 ± 0.03 Ca | 1.59 ± 0.06 Aa | 1.05 ± 0.06 Ba | 0.35 ± 0.02 Ca |
| Cl <i>a</i> (µg cm ⁻²) | 32,01 ± 1,02 Ab | 22,37 ± 1,26 Bb | 15,01 ± 0,93 Ca | 36,47 ± 1,56 Aa | 26,77 ± 1,06 Ba | 11,65 ± 0,59 Cb |
| Cl <i>b</i> (mg g ⁻¹ MF) | 0.57 ± 0.02 Aa | 0.43 ± 0.02 Ba | 0.18 ± 0.01 Ca | 0.62 ± 0.02 Aa | 0.45 ± 0.03 Ba | 0.13 ± 0.01 Ca |
| Cl <i>b</i> (µg cm ⁻²) | 13,65 ± 0,36 Aa | 10,39 ± 0,13 Ba | 6,46 ± 0,30 Ca | 14,26 ± 0,61 Aa | 11,56 ± 0,69 Ba | 4,47 ± 0,34 Cb |
| Cl (<i>a+b</i>) (mg g ⁻¹ MF) | 1.90 ± 0.07 Ab | 1.33 ± 0.01 Ba | 0.61 ± 0.04 Ca | 2.20 ± 0.09 Aa | 1.50 ± 0.09 Ba | 0.48 ± 0.03 Ca |
| Cl (<i>a+b</i>) (µg cm ⁻²) | 45,66 ± 1,25 Ab | 32,76 ± 1,21 Bb | 21,48 ± 1,08 Ca | 50,74 ± 2,10 Aa | 38,33 ± 1,71 Ba | 16,12 ± 0,90 Cb |
| Carot (mg g ⁻¹ MF) | 0.68 ± 0.03 Ab | 0.50 ± 0.02 Bb | 0.26 ± 0.02 Ca | 0.84 ± 0.03 Aa | 0.62 ± 0.03 Ba | 0.25 ± 0.01 Ca |
| Carot (µg cm ⁻²) | 16,33 ± 0,66 Ab | 12,49 ± 0,67 Bb | 9,29 ± 0,59 Ca | 19,30 ± 0,85 Aa | 15,94 ± 0,75 Ba | 8,56 ± 0,34 Ca |
| Cl <i>a/b</i> | 2.34 ± 0.06 Aa | 2.16 ± 0.13 Aa | 2.33 ± 0.15 Ab | 2.56 ± 0.06 Aa | 2.33 ± 0.07 Aa | 2.63 ± 0.09 Aa |
| Cl (<i>a+b</i>)/Carot | 2.80 ± 0.04 Aa | 2.64 ± 0.09 Aa | 2.32 ± 0.05 Ba | 2.63 ± 0.02 Aa | 2.40 ± 0.05 Bb | 1.88 ± 0.07 Cb |
| MF/A (mg cm ⁻²) | 24,05 ± 0,33 Ba | 24,58 ± 0,76 Ba | 35,49 ± 0,63 Aa | 23,01 ± 0,28 Ca | 25,70 ± 0,71 Ba | 33,62 ± 0,63 Ab |
| Ant (mg 100 g ⁻¹ MF) | 17,61 ± 1,83 Aa | 22,34 ± 3,76 Aa | 15,78 ± 0,91 Aa | 19,38 ± 0,73 Aa | 19,75 ± 1,88 Aa | 15,49 ± 1,23 Aa |
| Ant (µg cm ⁻²) | 4,16 ± 0,47 Aa | 5,41 ± 0,94 Aa | 5,53 ± 0,29 Aa | 4,50 ± 0,17 Aa | 4,92 ± 0,43 Aa | 5,11 ± 0,38 Aa |

As letras maiúsculas comparam o efeito da luminosidade, em cada sistema de fertilização, e as letras minúsculas comparam o efeito da adubação, em cada condição luminosa. As médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si através do teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 6.

Comparando-se os efeitos da adubação, em cada ambiente luminoso e com base na massa de matéria fresca, diferenças significativas foram encontradas. Nos ambientes de BR e RI, valores mais elevados para o teor de Cl *a* foram evidenciados nas plantas adubadas em comparação com as do grupo controle. No ambiente exposto à AR, não foram encontradas diferenças entre as plantas adubadas e as do grupo controle, resultado similar ao encontrado, de forma geral, comparando-se o teor de Cl *b* entre as plantas submetidas aos diferentes sistemas de adubação. Para o teor de Cl (*a+b*), diferenças significativas foram observadas nas plantas cultivadas no ambiente exposto à BR, com valores mais elevados nas plantas adubadas em comparação com as do grupo controle, e também no ambiente de AR, com efeito oposto. Considerando os teores de Cl *a*, Cl *b* e Cl (*a+b*) estimados com base na área de tecido foliar, resultados diferentes foram encontrados. Para os Carot, todavia, independentemente da unidade considerada, valores mais elevados foram encontrados nas plantas adubadas em comparação ao grupo controle, somente nas plantas mantidas sob BR e RI.

A relação Cl *a/b* não foi significativamente alterada pela exposição a diferentes intensidades luminosas. Comparando-se os efeitos da adubação, diferenças significativas foram encontradas apenas nas plantas submetidas à AR, com maiores valores nas plantas adubadas. Resultados um pouco diferentes foram observados para a relação Cl (*a+b*)/Carot em cada sistema de adubação, comparando-se as plantas dos ambientes luminosos. Porém, de maneira geral, valores significativamente menores foram encontrados nas plantas mantidas nos ambientes mais iluminados, em comparação às expostas à menor intensidade de radiação. Diferenças mais pronunciadas foram observadas nas plantas adubadas.

Considerando o teor de Ant, não foram encontradas diferenças significativas entre as plantas submetidas às diferentes condições luminosas, bem como na comparação dos materiais submetidos à adubação com os não adubados. Apesar de não terem sido observadas diferenças significativas, é interessante notar o comportamento dos teores de Ant quando comparadas as duas bases utilizadas. Os resultados com base na massa de matéria fresca variaram aleatoriamente em resposta aos ambientes luminosos. No entanto, quando considerados os teores de Ant com base na área dos tecidos, independentemente da condição de adubação, a média apresentou valores mais elevados nos ambientes mais iluminados, apesar de não terem sido observadas diferenças estatísticas. Por sua vez, a relação MF/A apresentou valores mais elevados no ambiente de maior intensidade de radiação, em comparação aos ambientes mais sombreados, especialmente nas plantas adubadas com esterco.

Os teores de Feo *a*, Feo *b* e Feo (*a+b*) nas plantas adubadas com esterco bovino seguiram os mesmos padrões observados para os teores de clorofilas, com acúmulo inversamente

proporcional à intensidade luminosa do ambiente (Figura 10). Resultados similares foram encontrados para os índices SPAD, independentemente da região da folha analisada. Valores mais elevados foram encontrados nas folhas das plantas expostas à BR, valores intermediários nas plantas expostas à RI e menores valores nas folhas das plantas expostas à AR, independentemente da região foliar (Tabela 8) e da adubação (Figura 11A). Comparando-se os efeitos da adubação sobre o índice SPAD, em cada ambiente de radiação, foram notados efeitos diversos. Nos ambientes de BR e RI, maiores valores foram evidenciados nos materiais adubados, sendo o contrário observado nos materiais submetidos à AR (Figura 11A). Considerando a região da folha utilizada nas análises, independentemente do sistema de adubação, índices SPAD mais elevados foram observados na base das folhas, valores intermediários no meio e menores valores no ápice foliar (Figura 11B).

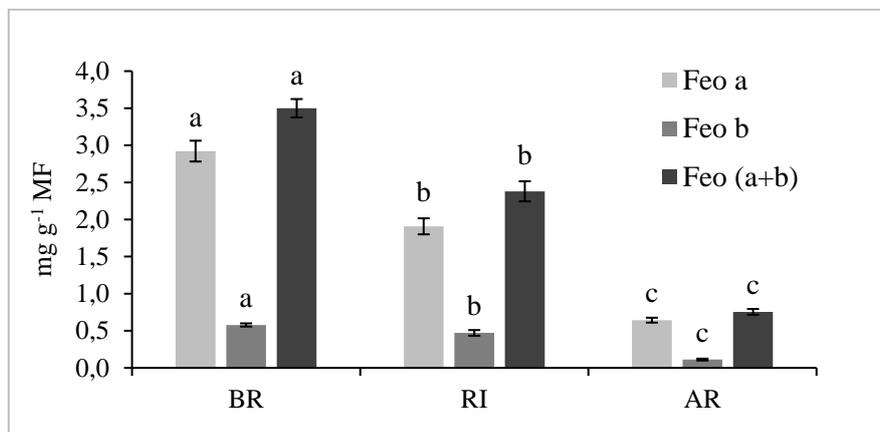


Figura 10. Teor de feofitinas *a* (Feo *a*), feofitinas *b* (Feo *b*) e feofitinas totais [Feo (*a+b*)] (mg g⁻¹ MF) em tecidos foliares de plantas de *Syzygium jambos* submetidas à adubação com esterco bovino, em diferentes condições luminosas. BR = baixa radiação; RI = radiação intermediária; AR = alta radiação. Para cada pigmento, as colunas identificadas pelas mesmas letras representam valores que não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 6.

Os índices SPAD apresentaram correlação positiva com os teores de clorofilas *a*, *b* e totais, feofitinas *a*, *b* e totais, bem como de carotenoides totais (Figura 12). Os coeficientes de determinação (r^2) encontrados para os modelos de regressão variaram de 0,83 a 0,93, com destaque para a clorofila *a* (0,88), carotenoides (0,90) e feofitinas totais (0,93).

Tabela 8. Índices SPAD em folhas de plantas de *Syzygium jambos* submetidas a diferentes condições de luminosidade e sistemas de fertilização, considerando a base, o meio e o ápice das folhas. BR = baixa radiação; RI = radiação intermediária; AR = alta radiação.

| | Região da folha | BR | RI | AR |
|----------|-----------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| Controle | base | 63,3 ± 1,0 Aa | 58,6 ± 1,0 Ba | 49,5 ± 1,3 Ca |
| | meio | 61,7 ± 1,1 Aa | 54,2 ± 1,3 Bb | 46,5 ± 1,3 Cb |
| | ápice | 58,5 ± 1,0 Ab | 50,8 ± 1,4 Bc | 43,7 ± 1,3 Cb |
| Adubado | base | 69,6 ± 1,0 Aa | 63,8 ± 1,3 Ba | 46,6 ± 1,2 Ca |
| | meio | 66,1 ± 0,9 Ab | 60,8 ± 1,6 Bb | 43,8 ± 1,2 Cb |
| | ápice | 63,4 ± 0,8 Ab | 56,5 ± 1,6 Bb | 41,1 ± 1,0 Cb |

As letras maiúsculas comparam o efeito da luminosidade, em cada região da folha (linhas); as letras minúsculas comparam o efeito da região da folha, em cada ambiente luminoso e em cada sistema de fertilização. As médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si através do teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 6.

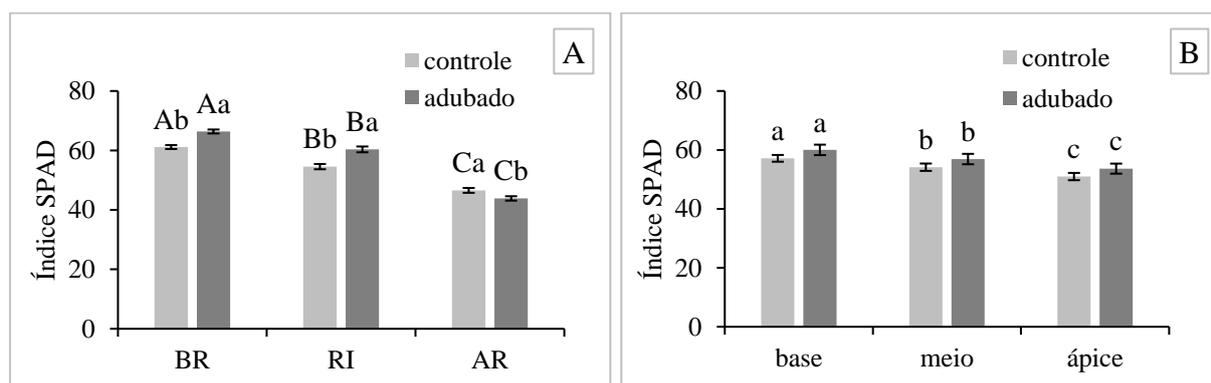


Figura 11. Índices SPAD em folhas de plantas de *Syzygium jambos*. Cada coluna representa o valor médio das três regiões foliares (A) e das três condições luminosas (B). BR = baixa radiação; RI = radiação intermediária; AR = alta radiação. No primeiro gráfico, as letras maiúsculas comparam o efeito da luminosidade, em cada sistema de fertilização, e as letras minúsculas comparam o efeito da adubação, em cada condição luminosa. No segundo gráfico, as letras minúsculas comparam o efeito da região da folha, em cada sistema de fertilização. As médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si através do teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 6.

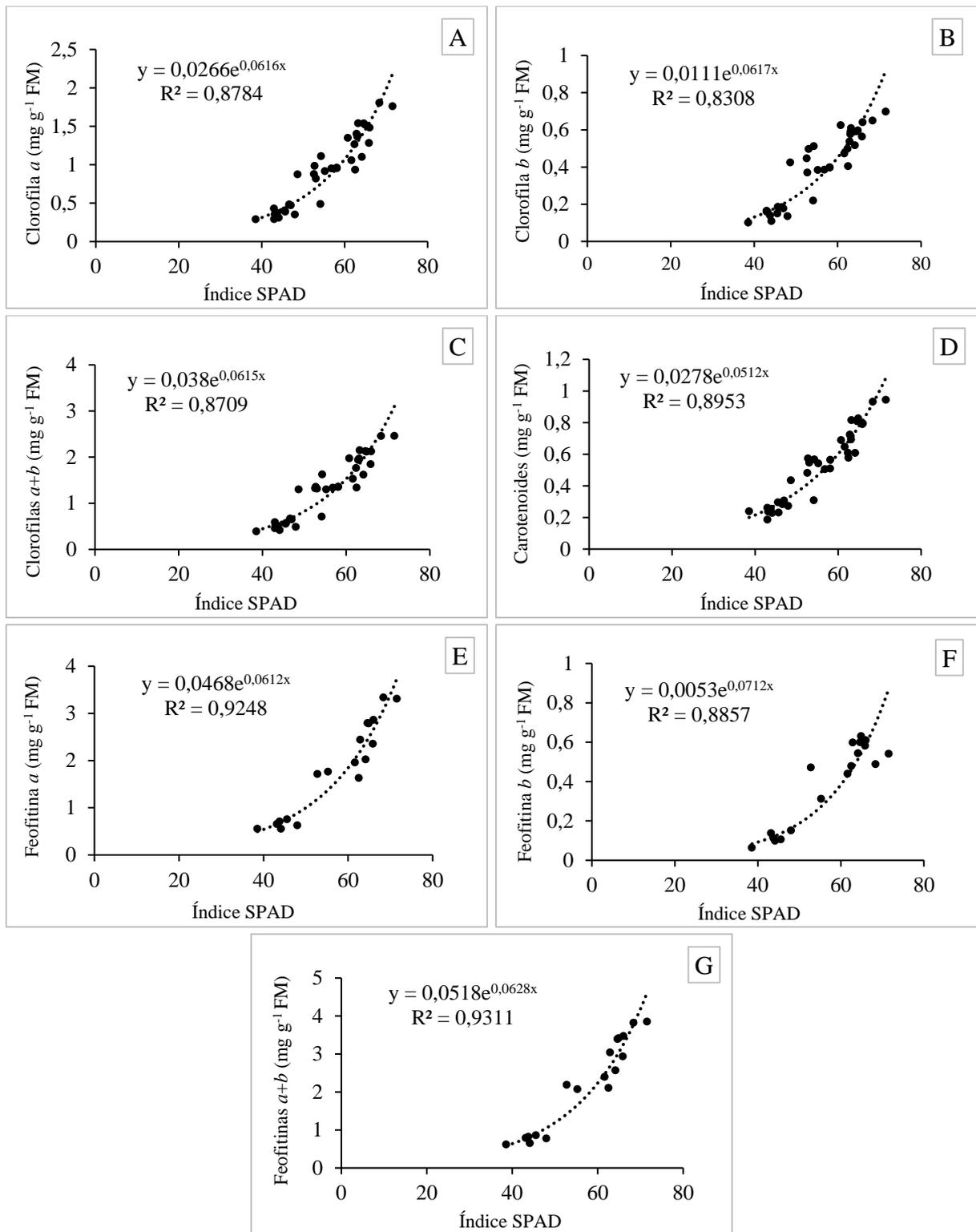


Figura 12. Análises de correlação entre os índices SPAD e os teores de clorofila *a* (A), clorofila *b* (B), clorofilas *a + b* (C), carotenoides (D), feofitina *a* (E), feofitina *b* (F) e feofitinas *a + b* (G) em plantas de *Syzygium jambos* submetidas a diferentes condições de luminosidade e sistemas de fertilização. A, B, C e D: n = 36; E, F e G: n = 18; p < 0,05.

Fertilidade dos substratos e nutrientes foliares

Novas análises nutricionais foram realizadas 11 meses após o desenvolvimento das plantas nos substratos (Tabela 9). Todas as plantas mantidas no tratamento que recebeu adubação química morreram, restando apenas as plantas do grupo controle e do substrato adubado com esterco bovino. De maneira geral, não foram encontradas diferenças significativas na comparação entre os materiais dos diferentes ambientes luminosos, considerando o grupo controle, exceto para o teor de S, que decresceu significativamente de acordo com o aumento da intensidade de radiação. Já para o tratamento adubado com esterco bovino, diferenças estatísticas foram observadas. O pH do substrato das plantas mantidas sob AR foi significativamente maior que dos outros dois ambientes luminosos, com valor médio de 7,03. Por sua vez, os macronutrientes K, P e Mg, o micronutriente B e os parâmetros SB, t e T apresentaram valores significativamente maiores no substrato das plantas mantidas no ambiente sob BR, não diferindo entre os materiais sob RI e AR. Não foram encontradas diferenças significativas para os teores de Ca, Zn, Fe e Mn, e para os atributos P-Rem, M.O. e V, comparando-se os substratos das plantas mantidas nas diferentes condições de radiação. Os teores de Cu foram significativamente menores nos substratos sob AR, e a acidez potencial, por sua vez, foi significativamente menor sob BR. Os teores de S apresentaram conteúdos similares aos do material controle, com acúmulo no substrato inversamente proporcional à intensidade de radiação. Por sua vez, a presença de Al não foi detectada nas amostras.

