



**SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ
CAMPUS UNIVERSITÁRIO DE ALTAMIRA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE E
CONSERVAÇÃO**

GUSTAVO GOMES LIMA

**A APLICAÇÃO DO HORMÔNIO 24-EPIBRASSINOLÍDEO PROMOVE O
DESENVOLVIMENTO E CRESCIMENTO DE MUDAS DE *Genipa americana* L.
SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

ALTAMIRA

2024



GUSTAVO GOMES LIMA

**A APLICAÇÃO DO HORMÔNIO 24-EPIBRASSINOLÍDEO PROMOVE O
DESENVOLVIMENTO E CRESCIMENTO DE MUDAS DE *Genipa americana* L. SOB
DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Emil José Hernández Ruz

Coorientador: Dr. Graciliano Galdino Alves

ALTAMIRA

2024

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) de acordo com ISBD
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal do Pará
Gerada automaticamente pelo módulo Ficat, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)**

L732a Lima, Gustavo Gomes.
A aplicação do hormônio 24-epibrassinolídeo promove o desenvolvimento e crescimento de mudas de *Genipa americana* L. sob diferentes níveis de sombreamento / Gustavo Gomes Lima. — 2024.
45 f. : il.

Orientador(a): Prof. Dr. Emil José Hernández Ruz
Coorientador(a): Prof. Dr. Graciliano Galdino Alves
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Pará,
Campus Universitário de Altamira, Programa de Pós-Graduação
em Biodiversidade e Conservação, Altamira, 2024.

1. Espécie florestal . 2. Brassinosteróides. 3. Hormônio vegetal. I. Título.

CDD 025.84

GUSTAVO GOMES LIMA

**A APLICAÇÃO DO HORMÔNIO 24-EPIBRASSINOLÍDEO PROMOVE O
DESENVOLVIMENTO E CRESCIMENTO DE MUDAS DE *Genipa americana* L.
SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal do Pará, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Conservação para obtenção do título de Mestre em Biodiversidade e Conservação.

Data da aprovação: 20/09/2024.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. Fábio Miranda Leão
Examinador interno - Universidade Federal do Pará

Prof.^a Dra. Moirah Paula Machado de Menezes
Examinadora interna - Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. Marcos Ribeiro da Silva Vieira
Examinador externo - Universidade Federal do Pará

Prof.^a Dra. Maristela Marques da Silva
Examinadora externa - Universidade Federal do Pará

Prof. Dr. Cândido Ferreira de Oliveira Neto
Examinador externo - Universidade Federal Rural da Amazônia

DEDICATÓRIA

Ao meu querido e amado
Pai José de Azevedo (*in
memorian*).

AGRADECIMENTOS

À Deus, que esteve comigo em cada passo e em cada escolha, me guiando e me dando forças para caminhar em todos os momentos da minha vida;

À Universidade Federal do Pará pela oportunidade;

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Conservação – PPGBC;

A Norte Energia pelo financiamento do projeto PD-07427- 0622/2022, através do Programa de PDI ANEEL;

Aos parceiros da Universidade Federal Rural da Amazônia - UFRA e Instituto de desenvolvimento Florestal e da Biodiversidade do Estado do Pará - Ideflor-Bio;

Os professores Dr. Fábio Miranda Leão, Dr. Jaime Barros dos Santos Júnior e Dr. Graciliano Galdino Alves pela contribuição incondicional na minha formação. Em especial ao meu orientador Prof. Dr. Emil José Hernández Ruz, pela confiança e apoio para construção desse trabalho.

Aos amigos Kerciane, Cleber e Ayla do grupo pesquisa que contribuíram das formas mais variadas possíveis.

EPÍGRAFE

"Que ninguém se engane, só se
consegue a simplicidade
através de muito trabalho"

(Clarice Lispector)

RESUMO GERAL

Um dos fatores essenciais para iniciar o processo de restauração de uma área é a produção de mudas vigorosas e de tamanho adequado para sua sobrevivência, porém vários desafios impossibilitam a produção em grande escala, como a indisponibilidade de sementes e mudas. O objetivo deste trabalho é analisar o efeito de diferentes concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo associado a diferentes níveis de sombreamento no desenvolvimento das mudas de jenipapo (*Genipa americana* L.). Foram utilizadas mudas de jenipapo em três condições de sombreamento: sombrite de 50%, 35% e pleno sol. As mudas foram submetidas a quatro concentrações de 10, 20, 30 e 40 nM do hormônio 24-epibrassinolídeo, mantendo um tratamento controle, em um arranjo de um delineamento experimental em blocos casualizados, com quatro blocos e cinco tratamentos. Os dados foram coletados aos 30, 60, 90, 120 e 150 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos, com a mensuração do comprimento da planta, o diâmetro do caule e número de folhas. Para análise dos parâmetros de crescimento, foi utilizado o software R, gerando um Modelo Linear Generalizado (GLM), sendo feita análise de variância nos resultados dos parâmetros bioquímicos, com comparação de médias pelo teste de Tukey e para comparação dos dados ambientais e fisiológicos, uma análise de componentes principais (PCA). As plantas mantidas a 35% de sombreamento apresentaram efeitos positivos nos parâmetros de altura, diâmetro, número de folhas e menores concentrações do hormônio proporcionaram incremento nas variáveis de crescimento. As maiores concentrações das variáveis bioquímicas foram observadas nas condições de menores concentrações de hormônio, sob pleno sol e 50%. Estando os parâmetros ambientais diretamente ligados às respostas fisiológicas das mudas de jenipapo. O desenvolvimento e crescimento acelerado das mudas de jenipapo é possível sob determinadas condições de sombreamento, e apresentando efeitos positivos sob a ação do hormônio, o que favorece o desenvolvimento de plantas robustas.