Quando os substratos do grupo controle foram comparados aos do material adubado, não foram encontradas diferenças para o pH e para os teores de Zn, Fe, Cu e S, independentemente do ambiente luminoso (Tabela 9). No geral, os substratos do material adubado com esterco bovino apresentaram teores mais elevados de K, P, Ca e Mg, além de P-Rem, M.O, SB, t, T e V, embora as diferenças não tenham sido significativas em alguns casos. Quando comparado ao controle, teores mais elevados de Mn e B foram encontrados no material adubado, porém somente sob BR. Nos ambientes de BR e RI, a acidez potencial (H + Al) foi mais elevada no substrato das plantas do grupo controle em comparação ao adubado.

Tabela 9. Atributos químicos dos substratos das plantas de *S. jambos* após 11 meses de desenvolvimento em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino). **pH**, teores de potássio (**K**) e fósforo (**P**) (mg dm^{-3}); cálcio (**Ca**), magnésio (**Mg**) e acidez potencial (**H + Al**) (cmolc dm^{-3}); soma de bases trocáveis (**SB**) e capacidade de troca catiônica a pH 7,0 (**T**) (cmolc dm^{-3}); índice de saturação de bases (**V**) (%); matéria orgânica (**M.O.**) (dag kg^{-1}); fósforo remanescente (**P-Rem**) (mg L^{-1}); zinco (**Zn**), ferro (**Fe**), manganês (**Mn**), cobre (**Cu**), boro (**B**) e enxofre (**S**) (mg dm^{-3}).

| Variável | Controle | | | Adubado | | |
|---------------|------------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------|
| | BR | RI | AR | BR | RI | AR |
| pH | 6,60 ± 0,06 Aa | 6,87 ± 0,33 Aa | 6,80 ± 0,06 Aa | 6,37 ± 0,30 Ba | 6,70 ± 0,10 Ba | 7,03 ± 0,03 Aa |
| K | 26,67 ± 1,76 Ab | 26,00 ± 0,00 Ab | 25,33 ± 2,40 Ab | 199,33 ± 37,81 Aa | 110,00 ± 12,49 Ba | 64,67 ± 6,77 Ba |
| P | 10,25 ± 0,46 Ab | 9,08 ± 0,66 Ab | 8,44 ± 0,50 Ab | 21,37 ± 2,01 Aa | 16,83 ± 0,17 Ba | 16,02 ± 0,76 Ba |
| Ca | 4,13 ± 0,15 Ab | 3,93 ± 0,13 Ab | 3,97 ± 0,09 Aa | 4,87 ± 0,37 Aa | 4,53 ± 0,13 Aa | 4,23 ± 0,13 Aa |
| Mg | 1,10 ± 0,06 Ab | 1,00 ± 0,06 Ab | 0,97 ± 0,03 Ab | 2,07 ± 0,18 Aa | 1,77 ± 0,07 Ba | 1,57 ± 0,07 Ba |
| Zn | 24,73 ± 1,09 Aa | 22,08 ± 2,82 Aa | 26,51 ± 1,32 Aa | 24,64 ± 1,98 Aa | 26,35 ± 0,88 Aa | 22,38 ± 2,88 Aa |
| Fe | 54,52 ± 0,90 Aa | 60,00 ± 5,25 Aa | 64,85 ± 12,98 Aa | 69,93 ± 2,64 Aa | 69,93 ± 5,88 Aa | 65,70 ± 5,54 Aa |
| Mn | 28,20 ± 2,75 Ab | 32,49 ± 2,93 Aa | 32,74 ± 1,88 Aa | 43,16 ± 5,03 Aa | 43,45 ± 2,24 Aa | 42,02 ± 6,51 Aa |
| Cu | 0,64 ± 0,06 Aa | 0,57 ± 0,07 Aa | 0,56 ± 0,03 Aa | 0,68 ± 0,03 Aa | 0,68 ± 0,02 Aa | 0,52 ± 0,07 Ba |
| B | 0,14 ± 0,01 Ab | 0,19 ± 0,01 Aa | 0,15 ± 0,02 Aa | 0,23 ± 0,04 Aa | 0,16 ± 0,01 Ba | 0,14 ± 0,01 Ba |
| S | 57,47 ± 5,76 Aa | 43,18 ± 6,99 Ba | 19,24 ± 0,98 Ca | 68,05 ± 5,99 Aa | 31,66 ± 1,50 Ba | 16,90 ± 1,85 Ca |
| P-Rem | 14,65 ± 1,00 Ab | 14,75 ± 0,29 Ab | 13,34 ± 0,41 Ab | 18,04 ± 0,60 Aa | 17,05 ± 0,43 Aa | 17,37 ± 0,28 Aa |
| M.O. | 2,11 ± 0,00 Ab | 2,19 ± 0,08 Ab | 2,07 ± 0,04 Ab | 2,53 ± 0,08 Aa | 2,61 ± 0,15 Aa | 2,79 ± 0,21 Aa |
| H + Al | 1,82 ± 0,08 Aa | 1,89 ± 0,08 Aa | 1,65 ± 0,09 Aa | 1,36 ± 0,06 Bb | 1,60 ± 0,04 Ab | 1,68 ± 0,13 Aa |
| SB | 5,30 ± 0,21 Ab | 5,00 ± 0,19 Ab | 5,00 ± 0,12 Aa | 7,44 ± 0,63 Aa | 6,58 ± 0,22 Ba | 5,96 ± 0,22 Ba |
| t | 5,30 ± 0,21 Ab | 5,00 ± 0,19 Ab | 5,00 ± 0,12 Aa | 7,44 ± 0,63 Aa | 6,58 ± 0,22 Ba | 5,96 ± 0,22 Ba |
| T | 7,12 ± 0,20 Ab | 6,89 ± 0,18 Ab | 6,65 ± 0,17 Ab | 9,14 ± 0,59 Aa | 8,18 ± 0,26 Ba | 7,65 ± 0,16 Ba |
| V | 74,39 ± 1,24 Ab | 72,51 ± 1,24 Ab | 75,14 ± 1,05 Aa | 81,40 ± 3,29 Aa | 80,42 ± 0,17 Aa | 77,99 ± 1,80 Aa |

As letras maiúsculas comparam o efeito da radiação, em cada sistema de adubação, e as letras minúsculas comparam o efeito da adubação, em cada intensidade luminosa. Os dados são mostrados como média ± erro padrão. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 3.

Quando os resultados das análises da fertilidade dos substratos antes da montagem do experimento e após 11 meses do desenvolvimento das plantas foram comparadas, alterações interessantes foram observadas (Tabelas 2 e 9). O pH do substrato sem adubação decresceu, enquanto o do material adubado com esterco tornou-se menos ácido após o período de cultivo das plantas, o que também foi evidenciado em relação à acidez potencial ($H + Al$) desses tratamentos. Os teores dos macronutrientes K, P, Ca, Mg e S, além dos parâmetros SB, t e T decresceram, mais pronunciadamente nos substratos com esterco bovino, e, neste ambiente, proporcionalmente à intensidade luminosa. No substrato das plantas do grupo controle, de maneira geral, os conteúdos de macronutrientes não apresentaram um padrão uniforme de resposta. Os teores dos micronutrientes Zn, Fe, Mn, Cu e B variaram de forma inespecífica, sem relação direta com a intensidade luminosa ou com o tratamento de fertilização. A M.O. apresentou valores maiores após os 11 meses de cultivo, em relação à análise inicial, independentemente do ambiente luminoso, somente no grupo controle. No substrato do material adubado, os valores decresceram. Para os teores de P-Rem, entretanto, o comportamento foi oposto, com redução nos teores no substrato controle e aumento no solo suplementado com adubado orgânico.

Os resultados referentes aos teores foliares de nutrientes podem ser observados na Tabela 10. No grupo controle, os conteúdos de P, K, Ca e Mg e de B, Mn e Fe não apresentaram diferenças significativas entre os materiais submetidos às diferentes intensidades luminosas. O conteúdo de N foliar foi inversamente proporcional à intensidade de radiação, apresentando diferenças significativas tanto no grupo controle quanto no adubado. No grupo controle, o teor de S foi significativamente maior nas plantas mantidas sob BR, e os de Cu e Zn, significativamente maiores no material exposto à AR. No material adubado com esterco bovino, com exceção do teor de Fe, foram encontradas diferenças significativas entre os materiais mantidos sob BR, RI e AR. Uma tendência de maior acúmulo de P, Mg, B, Cu e Zn foi observada nas plantas sob AR, ocorrendo o oposto com os teores foliares de K, Ca e S.

Comparando os teores de nutrientes entre as plantas do grupo controle e as adubadas com esterco bovino, não foram encontradas diferenças significativas para os conteúdos de S, Zn e Fe, independentemente do ambiente luminoso. De modo geral, as plantas adubadas apresentaram teores mais elevados de N, P, K, embora em alguns casos as diferenças não tenham sido significativas. Para os conteúdos de B e Cu, as únicas diferenças significativas foram observadas no material sob AR, com maiores acúmulos no material adubado. Independentemente da intensidade de radiação, as plantas do grupo controle apresentaram maiores teores de Ca e Mg do que as plantas adubadas, tendo como única exceção o Mg nas plantas sob condições de AR.

Tabela 10. Teores foliares de nutrientes de plantas de *S. jambos* após 11 meses de desenvolvimento em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino). Os teores de **N, P, K, Ca, Mg** e **S** são expressos como porcentagem (%); os de **B, Cu, Mn, Zn** e **Fe** como partes por milhão (ppm).

| Variável | Controle | | | Adubado | | |
|-----------|--------------------------|--------------------------|------------------------|-------------------------|--------------------------|------------------------|
| | BR | RI | AR | BR | RI | AR |
| N | 1,39 ± 0,04 Ab | 0,99 ± 0,07 Bb | 0,78 ± 0,04 Cb | 1,67 ± 0,03 Aa | 1,23 ± 0,06 Ba | 0,97 ± 0,06 Ca |
| P | 0,08 ± 0,01 Aa | 0,06 ± 0,00 Ab | 0,06 ± 0,01 Ab | 0,09 ± 0,01 Ba | 0,10 ± 0,01 Ba | 0,13 ± 0,02 Aa |
| K | 0,63 ± 0,04 Ab | 0,52 ± 0,05 Ab | 0,37 ± 0,02 Aa | 1,33 ± 0,12 Aa | 0,76 ± 0,04 Ba | 0,54 ± 0,09 Ca |
| Ca | 0,88 ± 0,02 Aa | 0,84 ± 0,03 Aa | 0,77 ± 0,03 Aa | 0,70 ± 0,03 Ab | 0,56 ± 0,05 Bb | 0,57 ± 0,02 Bb |
| Mg | 0,36 ± 0,02 Aa | 0,35 ± 0,00 Aa | 0,36 ± 0,01 Aa | 0,27 ± 0,01 Bb | 0,29 ± 0,01 Bb | 0,33 ± 0,02 Aa |
| S | 0,17 ± 0,01 Aa | 0,13 ± 0,00 Ba | 0,11 ± 0,01 Ba | 0,17 ± 0,01 Aa | 0,14 ± 0,00 Ba | 0,13 ± 0,00 Ba |
| B | 15,33 ± 2,47 Aa | 11,73 ± 1,13 Aa | 24,33 ± 6,78 Ab | 19,43 ± 0,69 Ba | 22,30 ± 4,46 Ba | 35,83 ± 2,95 Aa |
| Cu | 0,53 ± 0,24 Ba | 0,37 ± 0,12 Ba | 1,33 ± 0,38 Ab | 0,87 ± 0,20 Ba | 1,03 ± 0,23 Ba | 2,33 ± 0,28 Aa |
| Mn | 48,23 ± 35,23 Aa | 14,77 ± 3,09 Ab | 6,13 ± 2,75 Aa | 10,73 ± 3,50 Ba | 167,93 ± 76,56 Aa | 21,53 ± 9,52 Ba |
| Zn | 13,10 ± 0,85 Ba | 13,03 ± 0,31 Ba | 20,43 ± 1,49 Aa | 12,40 ± 0,51 Ba | 11,30 ± 0,31 Ba | 21,30 ± 1,18 Aa |
| Fe | 131,33 ± 19,31 Aa | 131,33 ± 38,54 Aa | 88,37 ± 4,04 Aa | 129,73 ± 5,46 Aa | 110,17 ± 6,19 Aa | 93,60 ± 5,15 Aa |

As letras maiúsculas comparam o efeito da radiação, em cada sistema de adubação, e as letras minúsculas comparam o efeito da adubação, em cada intensidade luminosa. Os dados são mostrados como média ± erro padrão. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 3.

Análises bioquímicas

Independentemente do sistema de adubação e da base de cálculo utilizada (por massa ou por área), não foram observadas diferenças significativas no conteúdo de proteínas totais entre as plantas expostas à BR e RI (Tabela 11 e Figura 13). No entanto, as plantas sob AR acumularam quantidades de proteínas significativamente maiores, havendo cerca de 260 e 303 % de aumento em relação às plantas sob BR, respectivamente no grupo controle e adubado (na medida por massa de matéria fresca). No grupo controle, um maior acúmulo de prolina foi observado nos tecidos foliares das plantas mantidas no ambiente de AR, em relação aos outros dois ambientes luminosos. No material adubado, entretanto, a tendência foi contrária, com maior acúmulo de prolina nas plantas sob BR. No geral, o conteúdo de prolina foi menor nas plantas cultivadas sob RI (Figura 13).

No grupo controle, a SOD e a PPO apresentaram atividades significativamente menores nas plantas sob AR, não havendo diferenças significativas entre as plantas cultivadas nos outros dois ambientes luminosos. Nas plantas adubadas, a tendência de queda na atividade das enzimas com a maior intensidade luminosa foi ainda maior, chegando a 99,9 % em relação ao material sob BR para a SOD e 87,7 % para a PPO. Os gráficos da Figura 13 trazem a média geral, e reforçam a menor atividade dessas enzimas sob condições de AR. No material adubado, não houve diferenças significativas na atividade da CAT entre as plantas expostas às diferentes intensidades luminosas. No grupo controle, no entanto, uma menor atividade da CAT nas plantas mantidas no ambiente de RI, efeito oposto ao observado para a atividade da POD, cuja atividade foi maior nas plantas sob RI, independentemente do sistema de adubação. O antagonismo na atividade dessas enzimas em resposta à luminosidade pode ser observado na Figura 13. Os teores de peróxido de hidrogênio e do radical superóxido foram proporcionalmente menores nas plantas sob AR, aumentando proporcionalmente em resposta à redução da luminosidade. Em contraste, independentemente da adubação, os conteúdos de MDA foram mais elevados nas plantas mantidas sob AR (Tabela 11 e Figura 13).

Tabela 11. Atributos bioquímicos das plantas de *S. jambos* após 11 meses de desenvolvimento em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino). Conteúdos de **proteínas totais** com base na massa de matéria fresca (mg g^{-1} MF) e na área (mg cm^{-2}); conteúdo de **prolina** ($\mu\text{mol g}^{-1}$ MF); atividades das enzimas **SOD** (unidades mg^{-1} prot), **CAT** ($\mu\text{mol de H}_2\text{O}_2 \text{ min}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ prot), **POD** ($\mu\text{mol mg}^{-1}$ prot) e **PPO** ($\mu\text{mol mg}^{-1}$ prot); conteúdos de **peróxido** (nmol g^{-1} MF), **superóxido** (nmol g^{-1} MF) e **malonaldeído** (MDA; $\mu\text{mol g}^{-1}$ MF).

| Variável | Controle | | | Adubado | | |
|---------------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|
| | BR | RI | AR | BR | RI | AR |
| Proteínas totais (massa) | 26,01 ± 1,81 Ba | 23,86 ± 1,40 Ba | 93,61 ± 2,47 Aa | 20,28 ± 0,89 Ba | 20,76 ± 0,31 Ba | 81,77 ± 3,52 Ab |
| Proteínas totais (área) | 0,60 ± 0,03 Ba | 0,60 ± 0,04 Ba | 3,23 ± 0,11 Aa | 0,49 ± 0,02 Ba | 0,53 ± 0,01 Ba | 2,72 ± 0,16 Ab |
| Prolina | 0,54 ± 0,04 Bb | 0,34 ± 0,05 Ba | 0,82 ± 0,07 Aa | 0,75 ± 0,12 Aa | 0,43 ± 0,04 Ba | 0,54 ± 0,07 Bb |
| SOD | 24,47 ± 0,37 Aa | 22,40 ± 0,95 Aa | 1,17 ± 0,21 Ba | 24,82 ± 2,35 Aa | 18,05 ± 1,05 Bb | 0,02 ± 0,01 Ca |
| CAT | 2,81 ± 0,41 Aa | 0,49 ± 0,31 Ba | 2,91 ± 0,13 Aa | 1,20 ± 0,38 Ab | 0,49 ± 0,31 Aa | 0,95 ± 0,13 Ab |
| POD | 0,39 ± 0,04 Ba | 0,60 ± 0,07 Aa | 0,11 ± 0,01 Ca | 0,08 ± 0,04 Bb | 0,62 ± 0,10 Aa | 0,16 ± 0,01 Ba |
| PPO | 1,46 ± 0,22 Ab | 1,75 ± 0,09 Aa | 0,29 ± 0,01 Ba | 2,27 ± 0,13 Aa | 1,54 ± 0,09 Ba | 0,28 ± 0,04 Ca |
| Peróxido | 70,26 ± 17,13 Aa | 65,46 ± 6,02 Aa | 29,70 ± 3,17 Ba | 53,69 ± 12,70 Aa | 43,01 ± 1,50 Aa | 27,40 ± 2,81 Aa |
| Superóxido | 22,50 ± 6,30 Aa | 21,41 ± 3,47 Aa | 3,73 ± 1,47 Ba | 32,20 ± 2,92 Aa | 15,52 ± 4,26 Ba | 6,67 ± 1,38 Ba |
| MDA | 1,25 ± 0,05 Ba | 1,31 ± 0,02 Ba | 1,54 ± 0,07 Ab | 1,34 ± 0,06 Ba | 1,39 ± 0,01 Ba | 1,89 ± 0,07 Aa |

As letras maiúsculas comparam o efeito da radiação, em cada sistema de adubação, e as letras minúsculas comparam o efeito da adubação, em cada intensidade luminosa. Os dados são mostrados como média ± erro padrão. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 9.