Palavras-chave: Espécie florestal, Brassinosteróides. Hormônio vegetal.

ABSTRACT

One of the essential factors to start the restoration process of an area is the production of vigorous seedlings of adequate size for their survival, however, several challenges make large-scale production impossible, such as the unavailability of seeds and seedlings. The objective of this study is to analyze the effect of different concentrations of the hormone 24-epibrassinolide associated with different levels of shading on the development of genipap seedlings (*Genipa americana* L.). Genipap seedlings were used in three shading conditions: 50% shade, 35% shade and full sun. The seedlings were subjected to four concentrations of 10, 20, 30 and 40 nM of the hormone 24-epibrassinolide, maintaining a control treatment, in an experimental arrangement in randomized blocks, with four blocks and five treatments. Data were collected at 30, 60, 90, 120 and 150 days after application (DAA) of treatments, with measurements of plant length, stem diameter and number of leaves. To analyze growth parameters, R software was used, generating a Generalized Linear Model (GLM), and analysis of variance was performed on the results of biochemical parameters, with comparison of means by Tukey's test and to compare environmental and physiological data, a principal component analysis (PCA). Plants maintained at 35% shade showed positive effects on the parameters of height, diameter, number of leaves and lower concentrations of the hormone provided an increase in growth variables. The highest concentrations of biochemical variables were observed in conditions of lower hormone concentrations, under full sun and 50%. The environmental parameters were directly linked to the physiological responses of genipap seedlings. The accelerated development and growth of genipap seedlings is possible under certain shading conditions, and presents positive effects under the action of the hormone, which favors the development of robust plants.

Keywords: Forest species, Brassinosteroids. Plant hormone.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	11
2 OBJETIVO GERAL	12
3 REFERÊNCIAS	13
4 ANEXO	15
A aplicação do hormônio 24-epibrassinolídeo promove o desenvolvimento e crescimento de mudas de <i>Genipa americana</i> L. sob diferentes níveis de sombreamento	17
Resumo	17
1-Introdução	17
2-Materiais e Métodos	19
3-Resultados	21
3.1-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre crescimento em diâmetro, altura e número de folhas de plântulas de jenipapo.	21
3.2-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre variáveis bioquímicas de plântulas de jenipapo.	24
3.3-Relação entre variáveis ambientais e fisiológicos de plântulas de jenipapo.	27
4-Discussão	28
4.1-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre crescimento em diâmetro, altura e número de folhas de plântulas de jenipapo.	28
4.2-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre variáveis bioquímicas de plântulas de jenipapo	30
4.3-Relação entre variáveis ambientais e fisiológicas de plântulas de jenipapo.	36
5-Conclusões	38
Contribuições do autor	39
Reconhecimento	39
Lista de referências	39

1 INTRODUÇÃO GERAL

Devido ao aumento das ações antrópicas e ao mau uso da terra sem a devida preocupação com a pauta ambiental, ocorre o aumento do processo de degradação da vegetação da floresta, o que dificulta a regeneração natural (Saraiva *et al.*, 2020). A falta de manejo adequado na retirada da vegetação convertida para fins agrícolas pode resultar em desequilíbrio ambiental, causando perda da qualidade da água e provocando alterações na paisagem (Melo *et al.*, 2022).

Para a restauração das áreas degradadas, é essencial a produção de mudas, preferencialmente utilizando espécies nativas. Isso contribuirá para a recuperação do ecossistema local. Ao empregar espécies já adaptadas para aquelas condições climáticas, asseguramos a manutenção e a conservação das espécies, sendo de extrema importância para o ecossistema, uma vez que apresentam um grande potencial adaptativo, contribuindo para a manutenção da biodiversidade (Carvalho *et al.*, 2021).

Um dos fatores essenciais para se iniciar a restauração de uma área refere-se às mudas vigorosas. A produção de mudas de espécies nativas para fins de reflorestamento possui vários desafios que impossibilitam a grande produção, a indisponibilidade de sementes e mudas são alguns dos grandes gargalos na produção em escala para haver a restauração e reflorestamento com espécies nativas em áreas degradadas (Nunes *et al.*, 2020).