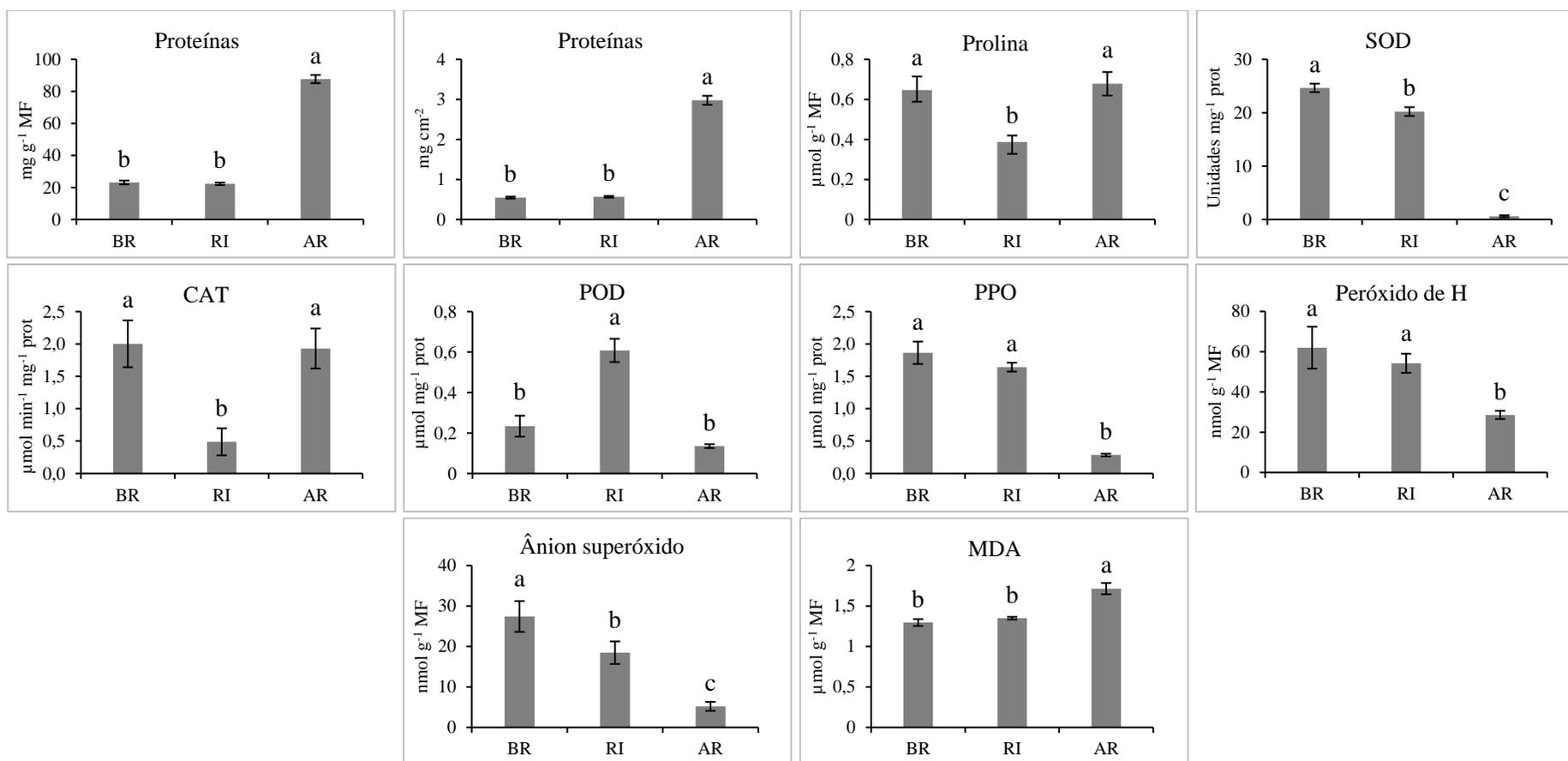


Figura 13. Médias dos conteúdos de **proteínas totais** (A – mg g⁻¹ MF; B – mg cm⁻²), **prolina** (μmol g⁻¹ MF) (C), atividades da superóxido dismutase (**SOD**; unidades de SOD mg⁻¹ proteína) (D), catalase (**CAT**; μmol de H₂O₂ min⁻¹ mg⁻¹ prot) (E), peroxidase (**POD**, μmol mg⁻¹ prot) (F), polifenol oxidase (**PPO**; μmol mg⁻¹ prot) (G), conteúdo de **peróxido** (nmol g⁻¹ MF) (H), de **superóxido** (nmol g⁻¹ MF) (I) e malonaldeído (**MDA**) (μmol g⁻¹ MF) (J) de plantas de *S. jambos* adubadas com esterco bovino e do grupo controle, crescidas em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR). As letras minúsculas comparam o efeito da radiação, com os dados das plantas de ambos os tratamentos de fertilização (controle e adubado com esterco bovino). Colunas identificadas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 9.

Comparando-se as plantas do tratamento controle com as que receberam adubação, diferenças significativas nos teores de proteínas foram observadas somente nos materiais sob AR, com maiores acúmulos no grupo controle, independentemente da base utilizada (massa ou área). Sob condições de BR, os conteúdos de prolina foram maiores no material adubado, ocorrendo o oposto nas plantas sob AR. Para a SOD, a única diferença foi observada nas plantas mantidas no ambiente de RI, com menores valores no material adubado. Contrariamente, a atividade da CAT variou significativamente nos ambientes de BR e AR, também com menores valores no material adubado. As atividades da POD e da PPO variaram significativamente somente nas plantas cultivadas no ambiente de BR, com maiores atividades da POD no grupo controle e da PPO no material adubado. Independentemente do ambiente luminoso, os conteúdos de peróxido de hidrogênio, do radical superóxido e de MDA não variaram entre os materiais adubados e o controle, sendo a única exceção os teores de MDA nas plantas mantidas sob AR, com valores mais elevados no material adubado.

Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

Foram realizadas 4 análises de trocas gasosas ao longo dos 11 meses de desenvolvimento das plantas. As 3 primeiras análises foram conduzidas apenas com o grupo controle e a última também incluiu as plantas adubadas com esterco bovino. Nas 3 primeiras avaliações, de maneira geral, os parâmetros A , E , g_s , C_i , C_i/C_a e A/C_i apresentaram valores diretamente proporcionais à intensidade de radiação, sendo a única exceção a E na 1ª análise, para a qual diferenças significativas não foram observadas (Tabela 12). Essa mesma tendência foi observada para o parâmetro WUE nas 4 avaliações realizadas. Na 4ª análise, contudo, o efeito foi o contrário, com a queda desses parâmetros nas plantas sob AR (Figura 14). A WUE_{int} oscilou de maneira inversamente proporcional à intensidade de radiação nas 3 primeiras análises realizadas, e diretamente proporcional na última avaliação.

Quando os diferentes parâmetros fotossintéticos foram comparados ao longo do tempo, nas 4 análises, percebeu-se, de modo geral, valores de A , g_s , C_i e C_i/C_a mais elevados na 3ª avaliação, independentemente da intensidade de radiação. Por sua vez, os valores de E e A/C_i apresentaram-se mais elevados na 2ª análise, e os de WUE na 4ª avaliação, apesar de em alguns casos não haver diferenças significativas. Para a WUE_{int} , resultados discrepantes foram observados entre os diferentes ambientes luminosos. As plantas mantidas sob condições de BR e RI apresentaram maiores valores na 1ª análise, enquanto as sob AR os apresentaram na 4ª análise.

Tabela 12. Parâmetros de trocas gasosas em plantas de *S. jambos* cultivadas em substrato com terra e areia (3:2) (grupo controle), ao longo de 11 meses de desenvolvimento em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR). Taxa assimilatória de CO₂ (*A*, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), transpiração (*E*, mmol m⁻² s⁻¹), condutância estomática (*g_s*, mol H₂O m⁻² s⁻¹), concentração subestomática de CO₂ (*C_i*, μmol mol⁻¹), razão *C_i/C_a*, eficiência no uso da água (*WUE*, μmol CO₂/mmol H₂O), eficiência intrínseca no uso da água (*WUE_{int}*, μmol CO₂/mol H₂O) e eficiência de carboxilação (*A/C_i*, mol m⁻² s⁻¹).

| | | <i>A</i> | <i>E</i> | <i>g_s</i> | <i>C_i</i> | <i>C_i/C_a</i> | <i>WUE</i> | <i>WUE_{int}</i> | <i>A/C_i</i> |
|-------------------|-----------|-----------------------|-----------------------|-------------------------|-----------------------|------------------------------------|-----------------------|--------------------------|-------------------------|
| 1ª análise | BR | 3,57 ± 0,15 Bb | 1,33 ± 0,08 Aa | 0,033 ± 0,002 Bc | 183,5 ± 3,7 Bb | 0,47 ± 0,01 Bb | 2,71 ± 0,08 Bb | 116,3 ± 2,5 Aa | 0,021 ± 0,001 Ba |
| | RI | 3,53 ± 0,22 Bd | 1,08 ± 0,06 Ac | 0,028 ± 0,002 Bc | 186,6 ± 7,7 Bc | 0,47 ± 0,02 Bd | 3,28 ± 0,07 Bb | 125,1 ± 3,1 Aa | 0,019 ± 0,001 Bb |
| | AR | 6,23 ± 0,34 Ab | 1,22 ± 0,09 Ac | 0,060 ± 0,005 Ac | 229,3 ± 7,4 Ac | 0,58 ± 0,02 Ab | 4,73 ± 0,09 Ac | 96,7 ± 4,2 Bb | 0,029 ± 0,001 Ab |
| 2ª análise | BR | 3,23 ± 0,30 Cb | 1,67 ± 0,17 Ca | 0,031 ± 0,003 Cc | 199,0 ± 5,1 Bb | 0,50 ± 0,01 Bb | 1,93 ± 0,06 Bc | 103,1 ± 2,7 Ab | 0,016 ± 0,002 Ca |
| | RI | 4,98 ± 0,30 Bb | 2,45 ± 0,14 Ba | 0,053 ± 0,004 Bb | 202,6 ± 1,8 Bc | 0,52 ± 0,01 Bc | 2,37 ± 0,08 Bc | 103,7 ± 2,0 Ab | 0,026 ± 0,001 Ba |
| | AR | 9,31 ± 0,41 Aa | 3,00 ± 0,29 Aa | 0,132 ± 0,010 Ab | 252,3 ± 8,5 Ab | 0,60 ± 0,02 Ab | 3,35 ± 0,16 Ad | 88,7 ± 6,2 Bb | 0,036 ± 0,001 Aa |
| 3ª análise | BR | 5,89 ± 0,30 Ba | 1,29 ± 0,08 Ba | 0,088 ± 0,006 Ca | 278,0 ± 6,3 Ba | 0,69 ± 0,02 Ba | 4,23 ± 0,24 Ba | 77,7 ± 5,0 Ac | 0,021 ± 0,001 Ba |
| | RI | 5,96 ± 0,06 Ba | 1,94 ± 0,10 Ab | 0,177 ± 0,003 Ba | 324,6 ± 4,2 Aa | 0,83 ± 0,01 Aa | 3,74 ± 0,35 Bb | 40,2 ± 2,2 Bd | 0,020 ± 0,001 Bb |
| | AR | 9,15 ± 0,09 Aa | 1,88 ± 0,03 Ab | 0,228 ± 0,007 Aa | 323,3 ± 1,9 Aa | 0,83 ± 0,01 Aa | 5,42 ± 0,23 Ab | 42,0 ± 1,0 Bc | 0,030 ± 0,001 Ab |
| 4ª análise | BR | 5,24 ± 0,15 Aa | 1,49 ± 0,07 Aa | 0,071 ± 0,002 Ab | 274,8 ± 2,6 Aa | 0,68 ± 0,01 Aa | 3,73 ± 0,06 Ca | 72,2 ± 1,4 Cc | 0,020 ± 0,001 Aa |
| | RI | 4,41 ± 0,13 Bc | 0,91 ± 0,04 Bc | 0,050 ± 0,003 Bb | 244,5 ± 4,3 Bb | 0,63 ± 0,01 Bb | 5,42 ± 0,14 Ba | 85,0 ± 3,0 Bc | 0,017 ± 0,000 Bc |
| | AR | 3,91 ± 0,08 Cc | 0,45 ± 0,01 Cd | 0,036 ± 0,001 Cd | 210,8 ± 6,8 Cd | 0,51 ± 0,02 Cc | 8,66 ± 0,31 Aa | 115,4 ± 4,3 Aa | 0,017 ± 0,001 Bc |

As letras maiúsculas comparam o efeito da intensidade luminosa, em cada análise, e as letras minúsculas comparam as análises ao longo do tempo, em cada intensidade de radiação. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10.

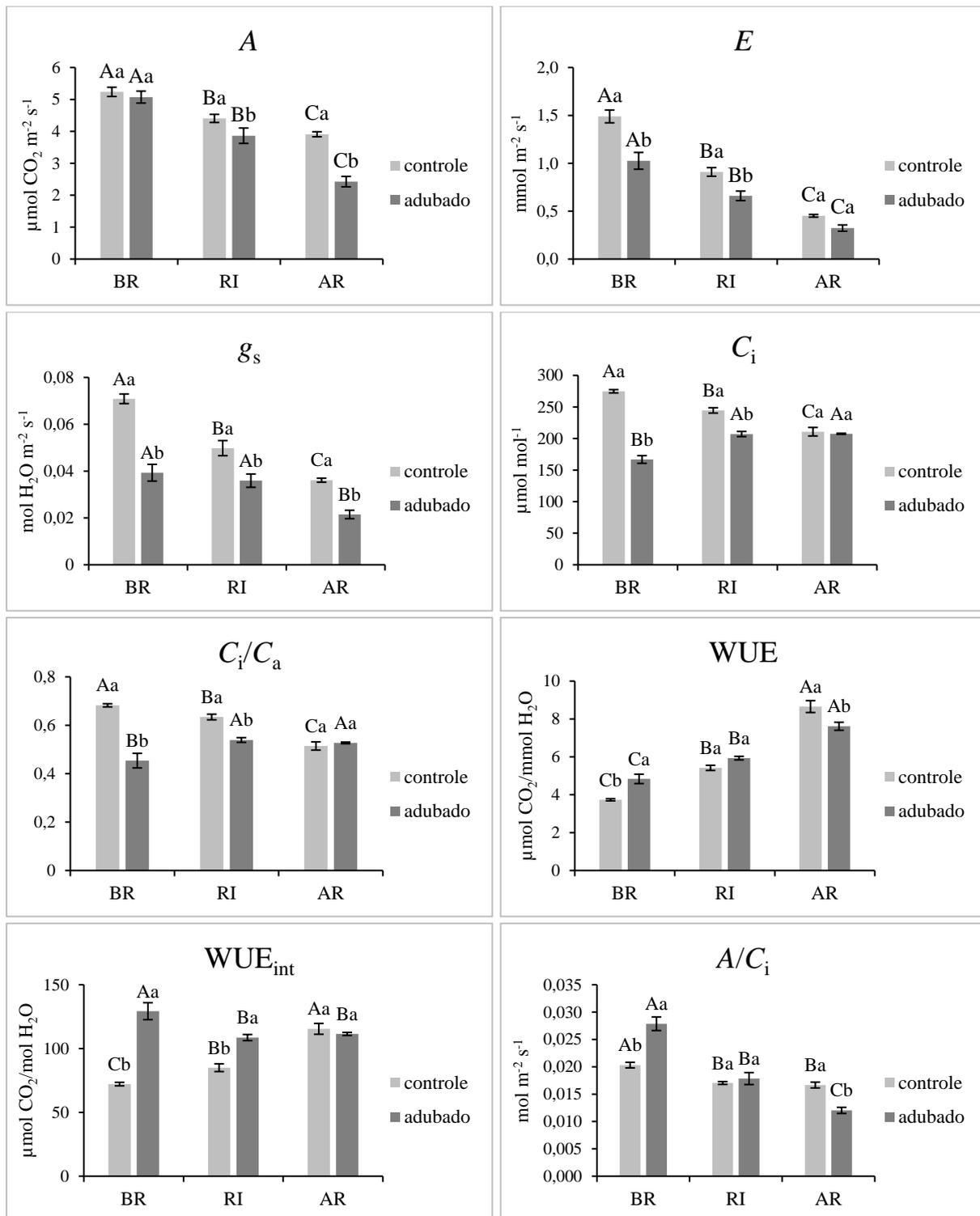


Figura 14. Parâmetros de trocas gasosas em plantas de *S. jambos* após 11 meses de desenvolvimento (4ª análise) em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino). Taxa assimilatória de CO₂ (A, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), transpiração (E, $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), condutância estomática (g_s , $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), concentração substomática de CO₂ (C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$), razão C_i/C_a , eficiência no uso da água (WUE, $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$), eficiência intrínseca no uso da água (WUE_{int} , $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$) e eficiência de carboxilação (A/C_i , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). As letras maiúsculas comparam o efeito da intensidade luminosa, em cada sistema de fertilização (controle e adubado com esterco bovino), e as letras minúsculas comparam o efeito da adubação, em cada luminosidade. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10 (controle); n = 6 (adubado).

Os parâmetros de fluorescência obtidos nos diferentes tratamentos podem ser observados na Tabela 13 e na Figura 15. No geral, em todas as quatro análises, o F_v'/F_m' apresentou valores menores nas plantas mantidas sob AR em relação às cultivadas sob BR. Por outro lado, uma tendência de aumento nos valores de Φ_{PSII} , q_p e ETR proporcionalmente à intensidade de radiação foi observada nas três primeiras avaliações, sendo que na quarta análise o efeito foi o oposto. A única exceção observada foi o q_p , para o qual apenas as plantas sob RI apresentaram valores significativamente diferentes aos dos outros dois ambientes luminosos.

Na quarta análise, é possível comparar as respostas fotossintéticas entre as plantas dos dois ambientes de adubação em relação à intensidade de radiação (Figura 15). Em comparação às plantas do grupo controle, os valores de A , E , g_s e A/C_i decresceram nas plantas adubadas, e o WUE aumentou em resposta ao aumento da intensidade luminosa. Contrariamente ao material controle, no entanto, os valores de C_i e C_i/C_a tenderam a aumentar e o de WUE_{int} a diminuir no material exposto à AR, em comparação às plantas mantidas no ambiente de menor intensidade de radiação.

As diferentes variáveis fotossintéticas foram comparadas entre as plantas dos tratamentos controle e adubado, em cada ambiente luminoso. Os valores de A foram significativamente menores nas plantas adubadas, mantidas somente sob RI e AR, enquanto os valores de E , C_i e C_i/C_a apresentaram esse mesmo comportamento apenas sob BR e RI e os de g_s em todos os ambientes luminosos. Para o WUE e A/C_i , comportamentos discrepantes foram observados em resposta à intensidade luminosa. Sob BR, as plantas adubadas apresentaram valores mais elevados, observando-se o contrário nas plantas sob mantidas sob AR. O WUE_{int} , por sua vez, apresentou valores maiores nas plantas adubadas, porém somente sob condições de BR e RI.