Neste cenário, a recuperação das áreas degradadas é de extrema importância, dada a sua função vital na conservação, disponibilidade e qualidade dos recursos hídricos, bem como no funcionamento do ecossistema florestal ao qual estão vinculadas (Nascimento *et al.*, 2020). Desta forma, a restauração de áreas florestais tem como papel principal retornar à integridade dos ecossistemas, sendo uma alternativa que busca minimizar os danos causados ao ambiente e restabelecer a riqueza de espécies e o funcionamento do sistema (Rodrigues *et al.*, 2011).

O uso de hormônios vegetais pode provocar incremento no crescimento e o desenvolvimento das plantas, agindo para estimular a divisão celular, sendo possível oferecer mudas com qualidade a curto prazo (Lacerda *et al.*, 2020). A aplicação de hormônios em vegetais é uma ferramenta que pode acelerar não apenas a produção de frutos e sementes, mas também acelerar o desenvolvimento das mudas (Campos *et al.*, 2020).

Os hormônios brassinosteróides (BRs) desempenham um amplo espectro de funções essenciais no desenvolvimento e crescimento das plantas. Isso inclui o estímulo no alongamento celular, a resposta a situações de estresse, a promoção da diferenciação celular e

fotomorfogênese (Manghwar *et al.*, 2022). Os brassinosteróides, são hormônios vegetais da categoria dos esteroides, que exercem diversas funções vitais nas plantas, tais como o desenvolvimento e crescimento das plantas (Silva *et al.*, 2021).

A interação entre os BRs e as auxinas favorecem o crescimento e desenvolvimento das plantas, amplificando seus efeitos e resultando no alongamento das células na direção indicada pelas auxinas. Além disso, os BRs desempenham um papel fundamental no estímulo ao crescimento, agindo tanto na divisão quanto no alongamento celular, interagindo com outros hormônios como giberelina para promover o crescimento vegetal (Hu *et al.*, 2000; Kang e Guo, 2011; Fagan *et al.*, 2015; Hayat *et al.*, 2011).

Um aspecto notável do hormônio brassinosteróide é sua contribuição para a adaptação das plantas às mudanças climáticas e sua capacidade de conferir resistência a estresses bióticos e abióticos (Li *et al.*, 2021). Isso inclui a capacidade de aumentar o potencial hídrico das plantas, resultando em respostas mais eficientes sob condições de baixo potencial hídrico e aliviando os danos causados pela escassez de água (Yuan *et al.*, 2010).

A aplicação do hormônio brassinosteróides e seus análogos apresentam implicações nas respostas fisiológicas dos vegetais, como na germinação de sementes, desenvolvimento de sementes, resistência a estresses diversos, dentre outros aspectos (Kang e Guo, 2011). No entanto, a eficácia dessas aplicações pode variar de acordo com o estágio de crescimento e as condições ambientais (Divi e Krishna, 2009).

Assim, visando buscar alternativas para promover o aceleração do desenvolvimento de mudas e obter mudas vigorosas, encurtando o tempo de permanência delas no viveiro, a utilização de fitohormônios e diferentes condições de sombreamento podem contribuir para o progresso na formação de mudas aptas para as atividades em campo e auxiliar no seu processo de adaptação.

Desta forma, alternativas são necessárias para a promoção do aceleração do crescimento de mudas vigorosas. Desta maneira, diferentes concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo associado a níveis de sombreamento podem proporcionar a formação de mudas robustas e aptas para o campo.

2 OBJETIVO GERAL

Analisar o efeito de diferentes concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo associado a diferentes níveis de sombreamento no desenvolvimento das mudas de jenipapo (*Genipa americana* L.).

3 REFERÊNCIAS

CAMPOS, T. S.; SOUSA, W. S.; JUNIOR, V. D. O. Uso de bioestimulantes no incremento da produtividade de grãos. **Revista Agrotecnologia**, v.11, n.1, p.9-15, fev. 2020.

CARVALHO, C. A.; RAPOSO, M.; GOMES, C. P.; MATOS, R. Native or Exotic: A Bibliographical Review of the Debate on Ecological Science Methodologies: Valuable Lessons for Urban Green Space Design. **Land**, v. 11, n. 8, p. 1201, jul. 2022.

DIVI, U. K.; KRISHNA, P. Brassinosteroid: a biotechnological target for enhancing crop yield and stress tolerance. **New Biotechnology**, v. 26, n. 3-4, p. 131-136, out. 2009.

FAGAN, E. B.; ONO, E. O.; RODRIGUES, J. D.; CLALFUN JÚNIOR, A.; DOURADO NETO, D. **Fisiologia Vegetal: Reguladores Vegetais**. 1. ed. São Paulo: Andrei, 2015. v. 1, 300 p

HU, Y.; BAO, F.; LI, J. Promotive effect of brassinosteroids on cell division involves a distinct CycD3-induction pathway in Arabidopsis. **The Plant Journal**, v. 24, n. 5, p. 693-701, dez. 2000.

HAYAT, S.; IRFAN, M.; AHMAD, A. Brassinosteroids: under biotic stress. Em: HAYAT, S.; AHMAD, A. (Eds.). **Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 345-360.

KANG, Y. Y.; GUO, S. R. Role of brassinosteroids on horticultural crops. Em: HAYAT, S.; AHMAD, A. (Eds.). **Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone**. Dordrecht: Springer Netherlands, 2011. p. 269-288.

LACERDA, E. G.; SANCHES, L. F. J.; QUEIROZ, J. O.; SILVA, C. P.; MENDONÇA, M. A.; MORAIS, J. U. G. Efeito do bioestimulante no desenvolvimento de mudas de maracajueiro (*Passiflora alata*) em condições de canteiro. **Revista Agraria Academica**, v. 3, n. 2, p. 71-80, mar. 2020.

LI, S.; ZHENG, H.; LIN, L.; WANG, F.; SUI, N. Roles of brassinosteroids in plant growth and abiotic stress response. **Plant Growth Regulation**, v. 93, n. 1, p. 29-38, jan. 2021.

MELO, M. P. D.; CRISPIM, B. A.; VIANA, L. F.; Lima, N. A.; Melo, E. S. P.; NASCIMENTO, V. A.; BARUFATTI, A. Effects of local land use on riparian vegetation, water quality, and in situ toxicity. **Ambiente e Água - An Interdisciplinary Journal of Applied Science**, v. 17, n. 6, p. 1-17, nov. 2022.

MOURA, P. J. R.; SILVA, D. A.; MONTEIRO, V. F. C.; BRAZ, F. S. Levantamento florístico qualitativo em fragmento de Floresta Estacional Semidecidual ripária em Pouso Alegre-MG. **Research, Society and Development**, v. 11, n. 4, p. e32711427545, 20 mar. 2022.

MANGHWAR, H.; HUSSAIN, A.; ALI, Q.; LIU, F. Brassinosteroids (BRs) Role in Plant Development and Coping with Different Stresses. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 23, n. 3, p. 1012, jan. 2022.

NASCIMENTO, M. C.; VENDRUSCOLO, J.; CAVALHEIRO, W. C. S.; TRONCO, K. M. Q. Qualidade de zonas ripárias em processo de recuperação no município de Rolim de Moura, Amazônia Ocidental, Brasil. **Revista Brasileira de Ciências da Amazônia**, v. 9, n. 4, p. 39-52, dez. 2020.

NUNES, S.; GASTAUER, M.; CAVALCANTE, R. B.L.; RAMOS, S. J.; JUNIOR, C. F. C.; SILVA, D.; RODRIGUES, R. R.; SALOMÃO, R.; OLIVEIRA, M.; SOUZA-FILHO, P. W.M.; SIQUEIRA, J. O. Challenges and opportunities for large-scale reforestation in the Eastern Amazon using native species. **Forest Ecology and Management**, v. 466, p. 118120, jun. 2020.

RODRIGUES, R. R.; GANDOLFI, S.; NAVE, A. G.; ARONSON, J.; BARRETO, T. E., VIDAL, C. Y., BRANCALION, P. H. S. Large-scale ecological restoration of high-diversity tropical forests in SE Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 261, n. 10, p. 1605-1613, mai. 2011.

SILVA, W. R.; ZANIRATTO, C. P.; FERREIRA, J. O. V.; RIGACCI, E. D. B.; OLIVEIRA, J. F.; MORANDI, M. E. F.; KILLING, J. G.; NEMES, L. G.; ABREU, L. B. Inducing seed dispersal by generalist frugivores: A new technique to overcome dispersal limitation in restoration. **Journal of Applied Ecology**, v. 57, n. 12, p. 2340-2348, dez. 2020.

SARAIVA, V. D. C.; ALMEIDA, B. M. D.; GOMES, D. R. A.; ARAÚJO, M. S.; FREITAS, W. L. S.; CRUZ, E. R. Avaliação da fertilidade do solo e a supressão da mata ciliar de uma área do rio Parnaíba: impactos ambientais em uma perspectiva educacional. **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 6, p. 41061-41077, jun. 2020.

SILVA, J. B. DA; ESPÍNDOLA, J. S.; ESPÍNDOLA, T. K. A. Brassinosteróides: caracterização e influência sobre o crescimento e desenvolvimento de plantas. **Revista Campo Digital**, v. 16, out. 2021.

YUAN, G. F.; JIA, C. G.; LI, Z.; SUN, B.; ZHANG, L. P.; LIU, N.; WANG, Q. M. Effect of brassinosteroids on drought resistance and abscisic acid concentration in tomato under water stress. **Scientia Horticulturae**, v. 126, n. 2, p. 103-108, set. 2010.

4 ANEXO

Croqui do delineamento experimental.