De forma geral, assim como observado nas plantas controle, os dados de fluorescência no material adubado foram significativamente menores nas plantas cultivadas no ambiente de AR, em relação ao de BR. Quando as plantas do controle foram comparadas às adubadas, os valores de F_v'/F_m' foram significativamente maiores nas plantas controle, enquanto que os de Φ_{PSII} , q_p e ETR comportaram-se de maneira oposta, com valores mais elevados nas plantas que receberam adubação, independentemente da intensidade de radiação, exceto para o ETR nas plantas mantidas sob AR, para o qual não foram encontradas diferenças significativas.

Tabela 13. Parâmetros de fluorescência em plantas de *S. jambos* cultivadas em substrato com terra e areia (3:2) (grupo controle), ao longo de 11 meses de desenvolvimento em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR). Eficiência de captura de energia de excitação pelos centros de reação abertos do PSII (F_v'/F_m'), rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons do PSII (Φ_{PSII}), coeficiente de *quenching* fotoquímico (q_p) e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

| | | F_v'/F_m' | Φ_{PSII} | q_p | ETR |
|-------------------|-----------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|
| 1ª análise | BR | 0,48 ± 0,00 Ab | 0,14 ± 0,01 Ba | 0,30 ± 0,01 Ca | 61,3 ± 2,9 Ba |
| | RI | 0,46 ± 0,01 Bd | 0,16 ± 0,00 Aa | 0,36 ± 0,01 Ba | 70,1 ± 1,9 Aa |
| | AR | 0,36 ± 0,01 Cd | 0,17 ± 0,01 Ab | 0,46 ± 0,01 Ab | 72,5 ± 3,2 Ab |
| 2ª análise | BR | 0,48 ± 0,00 Bb | 0,13 ± 0,01 Ca | 0,28 ± 0,02 Ca | 57,5 ± 3,4 Ca |
| | RI | 0,51 ± 0,00 Ac | 0,17 ± 0,01 Ba | 0,33 ± 0,02 Bb | 72,5 ± 3,4 Ba |
| | AR | 0,41 ± 0,01 Cc | 0,21 ± 0,01 Aa | 0,52 ± 0,02 Aa | 92,5 ± 3,9 Aa |
| 3ª análise | BR | 0,56 ± 0,00 Aa | 0,10 ± 0,01 Bb | 0,17 ± 0,01 Bb | 42,1 ± 2,5 Bb |
| | RI | 0,54 ± 0,01 Bb | 0,09 ± 0,01 Bb | 0,17 ± 0,01 Bc | 39,2 ± 2,3 Bb |
| | AR | 0,50 ± 0,01 Ca | 0,13 ± 0,00 Ac | 0,27 ± 0,01 Ac | 59,0 ± 1,8 Ac |
| 4ª análise | BR | 0,56 ± 0,01 Aa | 0,08 ± 0,00 Ab | 0,15 ± 0,01 Ab | 36,2 ± 1,6 Ab |
| | RI | 0,57 ± 0,01 Aa | 0,06 ± 0,00 Bc | 0,11 ± 0,01 Bd | 26,8 ± 1,9 Bc |
| | AR | 0,46 ± 0,01 Bb | 0,07 ± 0,00 Bd | 0,15 ± 0,00 Ad | 31,4 ± 1,0 Bd |

As letras maiúsculas comparam o efeito da intensidade luminosa, em cada análise, e as letras minúsculas comparam as análises ao longo do tempo, em cada intensidade de radiação. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10.

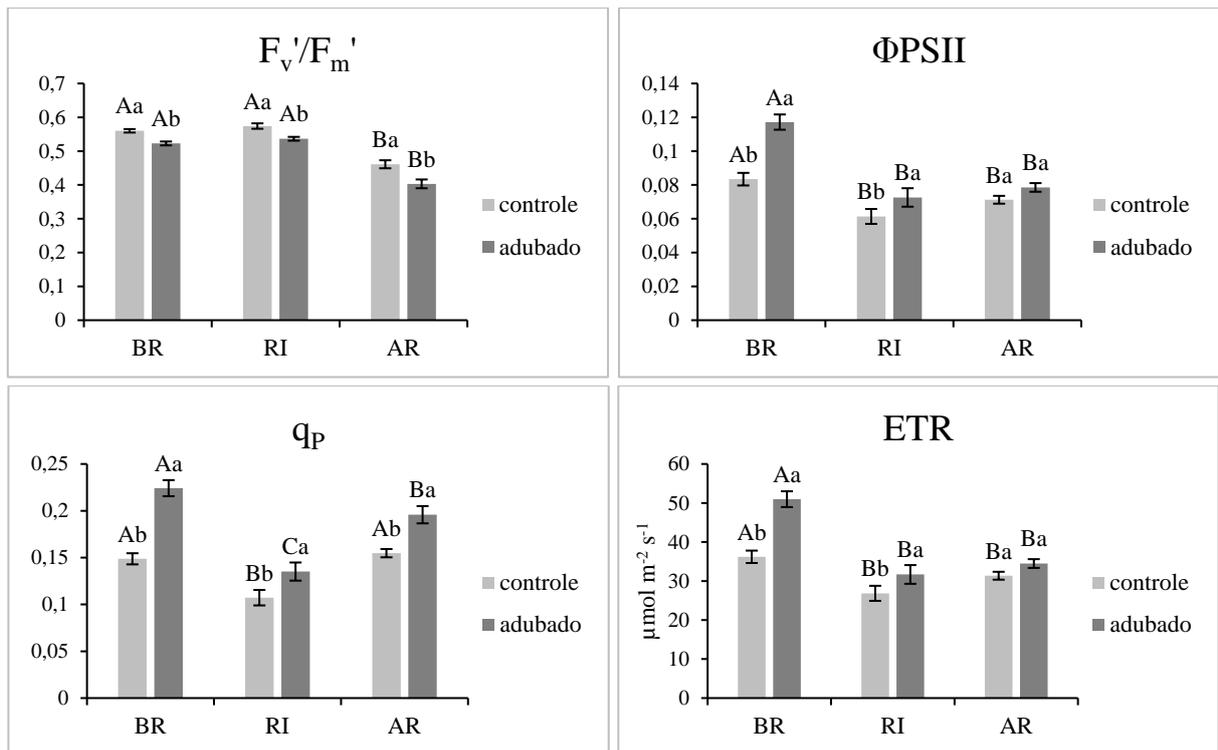


Figura 15. Parâmetros de fluorescência em plantas de *S. jambos* após 11 meses de desenvolvimento (4ª análise) em três ambientes luminosos (baixa radiação – BR, radiação intermediária – RI e alta radiação – AR), submetidas a dois sistemas de fertilização (grupo controle e adubado com esterco bovino). Eficiência de captura de energia de excitação pelos centros de reação abertos do PSII (F_v'/F_m'), rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons do PSII (Φ_{PSII}), coeficiente de *quenching* fotoquímico (q_p) e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). As letras maiúsculas comparam o efeito da intensidade luminosa, em cada sistema de fertilização (controle e adubado com esterco bovino), e as letras minúsculas comparam o efeito da adubação, em cada luminosidade. Médias seguidas pelas mesmas letras não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5 % de probabilidade; n = 10 (controle); n = 6 (adubado).

IV. Discussão

Consumo de reservas após a germinação

As principais substâncias de reserva encontradas nas diferentes regiões da semente são os carboidratos. Essas substâncias atuam como fonte de energia para a manutenção dos processos metabólicos e como fonte de matéria-prima para a construção dos tecidos da plântula em crescimento, após a germinação (Ohto *et al.*, 2007). Considerando o tempo após a embebição, resultados contrastantes do consumo de reservas podem ser encontrados na literatura. Pontes *et al.* (2002), trabalhando com sementes de *Apuleia leiocarpa*, observaram um aumento significativo nos conteúdos cotiledonares de amido durante 5 dias após a embebição, na fase pré-germinativa. Com relação aos conteúdos de açúcares solúveis, no entanto, não foram encontradas diferenças significativas durante esse período de embebição. Os autores apontaram que as reservas acumuladas nos cotilédones na fase pré-germinativa são utilizadas pela plântula em crescimento, havendo, dessa forma, decréscimo no conteúdo de carboidratos durante o desenvolvimento posterior da plântula. Esse comportamento foi observado por Dias (2015), trabalhando com *Psidium cattleianum*, e por Corte *et al.* (2006), com *Caesalpinia peltophoroides*. Esses resultados refletem o consumo contínuo das reservas de carboidratos após a germinação, resultando na produção de ATP nos tecidos do embrião, o centro de consumo de energia no qual há uma acelerada formação de novas células com o desenvolvimento da plântula (Lopes *et al.*, 2013).

A classificação das sementes em ortodoxas e recalcitrantes foi proposta por Roberts (1973). Na literatura, as plantas da família Myrtaceae possuem sementes classificadas como recalcitrantes, não tolerando a dessecação (Anjos e Ferraz, 1999; Andrade e Ferreira, 2000; Delgado e Barbedo, 2007; Calvi, 2015). Nas espécies recalcitrantes, a rápida germinação das sementes é fator crucial para o estabelecimento das plântulas e configura-se em uma característica adaptativa, frequentemente associada a outros fatores, como sementes maiores e menor especialização de habitats (para uma revisão, Farnsworth, 2000). Essas características, apresentadas pelas plantas de *S. jambos*, podem ser fundamentais para o seu estabelecimento em novos ambientes e contribuir para o sucesso da espécie como invasora. Novos estudos são necessários para complementar os dados do presente trabalho, especialmente os relacionados a análises dos conteúdos de carboidratos nos embriões e nas plântulas em crescimento.

Granulometria, fertilidade dos substratos e análise dos nutrientes foliares

O valor de pH, conhecido como acidez ativa, representa a concentração de íons H^+ nos solos. Ele pode ser determinado em solução de água, como é o caso do presente trabalho, ou em soluções salinas, como por exemplo $CaCl_2$ 1M ou KCl 1N. As análises químicas dos substratos utilizados para o cultivo das plantas do grupo controle e do adubado com esterco bovino apresentaram, de acordo com a classificação química de Alvarez V. *et al.* (1999), “acidez fraca” (que vai de pH 6,1 a 6,9). O substrato que mais se aproximou da acidez recomendável para o cultivo de plantas foi o adicionado de esterco bovino, com pH 6,2. Em contraste, o substrato ao qual foi adicionado adubo químico mostrou-se com “acidez elevada”, no limite da “acidez muito elevada” (pH 4,5). A acidez potencial do solo ($H + Al$) representa a soma da acidez trocável e da acidez não trocável, sendo a primeira referente aos íons Al^{3+} retidos na superfície dos coloides do solo (Al na Tabela 1) e a segunda referente aos íons H^+ ligados covalentemente aos coloides com carga negativa. Para uma correta avaliação da acidez do solo, tanto a acidez ativa quanto a acidez potencial devem ser analisadas. Corroborando o resultado relativo ao pH, de acordo com a classificação dos solos quanto à acidez potencial apontada por Alvarez V. *et al.* (1999), os substratos dos grupos controle e adubado com esterco bovino apresentaram valores “baixos” (categoria que vai de 1,01 a 2,50 $cmolc\ dm^{-3}$), e o adubado quimicamente, valor “alto” (categoria que vai de 5,01 a 9,00 $cmolc\ dm^{-3}$). Um alto nível de acidez no solo pode aumentar a solubilidade das formas tóxicas do alumínio, que são absorvidas pelas raízes e causam toxidez e inibição do alongamento e da divisão celular (Kochian, 1995; Horst *et al.*, 2010), podendo levar à morte plantas que não são tolerantes a esse metal. Porém, como foi observado no presente trabalho, o tratamento que recebeu adubação química apresentou conteúdo de Al de 0,20 $cmolc\ dm^{-3}$ e índice de saturação de alumínio (m ; indica a proporção de Al com relação à CTC efetiva (t)) de 1,03 %, ambos considerados “muito baixos” (Alvarez V. *et al.*, 1999). Dessa forma, é possível deduzir que o alumínio não foi o fator responsável pela morte das plantas nesse tratamento.

Na análise realizada após o desenvolvimento das plantas (11 meses de cultivo), os valores do pH entre os tratamentos de adubação apresentaram-se uniformes estatisticamente, independentemente do ambiente luminoso. Comparando-se o pH dos substratos na montagem e após o término do experimento, o material adubado demonstrou valores mais elevados (básicos) na análise final, o que pode estar relacionado ao processo de decomposição e liberação de carbonatos, bicarbonatos e ácidos orgânicos pelo esterco bovino, promovendo um efeito de tamponamento e o aumento do pH nos substratos (Whalen *et al.*, 2000; Benke *et al.*, 2010).

Esse efeito foi também evidenciado pela diminuição da acidez potencial no substrato adubado na análise final, em comparação à efetuada no substrato inicial.

Na análise nutricional foliar realizada antes da montagem do experimento, exceto para Fe e Cu, os teores de macro e micronutrientes foram mais elevados no grupo que recebeu adubação com esterco bovino do que no controle. Esse padrão de acúmulo se manteve na análise realizada após o desenvolvimento das plantas para K, P, Ca e Mg, nos três ambientes luminosos, e para Mn e B no ambiente de BR (Tabela 2). Para as variáveis M.O., SB, t, T e V, esse comportamento ocorreu em ambas análises. Apesar desse comportamento ter sido observado, o que sugere maior acúmulo de nutrientes nos tecidos das plantas adubadas com esterco, essa resposta somente foi observada para os teores de N, P e K, sendo os conteúdos de Ca e Mg, em geral, menores nas plantas adubadas do que nas do grupo controle. Resultados discrepantes foram encontrados por Sales *et al.* (2009), trabalhando com a espécie *Hyptis marruboides*. Os autores observaram aumentos nos teores foliares de N, K e Ca em resposta ao aumento da dose de esterco adicionado ao substrato de cultivo, não notando, contudo, diferenças nos teores de P e Mg. Com plantas de *Ficus carica*, por sua vez, a maioria dos teores de macro e micronutrientes foliares não variou em resposta ao aumento do nível de adubação com esterco (Leonel e DaMatto Júnior, 2008). No entanto, os autores também não encontraram diferenças nos parâmetros de fertilidade do solo entre os tratamentos de adubação, o que poderia explicar a ausência de resposta nos níveis foliares de nutrientes.

Comparando-se os teores de nutrientes foliares nos diferentes ambientes luminosos, algumas diferenças foram percebidas entre o grupo das plantas controle e o das adubadas. O N apresentou maior acúmulo nas plantas mantidas sob BR, valores intermediários sob RI e menores valores sob AR, independentemente da adição de esterco. Resultados similares foram encontrados para *Sinarundinaria nitida*, com maiores conteúdos de N e clorofilas em plantas sombreadas (Yang *et al.*, 2014b). As variações nos conteúdos dos outros macronutrientes em resposta à luminosidade, porém, ocorreram majoritariamente nas plantas cultivadas no substrato que recebeu adubação orgânica, mas sem um padrão definido. Cunha *et al.* (2016), estudando a espécie arbórea *Ochroma pyramidale* submetida à fertilização fosfatada em diferentes ambientes de luminosidade, observaram maiores teores de macronutrientes nas plantas de sombra, independentemente do tratamento de fertilização, com exceção dos teores de N e K, que foram maiores nas plantas de sombra somente quando fertilizadas com fósforo. Por outro lado, a espécie arbórea tropical *Swietenia macrophylla* apresentou maiores teores de N e K em plantas crescidas a pleno sol, enquanto que o K e o Mg foram mais elevados nessa condição luminosa para a espécie *Dipetryx odorata*, em relação ao material cultivado sob

sombreamento (Gonçalves *et al.*, 2005). Entre plantas de *Copaifera langsdorffii* crescidas em diferentes ambientes luminosos, não foram encontradas diferenças nos teores de macronutrientes (Ronquim *et al.*, 2009), resultado também relatado por Dalmolin *et al.* (2012) com a espécie invasora *Vochysia divergens*. Esses resultados mostram extensa variação de respostas e a impossibilidade de uma generalização quanto aos efeitos de diferentes intensidades luminosas sobre os teores de nutrientes foliares.

Análises do crescimento das plantas

A primeira análise de crescimento, realizada 75 dias após a transferência das plantas para vasos de 25 L, nas condições de BR e RI em casa de vegetação, evidenciou efeitos um pouco diferentes da adubação, em cada ambiente luminoso, para cada uma das características analisadas. O diâmetro do coleto foi influenciado positivamente pela adubação com esterco, independentemente da intensidade de radiação. Não houve diferenças significativas para a altura das plantas, no ambiente de BR. Já sob RI, o esterco bovino causou aumento no diâmetro do coleto, em relação tanto ao grupo controle quanto ao adubado quimicamente. Essas diferenças podem ser explicadas levando-se em consideração o fator limitante do desenvolvimento da planta em cada condição. No ambiente de BR, o crescimento das plantas foi limitado pela baixa luminosidade do ambiente, sendo pouco influenciado pela disponibilidade de nutrientes minerais no substrato. Com maior aporte de energia luminosa no ambiente de RI, no entanto, o fator limitante do crescimento das plantas passou a ser a concentração de nutrientes. Resultados similares foram encontrados por Illenseer e Paulilo (2002) com plantas jovens de *Euterpe edulis* submetidas a dois níveis de radiação e a dois níveis de nitrogênio e fósforo. Sob alta radiação ($900 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 50 % da luz solar), os autores encontraram maior taxa de assimilação líquida de carbono e de crescimento nas plantas supridas com quantidades mais elevadas de nitrogênio e fósforo. Já nas plantas sob menor radiação ($36 \mu\text{mol}$ de fótons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 2 % da luz solar), o maior suprimento dos nutrientes minerais não afetou a assimilação de carbono e o crescimento das plantas. Os autores sugeriram que a variação na disponibilidade dos nutrientes pode ter pouca influência no crescimento e sobrevivência das plântulas sob o dossel fechado da floresta, mas podem ser fundamentais quando surge uma clareira nesse ambiente.

Na segunda análise de crescimento, realizada 6 meses após a primeira, todas as plantas submetidas à adubação química morreram. Alguns fatores que podem ter sido responsáveis pela morte das plantas desse tratamento são o ataque de ácaros e insetos, a contaminação por fungos (embora todas tenham sido pulverizadas periodicamente com acaricidas, inseticidas e

fungicidas, na tentativa de manter a fitossanidade das plantas) e características próprias do substrato, como elevados teores de nutrientes e pH ácido. As maiores diferenças morfológicas foram encontradas comparando-se as plantas desenvolvidas nos diferentes ambientes luminosos, com maiores valores de altura, diâmetro do coleto e relação altura/diâmetro nas plantas submetidas à RI. Rodríguez-López (2012), trabalhando com plantas de *Coffea arabica* submetidas a três níveis de luminosidade, também evidenciaram maiores altura e diâmetro do caule nas plantas sob 40 % da luz solar, em comparação às submetidas à luminosidade de 10 % do sol. No entanto, a relação altura/diâmetro foi menor nas plantas mantidas sob maior intensidade luminosa, resultado oposto ao observado no presente trabalho. Esse resultado sugere um investimento maior em tecidos de sustentação (caule da planta) em plantas de café nessas condições, o que possivelmente resulta da grande contribuição dos ramos plagiotrópicos na sua biomassa total. Plantas de *S. jambos*, caracterizadas principalmente pelos ramos ortotrópicos nessa fase do desenvolvimento, provavelmente apresentam biomassa menor, em comparação a uma planta de café com a mesma altura, e, portanto, menor necessidade de investimento em tecidos de sustentação.