A	T0	T2	T1	T4	T3
B	T3	T4	T2	T0	T1
C	T4	T2	T0	T1	T3
D	T3	T0	T4	T2	T1

50%

A	T1	T3	T2	T4	T0
B	T0	T2	T4	T1	T3
C	T4	T3	T1	T0	T2
D	T2	T4	T0	T3	T1

35%

A	T3	T4	T2	T1	T0
B	T4	T1	T3	T0	T2
C	T0	T1	T2	T4	T3
D	T3	T2	T0	T1	T4

Pleno sol

Este capítulo está formatado nas normas da revista *Physiologia Plantarum*, disponível em:
<https://physiologiaplantarum.org/instructions-for-manuscrip/>

Artigo

**A APLICAÇÃO DO HORMÔNIO 24-EPIBRASSINOLÍDEO PROMOVE O
DESENVOLVIMENTO E CRESCIMENTO DE MUDAS DE *Genipa americana* L.
SOB DIFERENTES NÍVEIS DE SOMBREAMENTO**

A aplicação do hormônio 24-epibrassinolídeo promove o desenvolvimento e crescimento de mudas de *Genipa americana* L. sob diferentes níveis de sombreamento

Resumo

A luminosidade e hormônios são fatores que influenciam o crescimento e desenvolvimento de plantas. O objetivo deste estudo foi observar o efeito de diferentes concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo associado a diferentes níveis de sombreamento no desenvolvimento das mudas de *Genipa americana* L. As mudas foram condicionadas em três condições de sombreamento: 50%, 35% e pleno sol. Sendo submetidas a cinco concentrações de 0, 10, 20, 30 e 40 nM do hormônio 24-epibrassinolídeo, num arranjo experimental em blocos casualizados, com quatro blocos e cinco tratamentos. Com a coleta dos parâmetros de altura, diâmetro do caule e número de folhas. Realizamos as análises estatísticas utilizando o software R, gerando um Modelo Linear Generalizado (GLM), sendo feita análise de variância nos resultados dos parâmetros bioquímicos, com comparação de médias pelo teste de Tukey e para comparação dos dados ambientais e fisiológicos, uma análise de componentes principais (PCA) e avaliamos a significância utilizando o teste envfit (pacote vegan). Encontramos que o sombreamento de 35%, proporcionou as melhores respostas para todos os parâmetros de crescimento. Em relação ao hormônio, seu efeito sobre os parâmetros de crescimento apresentou efeitos positivos em baixas dosagens ou no controle (ausência de hormônio). As menores concentrações do hormônio proporcionaram os maiores teores nos parâmetros bioquímicos, sob condições de pleno sol e 50% de sombreamento. Desta forma, é possível promover o crescimento e desenvolvimento de plantas robustas com a combinação de sombreamentos e concentrações de hormônio, levando em consideração que os fatores ambientais e fisiológicos desempenham um papel importante na produção de mudas.

1-Introdução

O crescimento de plantas é um processo complexo que depende de fatores endógenos, onde se destacam fatores genéticos, fisiológicos e hormônios (Nemhauser, 2008; Alabadí e Blázquez, 2009) e fatores ambientais como a luz (Alabadí e Blázquez, 2009). A luz fornece energia para importantes processos responsáveis para o desenvolvimento da planta, tais como a fotossíntese, síntese de metabólitos, a expansão das folhas, o movimento dos estômatos e alongamento do caule (Stefanello et al., 2023).

A luz ou radiação solar contribui para o desenvolvimento e regula o estabelecimento de plântulas nos mais diversos ambientes (Lenhard et al., 2013; Alencar e Araujo, 1980; Oguchi et al., 2003; Brandani, 2015). Este fator ambiental pode influir de três formas: De forma direcional, orientando o crescimento em direção ao local onde a fotossíntese for mais eficiente (Alabadí e Blázquez, 2009), oferecendo informações da presença de vizinhos promovendo a síndrome de evitação de sombra (Lorrain et al., 2008) e também age desencadeando certas transições no desenvolvimento, como ocorre na mudança entre escoto e fotomorfogênese, quando a luz, por exemplo, inibe o crescimento do hipocótilo (Chen et al., 2004).

As plantas possuem fotorreceptores, como os fitocromos que percebem as condições do ambiente, e em condições de baixa disponibilidade de luz, o vegetal de modo a evitar a sombra faz a alocação de seus recursos a fim de aumentar o crescimento, efetivando a captação de luz e esse efeito em plantas dicotiledôneas é respondido com a redução no desenvolvimento foliar e o destaque da dominância apical (Morelli e Ruberti, 2002). Esse comportamento é uma adaptação à sombra, as plantas quando crescem em condição de sombreamento tendem a aumentar sua área foliar a fim de captar a maior quantidade de luz possível e quando crescem em condições de alta intensidade de luz, diminuem a expansão das suas áreas foliares a fim de interceptar menos iluminação e assim limitar possíveis danos ao fotossistema da planta (Formisano et al., 2022).

Além dos estímulos ambientais, os hormônios vegetais têm um papel crucial nas respostas de crescimento das plantas (Nemhauser, 2008). Dentre eles, os brassinosteróides que se destacam por promoverem a divisão e expansão celular, favorecendo o crescimento das plantas (Zhang et al., 2021). Mas o efeito deste hormônio em plantas tropicais amazônicas é pouco conhecido, principalmente quando precisamos acelerar o processo de restauração amazônica.

Os brassinosteróides, são hormônios vegetais da categoria dos esteroides, que exercem diversas funções vitais nas plantas, tais como o desenvolvimento e crescimento das plantas (Vukašinović et al., 2021). Estão presentes nas flores, folhas e raízes, em pequenas quantidades e em concentrações maiores no pólen, sementes e frutos. Destacam-se duas formas particularmente ativas desses compostos: o brassinolídeo e seu precursor imediato, a castasterona (Taiz et al., 2017).

Os esteroides, como os brassinosteróides, apresentam respostas mais imediatas, mesmo em concentrações baixas, em relação a outros hormônios. Isso ocorre devido às suas propriedades lipofílicas, que permitem que esses esteroides atravessem facilmente a

membrana celular. Dessa forma, atuam diretamente no nível do gene nuclear (Marcinkowska e Wiedlocha, 2002). Esse hormônio desempenha um papel crucial nos processos fisiológicos de resposta ao estresse biótico e abiótico, os brassinosteróides também interagem com outros reguladores do crescimento vegetal para ajustar o crescimento e melhorar o desempenho geral da planta (Trevisan et al., 2020).

Os brassinosteróides endogenamente são presentes em quantidades baixas nos vegetais, mas possuem concentrados maiores nos tecidos de crescimento jovens (Bajguz, 2011). Mais de 50 formas de brassinosteróides foram identificadas em várias fontes vegetais, mas o brassinolídeo e a castasterona se destacam devido à sua ampla distribuição e alta atividade biológica (Bajguz e Tretyan, 2003).

Os hormônios brassinosteróides desempenham um papel complexo no crescimento radicular, podendo agir para estimular ou inibir o crescimento dependendo da concentração utilizada (Haubrick e Assmann, 2006). No entanto, é importante observar que altas concentrações de brassinosteróides podem ter efeitos adversos, chegando a ser letais para processos como germinação e crescimento da planta (Hayat et al., 2011).

Em suma, os brassinosteróides desempenham um papel multifacetado no crescimento, desenvolvimento e adaptação das plantas, influenciando uma variedade de processos fisiológicos e interagindo com outros hormônios vegetais (Nolan et al., 2020), bem como diferentes formas de sombreamento podem provocar diferentes respostas morfofisiológicas nas plantas, uma vez que atuam nas reações fotoquímicas e bioquímicas da fotossíntese dos vegetais (Lisboa et al., 2019).

Levando em consideração a influência dos brassinosteróides nos processos fisiológicos de crescimento e desenvolvimento e as diferentes respostas das plantas às condições de sombreamento, o presente estudo teve como objetivo investigar como diferentes concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo, combinadas com níveis variados de sombreamento, afetam o desenvolvimento das mudas de jenipapo (*Genipa americana* L.).

2-Materiais e Métodos

Conduzimos o experimento na Universidade Federal do Pará, Campus Universitário de Altamira-PA, cujas coordenadas geográficas de referências são: Latitude 3°12'45''N Longitude 52°12'47''W, altitude de 102 m em relação ao nível do mar. O clima da região segundo a classificação de Köppen é tropical quente e úmido do tipo Am e Aw, com

temperatura média anual acima de 26 °C e precipitação anual de 2.100 mm (Alvares et al., 2013).

Utilizamos 300 mudas de jenipapo (*G. americana*) com idade de 3 meses. Essas plântulas foram produzidas e doadas pelo Centro de estudos ambientais (CEA) da Norte Energia, localizado na cidade de Vitória do Xingu/PA. O substrato utilizado neste experimento foi composto pela padronização dos seguintes componentes: 03 sacos (96 kg) de fibra de coco; 12 kg de solo de barranco; 1,5 de yoorin fertilizante fosfatado; 1 kg de pó de osso; 2 kg de NPK (4-14-8); 1,5 kg de torta de mamona; 2 sacos (60 kg) de torta e cacau; 1,5 kg do fertilizante osmocote (14-14-14); 3 kg de calcário; 15 kg de serragem; e 90 L de água, sendo o substrato devidamente usado para o preenchimento de 300 sacos pretos nas dimensões de 25x35cm.

Realizamos o experimento em viveiros com três condições de sombreamentos: sombrite 50%, 35% e pleno sol. Sendo cada planta considerada uma unidade experimental. Aplicamos cinco concentrações (0, 10, 20, 30 e 40 nM) do hormônio 24-epibrasinolídeo (peso molecular 480.68 g/mol, fórmula $C_{28}H_{48}O_{60}$, fabricante PhytoTech LABS) no horário das 7h da manhã. Utilizamos um pulverizador costal de pressão constante, munido de uma lança de pulverização, contendo ponta única tipo leque. Após a aplicação as plantas permaneceram protegidas da chuva durante 24 horas, para evitar possível perda do hormônio pela lavagem da calda aplicada.