Após a transferência das plantas cultivadas inicialmente sob BR para os ambientes de BR, RI e AR, elas continuaram seu desenvolvimento nesses ambientes, sendo realizadas as análises finais após 10 meses. Os resultados encontrados apresentaram resposta similar à observada nas análises anteriores, com efeitos significativos da adubação sobre a altura das plantas e o diâmetro do caule a 1 cm do solo apenas no material sob RI, assim como da RI em comparação à BR, independentemente da adubação. No entanto, nos materiais expostos à AR, as plantas apresentaram as menores alturas e os maiores diâmetros do caule, em relação aos outros ambientes luminosos. Percebe-se, portanto, um comportamento diverso no crescimento das plantas em resposta ao aumento da radiação: as plantas sob RI se desenvolveram mais do que as sob BR; no entanto, a radiação de pleno sol causou redução no crescimento das plantas. Resultados contrários foram encontrados por Rodríguez-López (2012), em cujo trabalho as plantas de café mantidas a pleno sol apresentaram tanto para o diâmetro quanto para a altura valores mais elevados que os observados nas plantas desenvolvidas sob 10 % da radiação solar. Trabalhando com *Curatella americana*, uma espécie de Cerrado, Dalmolin *et al.* (2015) encontraram maior altura e menor diâmetro do coleto em plantas desenvolvidas em ambiente com 76 % de sombreamento, em relação às plantas mantidas no ambiente de pleno sol. O maior crescimento das plantas sob condição de sombreamento é considerado um mecanismo adaptativo, constituindo-se em uma estratégia de escape às baixas condições de radiação (Moraes Neto *et al.*, 2000). Esse mesmo padrão de desenvolvimento foi relatado na literatura

para diferentes espécies (Carvalho *et al.*, 2006; Rego e Possamai, 2006; Scalon *et al.*, 2008; Mota *et al.*, 2013). No presente trabalho, as plantas mantidas sob BR cresceram menos que as sob RI, possivelmente pela BR ter causado limitação nas taxas fotossintéticas, não havendo assimilação de carbono suficiente para fornecer energia para o crescimento.

Duas características importantes que ilustram o comportamento das plantas mantidas sob intensidades de radiação discrepantes são a agregação das folhas e a posição que estas tomam em relação ao eixo horizontal. No presente trabalho, essas variáveis foram avaliadas pelas análises do comprimento dos internódios (CI) e do ângulo foliar. Os resultados evidenciaram importantes adaptações das plantas na tentativa de evitarem a captação excessiva de energia luminosa, condição que pode ocorrer quando estão expostas a pleno sol. As plantas mantidas sob AR apresentaram menores CI, evidenciando uma maior agregação nas folhas, o que eleva o auto-sombreamento e reduz a intensidade luminosa total incidente. As plantas desse tratamento também apresentaram ângulos foliares significativamente maiores que as plantas mantidas sob BR e RI, levando a uma menor interceptação dos raios solares, contribuindo para redução do excesso de excitação do aparato fotossintético (van Zanten *et al.*, 2010). Esse tipo de resposta é frequentemente relatado na literatura (Christian, 2005), minimizando os problemas associados à maior interceptação da luz solar em espécies com folhas que possuem ângulos mais rasos, como o aumento da temperatura foliar e, conseqüentemente, maior risco de superaquecimento e de fotoinibição (Falster e Westoby, 2003). Por outro lado, Hirosaka e Hirose (1997) salientaram o papel ecológico da presença de folhas horizontais na competição por luz com as plantas vizinhas, uma vez que essas folhas recebem maior intensidade luminosa que folhas verticais. Plantas de *Solanum lycopersicum* com internódios maiores exibiram maior absorção de luz e fotossíntese, tanto no inverno quanto no verão (Sarlikioti *et al.*, 2011). Depreende-se desses fatos, portanto, que a capacidade de modificar a agregação e a angulação da folha, apresentada pelas plantas de *S. jambos*, pode conferir à espécie condições de subsistir tanto em ambientes de baixa radiação, com folhas horizontais e mais esparsas, capazes de captar maior radiação solar, quanto sob condições de alta intensidade luminosa, com a presença de folhas mais verticais e mais agrupadas, causando maior auto-sombreamento.

Com relação à largura das folhas, a adubação se mostrou benéfica no material submetido às condições de BR e RI. O comprimento das folhas, no entanto, assim como sua área, foi positivamente afetado pela adição de esterco bovino somente nas plantas do ambiente de BR. Esses resultados demonstram a importância dos nutrientes do substrato para a construção de folhas com dimensões lineares e áreas maiores em ambiente com limitação de luminosidade, aumentando a eficiência de absorção de luz pelas plantas. A exposição à AR produziu folhas

de menores comprimento, largura, massa e área, independentemente da adição ou não de esterco bovino. O índice foliar (IF), uma medida do quão estreita é a folha, foi influenciado positivamente pela luminosidade mais elevada, bem como a espessura da folha. Esses resultados demonstram respostas típicas das plantas mantidas sob condições de elevadas ou baixas radiações, conforme se observa na literatura. Moraes *et al.* (2013), estudando cinco espécies de uma floresta ombrófila mista, observaram em três delas comprimento foliar maior em plantas localizadas no interior da mata, submetidas à menor luminosidade, em comparação com plantas da borda, naturalmente expostas à maior radiação. Para a largura da folha, quatro das cinco espécies demonstraram maiores dimensões em ambiente de maior sombreamento. Outras cinco espécies nativas da Floresta Atlântica foram estudadas por Silva (2010), e apresentaram, de maneira geral, relação inversamente proporcional entre a área foliar e a luminosidade à que foram expostas. Em mudas de *Caesalpinia ferrea* sob diferentes ambientes luminosos, a área foliar foi sensivelmente prejudicada pela exposição das plantas a pleno sol (Lenhard *et al.*, 2013), respostas também observadas para *Coffea arabica* (Matos, 2008; Moraes, 2008). Santos *et al.* (2015) encontraram áreas foliares significativamente menores e espessuras foliares significativamente maiores em plantas de *Neonotonia wightii* e *Pueraria phaseoloides* sob condições de pleno sol, em comparação às plantas cultivadas em sombreamentos de 30 e 50 %.

As análises de correlação realizadas no presente estudo destacaram diversos parâmetros que se inter-relacionam em folhas mantidas sob diferentes condições de luminosidade e adubação, fornecendo informações sobre quais características estariam mais associadas entre si. O coeficiente de determinação para a correlação entre a área e o produto do comprimento pela largura da folha foi maior ($r^2 = 0,97$) do que os que correlacionaram a área com apenas uma das dimensões foliares ($r^2 = 0,90$ para comprimento e $r^2 = 0,83$ para largura), resultados também encontrados para as folhas de quatro cultivares de *Gladiolus x grandiflorus* (Schwab *et al.*, 2014), para duas cultivares de *Helianthus annuus* (Aquino *et al.*, 2011) e para *Raphanus sativus* (Cargnelutti Filho *et al.*, 2012). As correlações encontradas no presente estudo permitem concluir que a área foliar de *S. jambos* pode ser eficientemente determinada através da equação área foliar = $0,5832(\text{comp} \times \text{larg}) + 4,5902$, evitando a necessidade de se utilizar métodos destrutivos e que exigem equipamentos sofisticados e tempo prolongado de análise. As correlações das medidas lineares com a massa da folha demonstraram o mesmo comportamento das correlações com a área, com coeficientes de determinação (r^2) variando de 0,73 a 0,89, ao contrário do observado para a correlação espessura/massa, que demonstrou na verdade não haver correlação entre essas características foliares. Esses resultados são interessantes, pois

demonstram que, independentemente do ambiente luminoso, a massa das folhas varia conforme variam as suas medidas lineares e a sua área, não se correlacionando, entretanto, com a sua espessura.

Os resultados das análises destrutivas das plantas de *S. jambos* não evidenciaram efeitos significativos da adubação sobre a RMF, RMC e RMR, apesar de nos ambientes de RI e AR as plantas adubadas terem apresentado MSF significativamente maior que as do grupo controle, evidenciando o efeito limitante que a exposição a baixas luminosidades tem sobre a construção de folhas e sobre o crescimento da parte aérea, sendo estes parâmetros pouco afetados pela maior disponibilidade de nutrientes do solo. A maior participação das folhas na massa da planta nos ambientes de BR, representada por uma RMF maior, e o gradiente de RMR entre os ambientes luminosos, com valores crescentes do ambiente de BR ao de AR (demonstrando um investimento diferencial, evidenciado pelas correlações negativas entre os dados representativos das raízes e os das folhas de *S. jambos*), são características típicas das adaptações das plantas aos diferentes ambientes luminosos, conforme observado por Carvalho *et al.* (2006) e Mota *et al.* (2013). Mazzanati *et al.* (2015) encontraram maior massa total de folhas em plantas de três espécies expostas ao sombreamento, bem como maior alocação de recursos para as raízes em duas delas mantidas a pleno sol. As altas radiações estão frequentemente associadas à menor disponibilidade hídrica, tanto pela evaporação da água do solo quanto pela perda de água pela planta através de transpiração. Nessa situação, as plantas investem mais na construção de raízes, em detrimento da parte aérea, aumentando as chances de sobreviverem a eventos de seca no ambiente natural. De modo contrário, as plantas desenvolvidas em ambiente sombreado perdem relativamente pouca água por transpiração, investindo em parte aérea, notadamente na construção de folhas, para poderem captar maior quantidade de energia luminosa.

Determinação do índice SPAD e análises de pigmentos fotossintéticos

Características anatômicas foliares, como espessura da lâmina, massa seca e massa fresca por unidade de área e a presença de tecidos de suporte lignificados, por exemplo, são especialmente contrastantes em plantas de sol e de sombra (Valladares e Niinemets, 2008; Sim *et al.*, 2015; Kwon e Woo, 2016). O maior acúmulo de pigmentos fotossintéticos em plantas sombreadas, como observado no presente trabalho, é uma resposta típica relatada na literatura para várias espécies (Valladares e Niinemets, 2008; Yang *et al.*, 2014b; Goldstein *et al.*, 2016), resultando em maior absorvância foliar e maior disponibilidade de luz para as células do mesófilo em uma mesma luminosidade incidente (Niinemets, 2010). Mielke *et al.* (2010),

trabalhando com *Eugenia uniflora*, observaram teores de clorofilas *a*, *b* e totais significativamente menores nas plantas expostas a pleno sol, em comparação às plantas submetidas ao sombreamento (25-30 % da luz solar). Resultados similares foram observados por Silva *et al.* (2014), com *Saccharum officinarum*, e por Xu *et al.* (2015a), com *Quercus aliena*. Contrariamente, Dalmolin *et al.* (2015) não encontraram diferenças significativas nos teores de clorofilas *a*, *b* e totais entre plantas de *Curatella americana* submetidas a diferentes intensidades luminosas.

No presente trabalho, a adubação orgânica aumentou a produção de pigmentos, especialmente nos ambientes de BR e RI, como observado para os teores de clorofilas totais, carotenoides totais e índice SPAD. A utilização de esterco bovino também promoveu aumento nos teores de pigmentos fotossintéticos em plantas de orégano, evidenciando a importância de nutrientes como nitrogênio e magnésio na construção das moléculas de clorofila (Corrêa *et al.*, 2009). Resultados similares foram encontrados para soja e sorgo (Ghosh *et al.*, 2004), e também para batata (Najm *et al.*, 2012). Contrariamente, Ferreira *et al.* (2012) não encontraram diferenças significativas nos teores de clorofilas totais entre plantas de hortelã-verde de tratamentos submetidos a doses crescentes de esterco bovino e o grupo controle. Segundo esses autores, o resultado pode ser explicado pela baixa taxa de mineralização do esterco.

Os cloroplastos das plantas de sombra são caracterizados por apresentarem grandes pilhas de grana, com a maior parte da clorofila associada aos complexos de captação de luz II (LHCII) (Schiefthaler *et al.*, 1999; Lüttge, 2008). Como os LHCII contêm toda a clorofila *b*, a razão Cl *a/b* é menor que a de plantas crescidas ao sol, um efeito clássico do sombreamento (Lüttge, 2008; Dai *et al.*, 2009). No entanto, no presente trabalho, não foram encontradas diferenças significativas para Cl *a/b* entre as plantas submetidas às diferentes intensidades luminosas, corroborando os resultados relatados para duas espécies tolerantes à sombra (Skillman *et al.*, 2005). Schiefthaler *et al.* (1999) encontraram pequenas diferenças na relação Cl *a/b* entre folhas de sol e de sombra em *Schefflera arboricola*, justificando os resultados pela possível redução tanto dos componentes dos complexos de captação de luz quanto dos de transporte de elétrons das folhas de sol, uma vez que houve redução significativa dos teores de clorofilas *a* e *b* nessas condições. Em espécies arbóreas e em plantas cultivadas em condições de radiações elevadas, a relação Cl *a/b* varia de 2,9 a 3,8, e em plantas sob sombreamento esses valores vão de 2,3 a 2,8 (Lichtenthaler, 2012). Apesar de os valores encontrados no presente trabalho terem sido, de maneira geral, menores que os esperados para cada um dos ambientes luminosos, eles estão na faixa dos resultados encontrados na literatura.

Embora os valores absolutos das concentrações de carotenoides totais tenham sido, assim como as clorofilas, significativamente menores nas plantas do ambiente exposto à AR, uma redução relativamente menor no teor dos carotenoides foi observada. As clorofilas totais apresentaram, em média, valores 73 % menores no ambiente de AR, enquanto os carotenoides apresentaram valores 66 % menores, contribuindo para uma relação $Cl(a+b)/Carot$ significativamente menor nas plantas do ambiente mais iluminado. Resultados similares foram encontrados por Magalhães *et al.* (2009) e Gaburro *et al.* (2015), evidenciando o acúmulo relativo de carotenoides e papel crucial dessas moléculas na proteção do aparato fotossintético (Edreva *et al.*, 2005), na medida em que atuam na dissipação do excesso de energia absorvido pelas folhas em plantas intensamente iluminadas (Corpas *et al.*, 2015).

Diversos trabalhos na literatura destacam que o acúmulo de antocianinas nas folhas representa um mecanismo fotoprotetor em plantas expostas a condições de altas intensidades luminosas (Goldstein *et al.*, 2016). No entanto, no presente trabalho, não foram encontradas diferenças significativas nos teores desses pigmentos entre as plantas desenvolvidas nos diferentes ambientes luminosos. É interessante notar, contudo, que uma tendência de aumento nos conteúdos de antocianinas foi observada nas plantas sob alta radiação somente com base na área de tecido foliar, com o mesmo não ocorrendo considerando a massa da matéria fresca. Esses resultados podem ser explicados devido à maior espessura das folhas de jambo desenvolvidas no ambiente mais iluminado (maiores razões MF/A, observadas no presente trabalho), associado à localização preferencial das antocianinas nas superfícies foliares, como destacado por Hughes e Smith (2007). Os resultados referentes aos conteúdos de antocianinas baseados na área de tecido foliar refletiriam mais precisamente o acúmulo desse pigmento, minimizando as interferências da espessura foliar nos resultados obtidos quando o seu teor é estimado com base na massa fresca.

Independentemente do sistema de adubação, os resultados encontrados para os índices SPAD diferiram significativamente em resposta à região da folha avaliada. Valores mais elevados foram observados na base das folhas, com valores intermediários na região mediana e valores menores no ápice foliar, com percentual médio de queda de 10,7 %. Resultados contrastantes foram encontrados por Li *et al.* (2013), que não observaram diferenças significativas no teor de clorofilas totais, obtido por medições com o SPAD-502, da região basal até o ápice de folhas de *Alocasia macrorrhiza*, apesar de uma tendência de queda nos valores ter sido verificada. Em *Populus cathayana*, uma espécie arbórea dioica, Xu *et al.* (2015a) observaram nos indivíduos machos maiores teores de clorofilas totais na ponta das folhas, em comparação à região basal. Porém, não foram realizadas análises estatísticas comparando os

valores nas diferentes regiões foliares. Por sua vez, Kutík *et al.* (2001) observaram maiores teores dos pigmentos fotossintéticos nas regiões apicais de folhas de milho, associando esses resultados ao desenvolvimento mais avançado dessa região, em comparação à base foliar. Os relatos apresentados nesses estudos evidenciam a ocorrência de gradientes positivos, negativos ou mesmo a inexistência de gradientes na concentração de pigmentos fotossintéticos ao longo das folhas dessas plantas. Em função dessas variações, torna-se necessário o estabelecimento rigoroso da região foliar na qual o índice SPAD é aferido, possibilitando que as diferenças encontradas reflitam os reais efeitos fisiológicos da exposição das plantas a diferentes intensidades luminosas.

Os coeficientes de determinação (r^2) encontrados no presente trabalho demonstraram uma elevada correlação entre os índices SPAD e os teores de clorofilas *a*, *b* e totais, bem como de carotenoides e feofitinas. Diversos trabalhos na literatura apontam valores de r^2 elevados associando índices SPAD com os conteúdos de clorofilas totais. Mielke *et al.* (2010), trabalhando com *Eugenia uniflora*, obtiveram r^2 de 0,89 para o teor de clorofilas totais, independentemente das condições luminosas ou da imposição ou não de alagamento às plantas. Resultados similares foram encontrados com seis espécies amazônicas, com os coeficientes de correlação para clorofilas totais variando de 0,70 a 0,90 nas diferentes espécies, para os resultados expressos em mg de clorofilas/g de matéria fresca (Marenco *et al.*, 2009). Para 13 espécies arbóreas tropicais, Coste *et al.* (2010) propuseram um modelo homográfico, no qual os dados coletados são plotados em conjunto e expressos através da equação $Cl_{\text{totais}} = (\alpha \times \text{SPAD}) / (\beta - \text{SPAD})$. O coeficiente de correlação encontrado foi de 0,89. Para outras seis espécies neotropicais, representantes de seis famílias botânicas, os coeficientes foram de 0,83 para as clorofilas *b*, 0,90 para clorofilas totais e 0,92 para clorofila *a* (Silva *et al.*, 2016), também utilizando o modelo homográfico de Coste *et al.* (2010). Embora Mielke *et al.* (2012) tenham relatado que clorofilômetros portáteis, como o SPAD-502, não são úteis para analisar as mudanças nos conteúdos de antocianinas e carotenoides, no presente trabalho foi encontrada uma correlação significativa entre o índice SPAD e os conteúdos de carotenoides, com r^2 de 0,89. Correlação positiva foi também encontrada em cana-de-açúcar, independentemente de as plantas estarem ou não sob restrição hídrica (Silva *et al.*, 2014).