O experimento foi conduzido em delineamento em blocos casualizados, com cinco repetições e quatro blocos totalizando cinco tratamentos em cada sombreamento, a fim de garantir que as comparações entre os diferentes tratamentos de concentrações do hormônio e os diferentes níveis de sombreamento sejam os mais precisos possíveis e que a variabilidade externa seja controlada, para reduzir possíveis impactos não controlados, tais como a luz e outras condições ambientais que possam a vir variar dentro dos blocos.

Coletamos dados aos 30, 60, 90, 120 e 150 dias após a aplicação (DAA) dos tratamentos, com a mensuração da estatura da planta (cm) e o diâmetro do caule (mm) por medições diretas com régua graduada e paquímetro universal em aço inox (150 mm/6", $\pm 0,05$ mm de precisão, Digimess, Brasil) e contagem de número de folhas.

Realizamos as análises estatísticas usando o software estatístico R, gerando um Modelo linear generalizado (GLM), de modo a observar como as variáveis dependentes (altura, diâmetro e número de folhas) são afetadas pelas variáveis independentes (dosagem e sombreamento). Desta forma, se espera criar modelos das relações entre as variáveis,

considerando diferentes categorias de distribuição dos dados e a relação entre a média e a variância.

Para obtenção dos teores de carboidratos solúveis totais, sacarose e aminoácidos solúveis totais foram destacados das mudas de jenipapo as folhas e raízes, esse material vegetal foi posto a secar em estufa de circulação forçada de ar a 65 ± 2 oC até que as amostras obtivessem peso constante. As análises bioquímicas foram realizadas no Laboratório de Estudo da Biodiversidade em Plantas Superiores (EBPS), localizado na Universidade Federal Rural da Amazônia (UFRA), Belém, Pará. Para tanto, foram determinados os teores de Aminoácidos solúveis totais (Bradford, 1976); Carboidratos Solúveis Totais (Dubois et al., 1956) e Sacarose (Van Handel et al., 1968).

E posteriormente sendo feita análise de variância nos resultados e quando ocorreu diferença significativa, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ao nível de 5 % de significância, sendo as análises estatísticas realizadas pelo programa software AgroEstat (Barbosa e Maldonado Júnior, 2015).

Foram coletados com o aparelho porômetro Li-cor Modelo LI-1600 os dados fisiológicos de transpiração, resistência estomática, fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e temperatura da folha, que foram mensurados sempre pela manhã no horário de 9-11h, a cada 15 dias durante os dias ensolarados. Adicionalmente, com o uso dos aparelhos Luxímetro digital medidor iluminação Meter-30 e Termo-higrômetro digital temperatura e umidade Incoterm, medimos dados ambientais de temperatura, umidade e luminosidade que foram mensurados 3 vezes por semana no horário das 14-15h, nos meses de março a novembro de 2023.

Para comparar os dados ambientais (luminosidade, umidade e temperatura) e fisiológicos (fisiológicos de transpiração, resistência estomática, fluxo de fótons fotossinteticamente ativos e temperatura da folha) realizamos uma análise de componentes principais (PCA) e avaliamos a significância utilizando o teste envfit (pacote vegan (Oksanen et al., 2022)).

3-Resultados

3.1-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre crescimento em diâmetro, altura e número de folhas de plântulas de jenipapo.

Ao analisarmos os efeitos do sombreamento sobre as variáveis analisadas observamos que as plantas tiveram maiores médias de diâmetro (média de 12,12 mm) e altura (média de 35,3 cm) sob o sombreamento moderado (35% de sombreamento%). Já para o número de

folhas, o tratamento pleno sol (0% de sombreamento) teve maior média (12,2 folhas), porém não foi significativamente diferente do tratamento 35% de sombreamento (Tabela 1; Figura 1).

Tabela 01: Parâmetros de crescimento sob diferentes condições de sombreamento

Parâmetros	Sombreamento	Média	Desvio padrão	Mediana	Intervalo de valores
Diâmetro (mm)	S0	11,59	0,244	13	2 - 28
	S35	12,12	0,244	14	3 - 30
	S50	9,35	0,244	11	2 - 27
Altura (cm)	S0	30,1	0,777	40	5 - 65
	S35	35,3	0,785	55	10 - 100
	S50	29,5	0,780	45	5 - 85
Número de folhas	S0	12,2	0,195	10	0 - 45
	S35	11,7	0,189	11	0 - 40
	S50	10,4	0,174	8	0 - 35