Análises bioquímicas

O N é um dos principais constituintes das moléculas proteicas. Conforme pode ser observado na Tabela 4, as plantas mantidas sob AR apresentaram maior conteúdo de proteínas totais do que as sob BR e RI, independentemente da adubação e da unidade utilizada (por massa

ou por área). Todavia, os resultados encontrados nas análises dos conteúdos de nutrientes foliares mostraram que as plantas sob AR apresentaram menores teores de N, o que, aparentemente, poderia ser considerado contraditório, uma vez que as proteínas são ricas nesse macronutriente e seria de se esperar que o tratamento com maior conteúdo proteico também apresentasse maior teor de N. Todavia, a maior parte do N foliar encontra-se presente nas moléculas de clorofila (Shapiro *et al.*, 2013), cuja concentração foi efetivamente mais elevada nas plantas de *S. jambos* crescidas no ambiente de BR, tanto nas análises realizadas através de métodos destrutivos quanto com a utilização do clorofilômetro portátil SPAD-502. Essas análises evidenciaram uma correlação positiva entre os teores de N e de clorofilas nas folhas de *S. jambos*, comportamento também relatado na literatura para outras espécies (Mizusaki *et al.*, 2013; Yang *et al.*, 2014b; Schlichting *et al.*, 2015).

Os conteúdos de prolina nos tecidos foliares apresentaram comportamento contrastante entre os ambientes de adubação, com a variação da luminosidade. Apesar de ser considerada uma molécula estabilizadora de estruturas subcelulares, varredora de radicais livres e tampão redox (Reddy *et al.*, 2004; Molinari *et al.*, 2007; Verslues e Sharma, 2010), a prolina atua principalmente como mediadora do ajustamento osmótico em plantas sob condições de estresse hídrico (Hong *et al.*, 2000; Carvalho *et al.*, 2013).

A SOD considerada a primeira barreira enzimática contra as espécies reativas de oxigênio, convertendo os íons O_2^- em H_2O_2 (Alscher *et al.*, 2002; Boguszevska e Zagdańska, 2012). Posteriormente, enzimas como CAT e diversos tipos de POD varrem o H_2O_2 formado, prevenindo a formação de moléculas mais reativas, como o radical hidroxila (OH \cdot) (Perl-Treves e Perl, 2002; Kibinza *et al.*, 2011; Shivashankara *et al.*, 2016). A PPO é uma enzima abundante nas plantas (Agrawal e Purohit, 2012), atuando na oxidação de compostos fenólicos em quinonas, podendo atuar sinergicamente com a POD (Krishna *et al.*, 2008). No geral, as atividades da SOD e PPO foram significativamente menores nas plantas mantidas no ambiente de AR, perfil também observado para os teores de peróxido de hidrogênio e para o radical superóxido. As enzimas CAT e POD apresentaram atividades complementares, com a primeira apresentando atividades maiores nas plantas mantidas sob BR e AR, e a segunda com maior atividade nas plantas sob RI. A peroxidação lipídica, por sua vez, mostrou-se mais elevada nas plantas do ambiente de AR em comparação às mantidas nas outras duas luminosidades. Esses resultados sugerem uma maior capacidade de inativação das EROs, que são geradas durante o metabolismo celular, pelos mecanismos enzimáticos, nos ambientes em que a luminosidade é limitada. No ambiente exposto à AR, por sua vez, os menores conteúdos de peróxido de hidrogênio e do radical superóxido mostrariam, à princípio, um resultado paradoxal. No

entanto, nessa condição, outras defesas antioxidantes devem ser consideradas, como os carotenoides, que protegem o aparato fotossintético pela inativação do oxigênio *singlet* e outras EROs. De fato, as plantas de *S. jambos* apresentaram relação clorofilas/carotenoides significativamente menores no ambiente de AR, sugerindo uma participação importante desses pigmentos na fotoproteção e no combate ao estresse oxidativo nas plantas desse ambiente.

Resultados contrastantes em relação à atividade de enzimas do metabolismo antioxidativo em plantas sob estresse são encontrados na literatura. Yang *et al.* (2008) observaram maiores atividades da SOD e CAT em plantas de *Picea asperata* bem irrigadas e mantidas sob intensidade luminosa elevada, e menor atividade da POD nesse ambiente, em comparação ao de menor luminosidade. A atuação da CAT na remoção do H₂O₂ em condições de exposição a altas radiações foi demonstrada em experimentos com plantas mutantes de *Arabidopsis thaliana* deficientes dessa enzima, nas quais foi observado aumento nos níveis de H₂O₂ acompanhado de morte celular (Vandenabeele *et al.*, 2004; Vanderauwera *et al.*, 2005). Em contraste, Marchese *et al.* (2008) observaram maiores atividades de isoformas da SOD em plantas de *Pothomorphe umbellata* submetidas a sol pleno, em comparação a plantas sob sombreamento de 30, 50 e 70 %, enquanto que a atividade da CAT foi a menor nas plantas do ambiente de pleno sol. Liu *et al.* (2016) encontraram teores significativamente maiores de peróxido de hidrogênio e do radical superóxido, bem como maiores atividades das enzimas CAT, SOD e APX, em duas espécies do gênero *Alnus*, uma invasora e outra nativa, cultivadas sob pleno sol, em comparação às plantas dessas espécies crescidas sob sombreamento. Os autores não observaram, contudo, diferenças significativas na peroxidação lipídica entre as plantas provenientes dos diferentes ambientes luminosos. Plantas de *Torreya grandis* também apresentaram atividade da SOD dependente da luminosidade, com valores decrescendo significativamente conforme a condição: pleno sol, 50 e 75 % de sombreamento (Tang *et al.*, 2015). No entanto, em ambiente com 90 % de sombreamento, a atividade da SOD aumentou, indicando que tanto a alta quanto a baixa radiação luminosa podem ser prejudiciais ao metabolismo da planta, acarretando o aumento nas atividades de enzimas do metabolismo antioxidativo.

Análises de trocas gasosas e fluorescência da clorofila a

Nas três primeiras análises realizadas, os resultados referentes às análises de trocas gasosas demonstraram variações diretamente proporcionais nos parâmetros A , E , g_s , C_i , C_i/C_a , WUE e A/C_i com a intensidade de radiação. Os valores reduzidos de A encontrados nas plantas mantidas nos ambientes mais sombreados provavelmente são resultado da diminuição de g_s

nesses ambientes, o que também explica a diminuição da taxa transpiratória (Dalmolin *et al.*, 2015). Valores muito baixos de g_s comprometem a entrada de CO_2 para a câmara subestomática, diminuindo a concentração intercelular de CO_2 e, conseqüentemente, a razão C_i/C_a . Valores elevados de WUE nas plantas expostas à maior radiação luminosa significam uma elevada capacidade fotossintética a uma dada taxa de transpiração, demonstrando menor perda de água pelas plantas, proporcionalmente à taxa fotossintética, nesse ambiente. Resultados diferentes aos do presente estudo foram encontrados para a espécie pioneira *Piper aduncum*, com aumento de A e E nos ambientes mais iluminados, embora as plantas tenham apresentado redução na WUE (Pacheco *et al.*, 2013). Aumentos da eficiência de carboxilação (A/C_i) em plantas mantidas sob maior intensidade de radiação também foram observados por Silva *et al.* (2016). No presente trabalho, nas três primeiras análises realizadas, a eficiência intrínseca no uso da água (WUE_{int}), parâmetro que está relacionado às taxas de condutância estomática, foi maior nas plantas mantidas sob AR, indicando que a condutância estomática não foi afetada pela maior radiação incidente nas folhas, o que pode ser consequência do fato de todas as plantas terem sido mantidas com o substrato com umidade próxima à da capacidade de campo.

Corroborando os resultados do presente trabalho, Cunha *et al.* (2016) observaram maiores taxas de fotossíntese líquida (A) em plantas de *Ochroma pyramidale* submetidas à radiação elevada, em comparação às expostas ao sombreamento, independentemente de receberem ou não fertilização fosfatada. No entanto, os autores não encontraram diferenças significativas nas taxas de transpiração (E) e na condutância estomática (g_s) entre os ambientes luminosos. Para a espécie invasora *Alnus formosana*, valores mais elevados de A , E e g_s foram observados também nas plantas expostas ao ambiente de maior radiação, ocorrendo o contrário com o C_i (Liu *et al.*, 2016). Os autores compararam essa espécie com uma outra do mesmo gênero, porém nativa, *A. cremastogyne*, evidenciando taxas fotossintéticas, transpiratórias e de condutância estomática mais elevadas na espécie invasora, apesar de em alguns casos as diferenças não terem sido significativas. Plantas que ocupam diferentes estágios na sucessão florestal foram comparadas em relação às suas características fotossintéticas em ambientes contrastantes de radiação (Zhang *et al.*, 2015). Os autores observaram maiores reduções nas taxas de fotossíntese em resposta ao sombreamento em uma espécie pioneira, em comparação com outras de sucessão média e tardia. Outras características, como menor ponto de compensação luminoso e menores taxas de respiração no claro e no escuro, além de maior rendimento quântico aparente, também indicam que espécies de sucessão tardia são mais adaptadas a condições de baixa luminosidade. Esta resposta é coerente, uma vez que os níveis

de luminosidade no sub-bosque de florestas maduras, onde essas espécies se desenvolvem, podem atingir valores menores que 2 % da luz natural do dia (Chazdon e Fetcher, 1984).

Contrariamente ao que foi apontado nesses estudos, Tang *et al.* (2015) observaram valores mais elevados de A e E em plantas de *Torreya grandis* mantidas sob sombreamento de 75 %, em relação às plantas expostas à luminosidade de 50 % e a pleno sol, havendo, contudo, decréscimo de A em condições de 90 % de sombreamento. Esses resultados sugerem que a exposição das plantas a radiações elevadas por um período longo de tempo pode ser prejudicial ao metabolismo das plantas, afetando negativamente vários parâmetros fotossintéticos. Essa resposta foi notada na quarta análise do presente estudo, na qual os valores de A , E , g_s , C_i , C_i/C_a e A/C_i foram mais elevados nas plantas expostas à menor radiação, comportamento oposto ao observado nas três primeiras análises.

No geral, o rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons do PSII (Φ_{PSII}), o coeficiente de *quenching* fotoquímico (q_p) e a taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) apresentaram valores mais elevados nas plantas expostas à AR nas três primeiras avaliações. O Φ_{PSII} é uma medida da fração da energia luminosa absorvida que é alocada para a fase fotoquímica, e apresenta usualmente valores mais elevados em plantas mantidas sob baixas intensidades de radiação. Plantas adaptadas a altas luminosidades tendem a ter baixo rendimento quântico efetivo do PSII, pois uma grande proporção da luz absorvida é dissipada através de processos não fotoquímicos. Esse comportamento foi o observado na quarta análise, na qual todas as variáveis de fluorescência medidas apresentaram, de maneira geral, valores significativamente maiores nas plantas mantidas sob BR, em relação às crescidas sob alta intensidade luminosa. Diversos trabalhos podem ser encontrados na literatura, corroborando esses resultados. Zhang *et al.* (2015) observaram aumentos do Φ_{PSII} em resposta à diminuição da intensidade de radiação em cinco espécies arbóreas, sendo uma pioneira, duas de sucessão média e outras duas de sucessão tardia. Para a espécie *Quercus aliena*, as plantas mais sombreadas, expostas à 10 % da radiação solar, apresentaram valores de Φ_{PSII} e ETR maiores do que as plantas mantidas sob 66 % da luminosidade encontrada a pleno sol (Xu *et al.*, 2015). O comportamento contrastante das três análises iniciais, em relação à última, pode estar relacionado às diferentes temperaturas a que as plantas estavam expostas em cada um desses momentos. A relação entre a eficiência do PSII e a temperatura foi estabelecida por Weng *et al.* (2013) em plantas de *Mangifera indica*. Esses autores observaram maior Φ_{PSII} em plantas mantidas sob temperaturas mais elevadas, em uma dada intensidade luminosa, em comparação às plantas mantidas em temperaturas mais baixas. As três primeiras análises foram realizadas em meses nos quais a intensidade de radiação diária que chega às plantas é maior (janeiro,

março e maio), o que provavelmente resultou em temperatura mais elevadas nas plantas mantidas a pleno sol, em relação às sombreadas. Em função disso, a exposição da maquinaria fotossintética a diferentes temperaturas pode ter influenciado de maneira mais evidente a eficiência do PSII, o que provavelmente não ocorreu na última análise realizada (agosto), na qual as plantas experimentaram menores amplitudes de temperatura.

As taxas fotossintéticas foram significativamente afetadas pela adubação com esterco bovino, com maior destaque para as plantas submetidas a condições de AR. No geral, assim como observado no material controle, os outros parâmetros fotossintéticos, como E e g_s , apresentaram decréscimo com o aumento da luminosidade também no material adubado, com valores menores que os do grupo controle. De modo contrário ao que ocorreu com o material controle, houve aumento de C_i e C_i/C_a em resposta ao aumento da luminosidade nas plantas adubadas. Nas plantas adubadas, o aumento da concentração intercelular de CO_2 nas plantas cultivadas no ambiente de AR está intimamente ligado à maior queda na eficiência de carboxilação e nas taxas fotossintéticas. Resultados opostos foram encontrados para a espécie *Bertholletia excelsa* mantidas em diferentes sistemas de fertilização, com valores mais elevados de A , E e g_s nas plantas adubadas com material orgânico, em comparação às adubadas quimicamente e ao material controle (Ferreira *et al.*, 2009). No entanto, aquele experimento foi conduzido com plantas cultivadas em ambiente degradado apresentando, provavelmente, fertilidade limitada. Nesse caso, o aporte de nutrientes através da adubação orgânica contribui de maneira significativa para o aumento da fertilidade do solo, o que reflete na melhora dos parâmetros fotossintéticos das plantas.

Comparando-se o rendimento quântico efetivo do PSII e a taxa de transporte de elétrons das plantas controle com as adubadas, percebeu-se diminuição das diferenças em resposta ao aumento da luminosidade, o que é devido à maior redução desses parâmetros nas plantas adubadas com esterco bovino. Assim como observado para o A , esses parâmetros se mostraram mais afetados nas plantas adubadas, com o aumento da luminosidade, que nas plantas do grupo controle.

V. Considerações finais

As plantas de *Syzygium jambos* apresentaram elevada taxa e rapidez na germinação, o que é de fundamental importância ao estabelecimento prévio das plântulas dessa espécie em ambiente natural, configurando-se em uma estratégia que pode garantir o sucesso na competição com espécies nativas. O maior crescimento da parte aérea e maiores dimensões foliares em plantas de *S. jambos* crescidas em ambiente sombreado são considerados fatores adaptativos relacionados ao escape das baixas intensidades luminosas. Por sua vez, a presença de folhas mais agregadas e em posições mais verticais, aumentando o auto-sombreamento, bem como o maior investimento em tecidos radiculares, em detrimento da parte aérea, são características observadas nas plantas de *S. jambos* crescidas a pleno sol necessárias para que não haja excesso de captação da radiação luminosa e danos ao aparato fotossintético.

As plantas de *S. jambos* apresentaram maior acúmulo de pigmentos fotossintéticos quando expostas aos ambientes de menor intensidade luminosa, estratégia relacionada à maior captação de luz em ambientes onde esse recurso é escasso. Embora os conteúdos dos pigmentos tenham sido mais baixos no ambiente exposto à alta radiação, a relação clorofilas/carotenoides decresceu, sugerindo a participação dos carotenoides na dissipação do excesso de energia que chega às folhas das plantas. Os coeficientes de determinação para as correlações entre os índices SPAD e os teores de clorofilas e carotenoides demonstraram que o clorofilômetro portátil SPAD-502 pode ser utilizado eficientemente na quantificação desses pigmentos fotossintéticos em plantas de *Syzygium jambos*, independentemente das condições luminosas e do sistema de fertilização a que elas são submetidas.

Os resultados do presente trabalho demonstraram um gradiente decrescente no teor de nitrogênio foliar com o aumento da intensidade luminosa, correlacionando-se aos conteúdos de pigmentos fotossintéticos e aos índices SPAD. A atuação das enzimas do metabolismo antioxidativo demonstrou a importância das suas atividades nas plantas submetidas ao sombreamento, possivelmente com a participação de outros mecanismos protetores nas plantas expostas a pleno sol. Com relação às variáveis fotossintéticas e de fluorescência, as plantas de *S. jambos* demonstraram importantes adaptações às condições de alta luminosidade, como elevada eficiência no uso da água e de carboxilação, maiores rendimento quântico efetivo do PSII, *quenching* fotoquímico e taxa de transporte de elétrons. Os comportamentos contrastantes das variáveis entre as três análises iniciais e a última levantam a possibilidade de ter havido interferência das temperaturas foliares nos processos fisiológicos da folha, havendo a necessidade de regulação desse fator em trabalhos futuros. Independentemente do ambiente

luminoso, apesar de apresentarem diversas respostas morfológicas e fisiológicas, as plantas de *S. jambos* permaneceram viáveis, ressaltando sua capacidade de tolerância a ambientes contrastantes.

VI. Referências Bibliográficas

- Agrawal, M.; Purohit, S. Changes in antioxidant enzymes activity during *in vitro* morphogenesis of carnation and the effect of antioxidants on plant regeneration. *World Journal of Science and Technology*, 2(7): 87-92, 2012.
- Aide, T. M.; Zimmerman, J. K.; Pascarella, J. B.; Rivera, L.; Marcano-Vega, H. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8(4): 328-338, 2000.
- Alscher, R. G.; Erturk, N.; Heath, L. S. Role of superoxide dismutases (SODs) in controlling oxidative stress in plants. *Journal of Experimental Botany*, 53(372): 1331-1341, 2002.
- Alvarez V., V. H.; Novais, R. F.; Barros, N. F.; Cantarutti, R. B.; Lopes, A. S. Interpretação dos resultados das análises de solos. In: Ribeiro, A. C.; Guimarães, P. T. G.; Alvarez V., V. H. (Ed.). *Recomendações para o uso de corretivos e fertilizantes em Minas Gerais: 5ª aproximação*. Viçosa: Comissão de Fertilidade do Solo do Estado de Minas Gerais, p. 25-32, 1999.
- Anderson, M. D.; Prasad, T. K.; Stewart, C. R. Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. *Plant Physiology*, 109(4): 1247-1257, 1995.
- Andrade, R. N. B.; Ferreira, A. G. Germinação e armazenamento de sementes de uvaia (*Eugenia pyriformis* Camb.) – Myrtaceae. *Revista Brasileira de Sementes*, 22(2): 118-125, 2000.
- Aquino, L. A.; Santos Júnior, V. C.; Guerra, J. V. S.; Costa, M. M. Estimativa da área foliar do girassol por método não destrutivo. *Bragantia*, 70(4): 832-836, 2011.
- Anjos, A. M. G.; Ferraz, I. D. K. Morfologia, germinação e teor de água das sementes de araçá-boi (*Eugenia stipitata* ssp. *sororia*). *Acta Amazonica*, 29(3): 337-348, 1999.
- Apel, K; Hirt, H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 373-399, 2004.
- Bates, L. S.; Waldren, R.P.; Teare, I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39(1): 205-207, 1973.
- Bařková, P.; Pospíšilová, J.; Synková, H. Production of reactive oxygen species and development of antioxidative systems during *in vitro* growth and *ex vitro* transfer. *Biologia Plantarum*, 52: 413-422, 2008.
- Beauchamp, C.; Fridovich, I. Superoxide dismutase: improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*, 44(1): 276-287, 1971.
- Benke, M. B.; Hao, X.; O'Donovan, J. T.; Clayton, G. W.; Lupwayi, N. Z.; Caffyn, P.; Hall, M. Livestock manure improves acid soil productivity under a cold northern Alberta climate. *Canadian Journal of Soil Science*, 90(4): 685-697, 2010.

- Boguszenwska, D.; Zagdańska, B. ROS as signaling molecules and enzymes of plant response to unfavorable environmental conditions. In: Lushchak, V.; Semchyshyn, H. M. (eds). Oxidative stress – molecular mechanisms and biological effects. InTech Janeza Trdine, Rijeka, Croatia, 2012.
- Boveris, A. Determination of the production of superoxide radicals and hydrogen peroxide in mitochondria. *Methods in Enzymology*, 105: 429-435, 1984.
- Brown, K. A.; Scatena, F. M.; Gurevitch, J. Effects of an invasive tree on community structure and diversity in a tropical forest in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 226(1-3): 145-152, 2006.
- Cakmak, I.; Horst, W. J. Effect of aluminium on lipid peroxidation, superoxide dismutase, catalase, and peroxidase activities in root tips of soybean (*Glycine max*). *Physiologia Plantarum*, 83(3): 463-468, 1991.
- Calvi, G. P. Armazenamento das sementes recalcitrantes de *Eugenia stipitata* McVaugh: aspectos tecnológicos e fisiológicos. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM. 89 p., 2015.
- Cargnelutti Filho, A.; Toebe, M.; Burin, C.; Fick, A. L.; Casarotto, G. Estimativa da área foliar de nabo forrageiro em função de dimensões foliares. *Bragantia*, 71(1): 47-51, 2012.
- Carter, G. A.; Knapp, A. K. Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. *American Journal of Botany*, 88(4): 677-684, 2001.
- Carvalho, F. A. *Syzygium jambos* (L.) Alston – uma invasora na Mata Atlântica? Anais do I Simpósio Brasileiro de Espécies Exóticas e Invasoras, 13 p., 2005.
- Carvalho, K.; Campos, M. K.; Domingues, D. S.; Pereira, L. F.; Vieira, L. G. The accumulation of endogenous proline induces changes in gene expression of several antioxidant enzymes in leaves of transgenic Swingle citrumelo. *Molecular Biology Reports*, 40(4): 3269-3279, 2013.
- Carvalho, M. H. C. Drought stress and reactive oxygen species. Production, scavenging and signaling. *Plant Signaling & Behavior*, 3: 156-165, 2008.
- Carvalho, N. O. S.; Pelacani, C. R.; Rodrigues, M. O. S.; Crepaldi, I. C. Crescimento inicial de plantas de licuri (*Syagrus coronata* (Mart.) Becc.) em diferentes níveis de luminosidade. *Revista Árvore*, 30(3): 351-357, 2006.
- Cassells, A. C.; Curry, R. F. Oxidative stress and physiological, epigenetic and genetic variability in plant tissue culture: implications for micropropagators and genetic engineers. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 64: 145-157, 2001.
- Chance, B.; Maehley, A. C. Assay of catalases and peroxidases. *Methods in Enzymology*, 2: 764-775, 1955.

- Chazdon, R. L.; Fetcher, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72(2): 553-564, 1984.
- Christian, R. Interactive effects of salinity and irradiance on photoprotection in acclimated seedlings of two sympatric mangroves. *Trees*, 19(5): 596-606, 2005.
- Corpas, F. J.; Gupta, D. K.; Palma, J. M. Production sites of reactive oxygen species (ROS) in organelles from plant cells. In: Gupta, D. K.; Palma, J. M.; Corpas, F. J. (eds). *Reactive oxygen species and oxidative damage in plants under stress*, Springer, Dordrecht, p. 1-22, 2015.
- Corrêa, R. M.; Pinto, J. E. B.; Reis, E. S.; Oliveira, C.; Castro, E. M.; Brant, R. S. Características anatômicas foliares de plantas de orégano (*Origanum vulgare* L.) submetidas a diferentes fontes e níveis de adubação orgânica. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 31(3): 439-444, 2009.
- Corte, V. B.; Borges, E. E. L.; Pontes, C. A.; Leite, I. T. A.; Ventrella, M. C.; Mathias, A. A. Mobilização de reservas durante a germinação das sementes e crescimento de plântulas de *Caesalpinia peltophoroides* Benth. (Leguminosae – Caesalpinoideae). *Revista Árvore*, 30(6): 941-949, 2006.
- Coste, S.; Baraloto, C.; Leroy, C.; Marcon, E.; Renaud, A.; Richardson, A. D.; Roggy, J.-C.; Schimann, H.; Uddling, J.; Hérault, B. Assessing foliar chlorophyll contents with the SPAD-502 chlorophyll meter: a calibration test with thirteen tree species of tropical rainforest in French Guiana. *Annals of Forest Science*, 67(6): 607, 2010.
- Cramer, V. A.; Hobbs, R. J.; Standish, R. J. What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly. *Trends in Plant Ecology and Evolution*, 23(2): 104-112, 2008.
- Cunha, H. F. V.; Gonçalves, J. F. C.; Santos Junior, U. M.; Ferreira, M. J.; Peixoto, P. H. P. Biomassa, trocas gasosas e aspectos nutricionais de plantas jovens de pau de balsa (*Ochroma pyramidale* (Cav. Ex Lamb.) Urb.) submetidas à fertilização fosfatada em ambientes contrastantes de irradiância. *Scientia Forestalis*, 44(109): 215-230, 2016.
- Dai, Y.; Shen, Z.; Liu, Y.; Wang, L.; Hannaway, D.; Lu, H. Effects of shade treatments on the photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and chlorophyll content of *Tetrastigma hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany*, 65(2-3): 177-182, 2009.
- Dalmolin, A. C.; Dalmagro, H. J.; Lobo, F. A.; Antunes Junior, M. Z.; Ortíz, C. E. R.; Vourlitis, G. L. Effects of flooding and shading on growth and gas exchange of *Vochysia divergens* Pohl (Vochysiaceae) of invasive species in the Brazilian Pantanal. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 24(2): 75-84, 2012.
- Dalmolin, A. C.; Thomas, S. E. O.; Almeida, B. C.; Ortíz, C. E. R. Alterações morfofisiológicas de plantas jovens de *Curatella americana* L. submetidas ao sombreamento. *Revista Brasileira de Biociências*, 13(1): 41-48, 2015.
- Delgrange, S. Light- and seasonal-induced plasticity in leaf morphology, N partitioning and photosynthetic capacity of two temperate deciduous species. *Environmental and Experimental Botany*, 70(1): 1-10, 2011.

- Delgado, L. F.; Barbedo, C. J. Tolerância à dessecação de sementes de espécies de *Eugenia*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 42(2): 265-272, 2007.
- Del Longo, O. T.; González, C. A.; Pastori, G. M.; Trippi, V. S. Antioxidant defenses under hyperoxygenic and hyperosmotic conditions in leaves of two lines of maize with differential sensitivity to drought. *Plant & Cell Physiology*, 34(7): 1023-1028, 1993.
- Dias, R. A. R. Classificação fisiológica, composição química e mobilização de reservas de sementes de *Psidium cattleianum* Sabine. Dissertação de Mestrado, Universidade do Estado de Santa Catarina, Lages, SC. 70 p., 2015.
- dosAnjos, L.; Oliva, M. A.; Kuki, K. N.; Mielke, M. S.; Ventrella, M. C.; Galvão, M. F.; Pinto, L. R. M. Key leaf traits indicative of photosynthetic plasticity in tropical tree species. *Trees*, 29(1): 247-258.
- Downs, R. J.; Siegelman, H. W. Photocontrol of anthocyanin synthesis in milo seedlings. *Plant Physiology*, 38(1): 25-30, 1963.
- Dubois, M.; Gilles, K. A.; Hamilton, J. K.; Rebers, P. A.; Smith, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28: 350-356, 1956.
- Edreva, A. Generation and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts: a submolecular approach. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 106(2-3): 119-133, 2005.
- Falster, D. S.; Westoby, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist*, 158(3): 509-525, 2003.
- Farnsworth, E. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 107-138, 2000.
- Ferreira, M. J.; Gonçalves, J. F. C.; Ferraz, J. B. S. Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. *Photosynthetica*, 47(4): 616-620, 2009.
- Ferreira, T. A.; Silva, E. H. C.; Ribeiro, M. M. C.; Chaves, P. P. N.; Nascimento, I. R. Acúmulo de clorofila e produção de biomassa em hortelã-verde sob diferentes níveis de adubação orgânica. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, 7(5): 41-45, 2012.
- Funk, J. L.; Vitousek, P. M. Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, 446: 1079-1081, 2007.
- Gaburro, T. A.; Zanetti, L. V.; Gama, V. N.; Milanez, C. R. D.; Cuzzuol, G. R. F. Physiological variables related to photosynthesis are more plastic than the morphological and biochemistry in non-pioneer tropical trees under contrasting irradiance. *Brazilian Journal of Botany*, 38(1): 39-49, 2015.
- Gay, C.; Gebicki, J. M. A critical evaluation of the effect of sorbitol on the ferric-xylene orange hydroperoxide assay. *Analytical Biochemistry*, 284(2): 217-220, 2000.

- Genty, B.; Briantais, J.-M.; Baker, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990(1): 87-92, 1989.
- Ghosh, P. K.; Ajay; Bandyopadhyay, K. K.; Manna, M. C.; Mandal, K. G.; Misra, A. K.; Hati, K. M. Comparative effectiveness of cattle manure, poultry manure, phosphocompost and fertilizer-NPK on three cropping systems in vertisols of semi-arid tropics. II. Dry matter yield, nodulation, chlorophyll content and enzyme activity. *Bioresource Technology*, 95(1): 85-93, 2004.
- Giannopolitis, C. N.; Ries, C. K. Superoxide dismutases: I. Occurrence in higher plants. *Plant Physiology*, 59(2): 309-314, 1977.
- Goldstein, G.; Santiago, L. S.; Campanello, P. I.; Avalos, G.; Zhang, Y.-J.; Villagra, M. Facing shortage or excessive light: how tropical and subtropical trees adjust their photosynthetic behavior and life history traits to a dynamic forest environment. In: Goldstein, G.; Santiago, L. S. (eds.). *Tropical Tree Physiology*, v. 6, 319-336, 2016.
- Gonçalves, J. F. C.; Vieira, G.; Marengo, R. A.; Ferraz, J. B. S.; Santos Junior, U. M.; Barros, C. F. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. *Acta Amazonica*, 35(1): 23-27, 2005.
- Havir, E. A.; McHale, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. *Plant Physiology*, 84(2): 450-455, 1987.
- Heath, R. L.; Packer, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 125(1): 189-198, 1968.
- Hirosaka, K.; Hirose, T. Leaf angle as a strategy for light competition: optimal and evolutionarily stable light-extinction coefficient within a leaf canopy. *Ecoscience*, 4(4): 501-507, 1997.
- Hong, Z.; Lakkineni, K.; Zhang, Z.; Verma, D. P. S. Removal of feedback inhibition of Δ^1 -pyrroline-5-carboxylate synthetase results in increased proline accumulation and protection of plants from osmotic stress. *Plant Physiology*, 122(4): 1129-1136, 2000.
- Horst, W. J.; Wang, Y.; Eticha, D. The role of the root apoplast in aluminium-induced inhibition of root elongation and in aluminium resistance of plants: a review. *Annals of Botany*, 106(1): 185-197, 2010.
- Horvitz, C. C.; Pascarella, J. B.; McMann, S.; Freedman, A.; Hofstetter, R. H. Functional roles of invasive non-indigenous plants in hurricane-affected subtropical hardwood forests. *Ecological Applications*, 8(4): 947-974, 1998.
- Hughes, N. M.; Smith, W. K. Attenuation of incident light in *Galax urceolata* (Diapensiaceae): concerted influence of adaxial and abaxial anthocyanic layers of photoprotection. *American Journal of Botany*, 94(5): 784-790, 2007.

- Illenseer, R.; Paulilo, M. T. S. Crescimento e eficiência na utilização de nutrientes em plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. sob dois níveis de irradiância, nitrogênio e fósforo. *Acta Botanica Brasilica*, 16(4): 385-394, 2002.
- Kar, M.; Mishra, D. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during Rice leaf senescence. *Plant Physiology*, 57(2): 315-319, 1976.
- Kibinza, S.; Bazin, J.; Bailly, C.; Farrant, J. M.; Corbineau, F.; El-Maarouf-Bouteau, H. Catalase is a key enzyme in seed recovery from ageing during priming. *Plant Science*, 181(3): 309-315, 2011.
- Kochian, L. V. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 46: 237-260, 1995.
- Konica Minolta. Chlorophyll Meter SPAD-502Plus, 2015.
- Krishna, H.; Sairam, R. K.; Singh, S. K.; Patel, V. B.; Sharma, R. R.; Grover, M.; Nain, L.; Sachdev, A. Mango explant browning: effect of ontogenic age, mycorrhization and pre-treatments. *Scientia Horticulturae*, 118(2): 132-138, 2008.
- Kutík, J.; Hola, D.; Vicánková, A.; Smídová, M.; Kocova, M.; Kornerova, M.; Kubínová, L. The heterogeneity of structural and functional photosynthetic characteristics of mesophyll chloroplasts in various parts of mature or senescing leaf blade of two maize (*Zea mays* L.) genotypes. *Photosynthetica*, 39(4): 497-506, 2001.
- Kwon, M. Y.; Woo, S. Y. Plant's responses to drought and shade environments. *African Journal of Biotechnology*, 15(2): 29-31, 2016.
- Lenhard, N. R.; Paiva Neto, V. B.; Scalon, S. P. Q.; Alvarenga, A. A. Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 43(2): 178-186, 2013.
- Leonel, S.; DaMatto Junior, E. R. Efeitos do esterco de curral na fertilidade do solo, no estado nutricional e na produção de figueira. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 30(2): 534-539, 2008.
- Leung, G. P. C.; Hau, B. C. H.; Corlett, R. T. Exotic plant invasion in the highly degraded upland landscape of Hong Kong, China. *Biodiversity and Conservation*, 18(1): 191-202, 2009.
- Li, S.; Zhang, Y.-J.; Sack, L.; Scoffoni, C.; Ishida, A.; Chen, Y.-J.; Cao, K.-F. The heterogeneity and spatial patterning of structure and physiology across the leaf surface in giant leaves of *Alocasia macrorrhiza*. *PLoS ONE*, 8(6): 1-10, 2013.
- Lichtenthaler, H. K. Biosynthesis, localization and concentration of carotenoids in plants and algae. In: Eaton-Rye, J. J.; Tripathy, B. C.; Sharkey, T. D. (eds). *Advances in Photosynthesis and Respiration: Photosynthesis*, vol 34. Springer, Dordrecht, p. 95-112, 2012.
- Lichtenthaler, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148: 350-382, 1987.

- Liu, C.; Liu, Y.; Guo, K.; Fan, D.; Li, G.; Zheng, Y.; Yu, L.; Yang, R. Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany*, 71(2): 174-183, 2011.
- Liu, S.; Yang, R.; Ren, B.; Wang, M.; Ma, M. Differences in photosynthetic capacity, chlorophyll fluorescence, and antioxidant system between invasive *Alnus formosana* and its native congener in response to different irradiance levels. *Botany*, DOI:10.1139/cjb-2016-0026, 2016.
- Lokhande, V. H.; Nikam, T. D.; Penna, S. Biochemical, physiological and growth changes in responses to salinity in callus cultures of *Sesuvium portulacastrum* L. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 102: 17-25, 2010.
- Lopes, L. S.; Gallão, M. I.; Bertini, C. H. C. M. Mobilisation of reserves during germination of *Jatropha* seeds. *Revista Ciência Agronômica*, 44(2): 371-378, 2013.
- Lopes, M. J. S.; Dias-Filho, M. B.; Menezes Neto, M. A. Cruz, E. D. Morphophysiological behavior and cambial activity in seedlings of two amazonian tree species under shade. *Journal of Botany*, Article ID 863968, 10 pages, 2015.
- Lowry, O. H.; Rosebrough, N. J.; Farr, A. L.; Randall, R. J. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *The Journal of Biological Chemistry*, 193: 265-275, 1951.
- Lugo, A. E.; Helmer, E. Emerging forests on abandoned land: Puerto Rico's new forests. *Forest Ecology and Management*, 190(2-3): 145-161, 2004.
- Lüttge, U. *Physiological Ecology of Tropical Plants*, 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin, 2008.
- Magalhães, N. S.; Marengo, R. A.; Mendes, K. R. Aclimação de mudas de acariquara à alta irradiâncias. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44(7): 687-694, 2009.
- Mancinelli, A. Interaction between light quality and light quantity in the photoregulation of anthocyanin production. *Plant Physiology*, 92(4): 1191-1195, 1990.
- Marengo, R. A.; Antenaza-Vera, S. A.; Nascimento, H. C. S. Relationship between specific leaf area, leaf thickness, leaf water content and *SPAD-502* readings in six Amazonian tree species. *Photosynthetica*, 47(2): 184-190, 2009.
- Marchese, J. A.; Mattana, R. S.; Ming, L. C.; Broetto, F.; Vendramini, P. F. Irradiance stress responses of gas exchange and antioxidant enzyme contents in pariparoba [*Pothomorphe umbellata* (L.) Miq.] plants. *Photosynthetica*, 46(4): 501-505, 2008.
- Martins, A. C. F.; Schiavini, I.; Araújo, G. M.; Lopes, S. F. Capacidade adaptativa de espécies do Cerrado utilizadas em áreas de recuperação ambiental. *Revista Árvore*, 39(3): 543-550, 2015.

- Matos, F. S. Plasticidade anatômica e fisiológica de folhas de *Coffea arabica* L. em resposta à irradiância. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 41 p., 2008.
- Mazzanati, T.; Calzavara, A. K.; Pimenta, J. A.; Oliveira, H. C.; Stolf-Moreira, R.; Bianchini, E. Light acclimation in nursery: morphoanatomy and ecophysiology of seedlings of three light-demanding neotropical tree species. *Brazilian Journal of Botany*, 39(1): 19-28, 2016.
- Mielke, M. S.; Schaffer, B.; Li, C. Use of a SPAD meter to estimate chlorophyll content in *Eugenia uniflora* L. leaves as affected by contrasting light environments and soil flooding. *Photosynthetica*, 48(3): 332-338, 2010.
- Mielke, M. S.; Schaffer, B.; Schilling, A. C. Evaluation of reflectance spectroscopy indices for estimation of chlorophyll content in leaves of a tropical tree species. *Photosynthetica*, 50(3): 343-352, 2012.
- Miller, G.; Suzuki, N.; Ciftci-Yilmaz, S.; Mittler, R. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. *Plant, Cell and Environment*, 33: 453-467, 2010.
- Misra, H. P.; Fridovich, I. The generation of superoxide radical during the autoxidation of ferredoxins. *The Journal of Biological Chemistry*, 246(22): 6886-6890, 1971.
- Mittler, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 7: 405-410, 2002.
- Mizusaki, D.; Umeki, K.; Honjo, T. Development of models for estimating leaf chlorophyll and nitrogen contents in tree species with respect to seasonal changes. *Photosynthetica*, 51(4): 531-540, 2013.
- Mohammadi, M.; Karr, A. L. Superoxide anion generation in effective and ineffective soybean root nodules. *Journal of Plant Physiology*, 158(8): 1023-1029, 2001.
- Møller, I. M.; Jensen, P. E.; Hansson, A. Oxidative modifications to cellular components in plants. *Annual Review of Plant Biology*, 58: 459-481, 2007.
- Møller, I. M. Plant mitochondria and oxidative stress: electron transport, NADPH turnover, and metabolism of reactive oxygen species. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 52: 561-591, 2001.
- Molinari, H. B. C.; Marur, C. J.; Daros, E.; Campos, M. K. F.; Carvalho, J. F. R. P.; Filho, J. C. B.; Pereira, L. F. P.; Vieira, L. G. E. Evaluation of the stress-inducible production of proline in transgenic sugarcane (*Saccharum* spp.): osmotic adjustment, chlorophyll fluorescence and oxidative stress. *Physiologia Plantarum*, 130(2): 218-229, 2007.
- Moraes, G. A. B. K. Crescimento, fotossíntese e mecanismos de fotoproteção em mudas de café (*Coffea arabica* L.) formadas a pleno sol e à sombra. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 38 p., 2008.

- Moraes, L.; Santos, R. K.; Wisser, T. Z.; Krupek, R. A. Avaliação da área foliar a partir de medidas lineares simples de cinco espécies vegetais sob diferentes condições de luminosidade. *Revista Brasileira de Biociências*, 11(4): 381-387, 2013.
- Moraes Neto, S. P.; Gonçalves, J. L. M.; Takaki, M.; Cenci, S.; Gonçalves, J. C. Crescimento de mudas de algumas espécies arbóreas que ocorrem na Mata Atlântica em função do nível de luminosidade. *Revista Árvore*, 24(1): 35-45, 2000.
- Mota, L. H. S.; Scalon, S. P. Q.; Mussury, R. M. Efeito do condicionamento osmótico e sombreamento na germinação e no crescimento inicial de mudas de angico (*Anadenanthera falcata* Benth. Spag.). *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, 15(4): 655-663, 2013.
- Mota, R. V. Caracterização do suco de amora-preta elaborado em extrator caseiro. *Ciência e Tecnologia de Alimentos*, 26(2): 303-308, 2006.
- Najm, A. A.; Hadi, M. D. H. S.; Fazeli, F.; Darzi, M. T.; Rahi, A. Effect of integrated management of nitrogen fertilizer and cattle manure on the leaf chlorophyll, yield, and tuber glycoalkaloids of agria potato. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 43(6): 912-923, 2012
- Niinemets, Ü. A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 25(4): 693-714, 2010.
- Niinemets, Ü.; Valladares, F.; Ceulemans, R. Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant, Cell and Environment*, 26(6): 941-956, 2003.
- Ohto, M.; Stone, S. L.; Harada, J. J. Genetic control of seed development and seed mass. In: Bradford, K. J.; Nonogaki, H. (eds). *Seed development, dormancy and germination*. Blackwell, Oxford, pp 1-24, 2007.
- Ou, L. J.; Wei, G.; Zhang, Z. Q.; Dai, X. Z.; Zou, X. X. Effects of low temperature and low irradiance on the physiological characteristics and related gene expression of different pepper species. *Photosynthetica*, 53(1): 85-94, 2015.
- Pacheco, F. V.; Pereira, C. R.; Silva, R. L.; Alvarenga, I. C. A. Crescimento inicial de *Dalbergia nigra* (Vell.) Allemão ex. Benth. (Fabaceae) e *Chorisia speciosa* A.St.-Hil (Malvaceae) sob diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, 37(5): 945-953, 2013.
- Pacheco, F. V.; Silveira, H. R. O.; Alvarenga, A. A.; Alvarenga, I. C. A.; Pinto, J. E. B. P.; Lira, J. M. S. Gas exchange and production of photosynthetic pigments of *Piper aduncum* L. grown at different irradiances. *American Journal of Plant Sciences*, 4(12): 114-121, 2013.
- Parry, C.; Blonquist, J. M.; Bugbee, B. *In situ* measurement of leaf chlorophyll concentration: analysis of the optical/absolute relationship. *Plant, Cell and Environment*, 37(11): 2508-2520, 2014.

- Peixoto, P. H. P.; Cambraia, J.; Sant'Anna, R.; Mosquim, P. R.; Moreira, M. A. Aluminium effects on lipid peroxidation and on the activities of enzyme of oxidative metabolism in sorghum. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 11: 137-143, 1999.
- Perl-Treves, R.; Perl, A. Oxidative stress: an introduction. In: Inze, D.; Van Montagu, M. (eds). *Oxidative stress: an introduction*. London: Taylor and Francis Books, pp. 1-32, 2002.
- Pontes, C. A.; Borges, E. E. L.; Borges, R. C. G.; Soares, C. P. B. Mobilização de reservas em sementes de *Apuleia leiocarpa* (Vogel) J.F. Macobr. (garapa) durante a embebição. *Revista Árvore*, 26(5): 593-601, 2002.
- Poorter, H.; Niklas, K. J.; Reich, P. B.; Oleksyn, J.; Poot, P.; Mommer, L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 193(1): 30-50, 2012.
- Porra, R. J.; Thompson, W. A.; Kriedemann, P. E. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls *a* and *b* extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. *Biochimica et Biophysica Acta*, 975(3): 384-394, 1989.
- Pôrto, M. L. A.; Puiatti, M.; Fontes, P. C. R.; Cecon, P. R.; Alves, J. C. Índice SPAD para o diagnóstico do estado de nitrogênio na cultura do pepino japonês em ambiente protegido. *Horticultura Brasileira*, 32(3): 292-296, 2014.
- Reddy, A. R.; Chaitanya, K. V.; Vivekanandan, M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161(11): 1189-1202, 2004.
- Rego, G. M.; Possamai, E. Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial de jequitibá-rosa. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 53: 179-194, 2006.
- Roberts, E. H. Predicting the storage life of seeds. *Seed Science and Technology*, 1(1): 499-514, 1973.
- Rodríguez-López, N. F. Ecophysiological acclimation of coffee (*Coffea arabia* and *C. canephora*) plants to cope with temporal fluctuations of light supply. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 71 p., 2012.
- Ronquim, C. C.; Prado, C. H. B. A.; Souza, J. P. Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf. (Caesalpinaceae) under contrasting irradiances. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 21(3): 197-206, 2009.
- Sakai, A. K.; Allendorf, F. W.; Holt, J. S.; Lodge, D. M.; Molofsky, J.; With, K. A.; Baughman, S.; Cabin, R. J.; Cohen, J. E.; Ellstrand, N. C.; McCauley, D. E.; O'Neil, P.; Parker, I. M.; Thompson, J. N.; Weller, S. G. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 305-332, 2001.
- Sales, J. F.; Pinto, J. E. B. P.; Botrel, P. P.; Silva, F. G.; Correa, R. M.; Carvalho, J. G. Acúmulo de massa, teor foliar de nutrientes e rendimento de óleo essencial de hortelã-do-campo

- (*Hyptis marrubioides* EPL.) cultivado sob adubação orgânica. *Bioscience Journal*, 25(1): 60-68, 2009.
- Santos, L. D. T.; Cruz, L. R.; Santos, S. A.; Sant'anna-Santos, B. F.; Santos, I. T.; Oliveira, A. M.; Barros, R. E.; Santos, M. V.; Faria, R. M. Phenotypic plasticity of *Neonotonia wightii* and *Pueraria phaseoloides* grown under different light intensities. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87(1): 519-528, 2015.
- Sarlikioti, V.; Visser, P. H. B.; Buck-Sorlin, G. H.; Marcelis, L. F. M. How plant architecture affects light absorption and photosynthesis in tomato: towards an ideotype for plant architecture using a functional-structural plant model. *Annals of Botany*, 108: 1065-1073, 2011.
- Scalon, S. P. Q.; Kodama, F. M.; Scalon Filho, H.; Mussury, R. M. Crescimento inicial de mudas de sangra-d'água (*Croton urucurana* Baill.) sob sombreamento e aplicação de giberelina. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, 10(3): 61-66, 2008.
- Scandalios, J. G. Oxygen stress and superoxide dismutases. *Plant Physiology*, 101: 7-12, 1993.
- Schieffthaler, U.; Russel, A. W.; Bolhàr-Nordenkamp, H. R.; Critchley, C. Photoregulation and photodamage in *Schefflera arboricola* leaves adapted to different light environments. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26(5): 485-494, 1999.
- Schlichting, A. F.; Bonfim-Silva, E. M.; Silva, M. C.; Pietro-Souza, W.; Silva, T. J. A.; Farias, L. N. Efficiency of portable chlorophyll meters in assessing the nutritional status of wheat plants. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, 19(12): 1148-1151, 2015.
- Schumacher, E.; Kueffer, C.; Edwards, P. J.; Dietz, H. Influence of light and nutrient conditions on seedling growth of native and invasive trees in the Seychelles. *Biological Invasions*, 11(8): 1941-1954, 2009.
- Schwab, N. T.; Streck, N. A.; Rehbein, A.; Ribeiro, B. S. M. R.; Uhlmann, L. O.; Langner, J. A.; Becker, C. C. Dimensões lineares da folha e seu uso na determinação do perfil vertical foliar de gladiólo. *Bragantia*, 73(2): 97-105, 2014.
- Shapiro, C. A.; Francis, D. D.; Ferguson, R. B.; Hergert, G. W.; Shaver, T. M.; Wortmann, C. S. Using a chlorophyll meter to improve N management. *NebGuide G1632*, University of Nebraska, 2013.
- Shivashankara, K. S.; Pavithra, K. C.; Geetha, G. A. Antioxidant protection mechanism during abiotic stresses. In: Rao, N. K. S.; Shivashankara, K. S.; Laxman, R. H. *Abiotic stress physiology of horticultural crops*. Springer India, pp. 47-70, 2016.
- Silva, B. M. S.; Lima, J. D.; Dantas, V. A. V.; Moraes, W. S.; Sabonaro, D. Z. Efeito da luz no crescimento de mudas de *Hymenaea parvifolia* Huber. *Revista Árvore*, 31(6): 1019-1026, 2007.
- Silva, D. V.; Anjos, L.; Brito-Rocha, E.; Dalmolin, A. C.; Mielke, M. S. Calibration of a multi-species model for chlorophyll estimation in seedlings of Neotropical tree species using hand-

- held leaf absorbance meters and spectral reflectance. iForest (early view). – doi: 10.3832/ifor1785-009 [online 2016-05-17] 2016.
- Silva, F. M.; Dresch, D. M.; Pereira, Z. V.; Mussury, R. M.; Scalon, S. P. Q. Effect of shade on emergence, initial growth, and seedlings quality in *Physocalymma scaberrimum*. Brazilian Journal of Botany, 30(1): 185-191, 2016.
- Silva, L. A. Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da Floresta Atlântica. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 120 p., 2010.
- Silva, M. A.; Santos, C. M.; Vitorino, H. S.; Rhein, A. F. L. Pigmentos fotossintéticos e índice SPAD como descritores de intensidade do estresse por deficiência hídrica em cana-de-açúcar. Bioscience Journal, 30(1): 173-181, 2014.
- Sim, C. C.; Zaharah, A. R.; Tan, M. S.; Goh, K. J. Rapid determination of leaf chlorophyll concentration, photosynthetic activity and NK concentration of *Elaias guineensis* via correlated SPAD-502 chlorophyll index. Asian Journal of Agricultural Research, 9(3): 132-138, 2015.
- Skillman, J. B.; Garcia, M.; Virgo, A.; Winter, K. Growth irradiance effects on photosynthesis and growth in two co-occurring shade-tolerant neotropical perennials of contrasting photosynthesis pathways. American Journal of Botany, 92(11): 1811-1819, 2005.
- Souza, N. H.; Marchetti, M. E.; Carnevali, T. O.; Ramos, D. D.; Scalon, S. P. Q.; Oliveira, M. T. Crescimento inicial de *Stryphnodendron polyphyllum* (Mart.) em resposta à adubação com N e P. Cerne, 20(3): 441-447, 2014.
- Tang, H.; Hu, Y.-Y.; Yu, W.-W.; Song, L.-L.; Wu, J.-S. Growth, photosynthetic and physiological responses of *Torreya grandis* seedlings to varied light environments. Trees, 29(4): 1011-1022, 2015.
- Valladares, F.; Niinemets, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 39: 237-257, 2008.
- Valladares, F.; Pearcy, R. W. The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. Oecologia, 121(2): 171-182, 1999.
- Vandenabeele, S.; Vanderauwera, S.; Vuylsteke, M.; Rombauts, S.; Langebartels, C.; Seidlitz, H. K.; Zabeau, M.; Montagu, M. V.; Inzé, D.; Breusegem, F. V. Catalase deficiency drastically affects gene expression induced by high light in *Arabidopsis thaliana*. The Plant Journal, 39(1): 45-58, 2004.
- Vanderauwera, S.; Zimmermann, P.; Rombauts, S.; Vandenabeele, S.; Langebartels, C.; Gruijsem, W.; Inzé, D.; Breusegem, F. V. Genome-wide analysis of hydrogen peroxide-regulated gene expression in *Arabidopsis* reveals a high light-induced transcriptional cluster involved in anthocyanin biosynthesis. Plant Physiology, 139(2): 806-821, 2005.
- van Handel, E. Direct microdetermination of sucrose. Analytical Biochemistry, 22: 280-283, 1968.

- van Steenis, C. G. G. J. Rheophytes of the world: supplement. *Allertonia*, 4(5): 267-330, 1987.
- van Zanten, M.; Pons, T. L.; Janssen, J. A. M.; Voeselek, L. A. C. J.; Peeters, A. J. M. On the relevance and control of leaf angle. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 29(5): 300-316, 2010.
- Verslues, P. E.; Sharma, S. Proline metabolism and its implications for plant-environment interaction. *The Arabidopsis Book*, 8: e0140, 2010.
- Viana, M. C. M.; Silva, I. P.; Freire, F. M.; Ferreira, M. M.; Costa, E. L.; Mascarenhas, M. H. T.; Teixeira, M. F. F. Production and nutrition of irrigated Tanzania guinea grass in response to nitrogen fertilization. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 43(5): 238-243, 2014.
- Weng, J.-H.; Wong, S.-L.; Lin, R.-J.; Jhuang, L.-H. Quantitative effects of temperature and light intensity on PSII efficiency of mango leaves under artificial and natural conditions. *Journal of Forest Research*, 18(4): 371-378, 2013.
- Whalen, J. K.; Chang, C.; Clayton, G. W.; Carefoot, J. P. Cattle manure amendments can increase the pH of acid soils. *Soil Science Society of America Journal*, 64(3): 962-966, 2000.
- Xu, J. Z.; Yu, Y. M.; Peng, S. Z.; Yang, S. H.; Liao, L. X. A modified nonrectangular hyperbola equation for photosynthetic light-response curves of leaves with different nitrogen status. *Photosynthetica*, 52(1): 117-123, 2014.
- Xu, N.; Wang, R.; Liu, J.; Lu, P.; Guo, W. Hierarchy of plasticity traits in responses of *Quercus aliena* to light conditions and water availability. *Dendrobiology*, 74: 169-180, 2015a.
- Xu, X.; Li, Y.; Wang, B.; Hu, J.; Liao, Y. Salt stress induced sex-related spatial heterogeneity of gas exchange rates over the leaf surface in *Populus cathayana* Rehd. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(1): 1709, 2015a.
- Yang, H.; Li, J.; Yang, J.; Wang, H.; Zou, J.; He, J. Effects of nitrogen application rate and leaf age on the distribution pattern of leaf SPAD readings in the rice canopy. *PLoS ONE*, 9(2): e88421, 2014a.
- Yang, S.-J.; Sun, M.; Zhang, Y.-J.; Cochard, H.; Cao, K.-F. Strong leaf morphological, anatomical, and physiological responses of a subtropical woody bamboo (*Sinarundinaria nitida*) to contrasting light environments. *Plant Ecology*, 215(1): 97-109, 2014b.
- Yang, Y.; Han, C.; Liu, Q.; Lin, B.; Wang, J. Effect of drought and low light on growth and enzymatic antioxidant system of *Picea asperata* seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30(4): 433-440, 2008.
- Zhang, Q.; Zhang, T.-J.; Chow, W. S.; Xie, X.; Chen, Y.-J.; Peng, C.-L. Photosynthetic characteristics and light energy conversions under different light environments in five tree species occupying dominant status at different stages of subtropical forest succession. *Functional Plant Ecology*, 42(7): 609-619, 2015.

Zhang, S.; Han, S.; Yang, W.; Wei, H.; Zhang, M.; Qi, L. Changes in H₂O₂ content and antioxidant enzyme gene expression during the somatic embryogenesis of *Larix leptolepis*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, 100: 21-29, 2010.

Zheng, Y. X.; Wu, J. C.; Cao, F. L.; Zhang, Y. P. Effects of water stress on photosynthetic activity, dry mass partitioning and some associated metabolic changes in four provenances of neem (*Azadirachta indica* A. Juss). *Photosynthetica*, 48: 361-369, 2010.