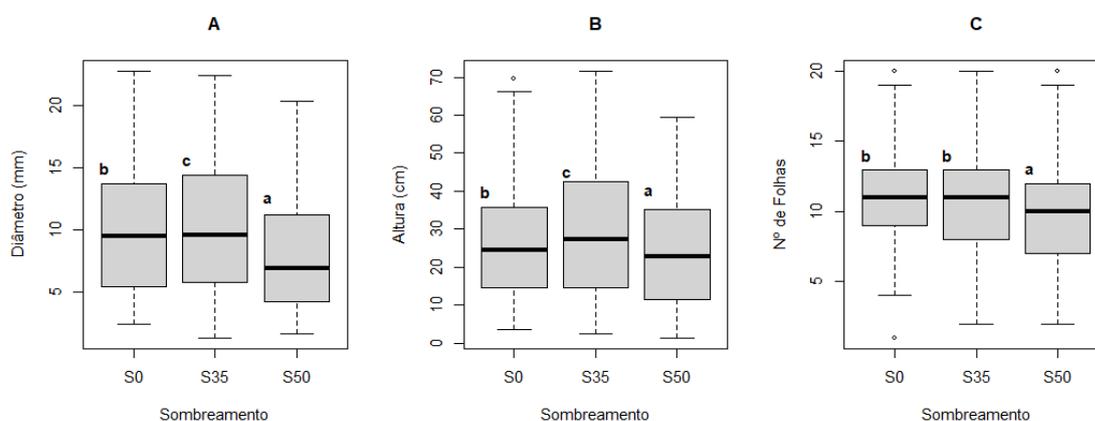


Figura 01. Efeitos do sombreamento sobre as variáveis estudadas. A = Diâmetro vs. Sombreamento; B = Altura vs. Sombreamento; C= Número de Folhas vs. Sombreamento. Letras diferentes representam diferença estatística significativa (nível de significância de 95% e a probabilidade de erro de 5%).

Quanto ao efeito dos brassinosteróides, o diâmetro e altura tiveram maiores médias em baixas dosagens ou no controle (ausência de hormônio). O número de folhas teve maior média a 30nM de 24-epibrassinolídeo, porém a dosagem controle também foi alta e não houve diferença estatística entre esses dois tratamentos.

Tabela 02: Influência das diferentes concentrações do hormônio sob os parâmetros de crescimento

Parâmetros	Concentrações	Média	Desvio padrão	Mediana	Intervalo de valores
Diâmetro (mm)	0 nM	11,6	0,315	12	7 - 22
	10 nM	11,2	0,316	12	7 - 22
	20 nM	10,8	0,315	11	6 - 22
	30 nM	10,7	0,315	12	7 - 22
	40 nM	10,8	0,315	11	6 - 22
Altura (cm)	0 nM	32,2	1,07	40	20 - 75
	10 nM	33,9	1,07	40	20 - 75
	20 nM	30,1	1,07	35	15 - 70
	30 nM	30,5	1,07	40	20 - 75
	40 nM	31,4	1,07	35	15 - 75
Número de folhas	0 nM	11,4	0,209	10	0 - 45
	10 nM	10,5	0,205	8	0 - 30
	20 nM	10,7	0,206	9	0 - 35
	30 nM	11,9	0,211	11	0 - 40
	40 nM	10,6	0,206	8	0 - 35

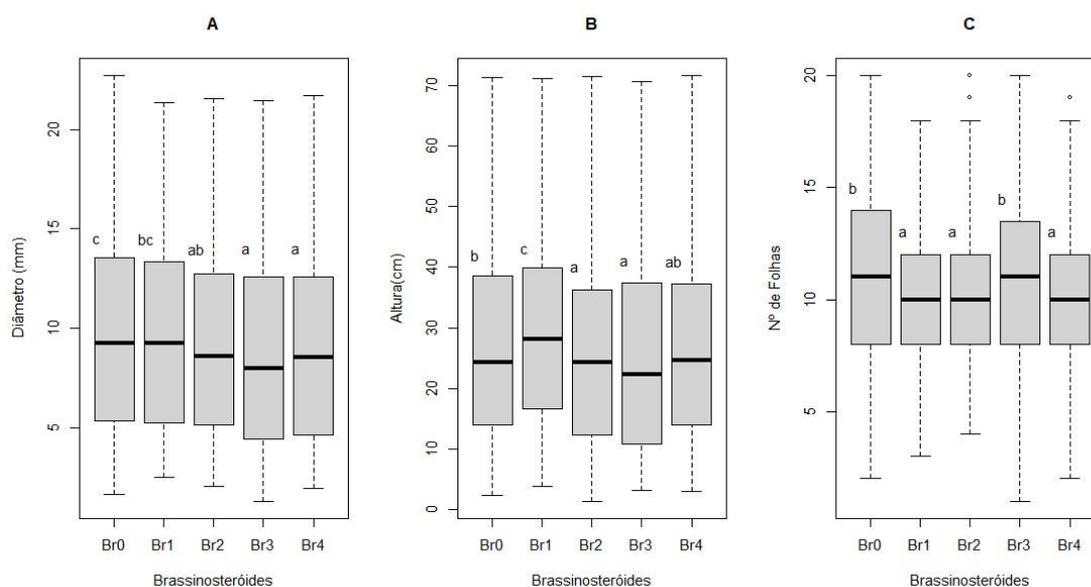


Figura 02. Efeitos das dosagens de brassinosteróide sobre as variáveis estudadas. A = Diâmetro vs. Brassinosteróides; B = Altura vs. Brassinosteróides; C= Número de Folhas vs. Brassinosteróides. Letras diferentes representam diferença estatística significativa (nível de significância de 95% e a probabilidade de erro de 5%).

3.2-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre variáveis bioquímicas de plântulas de jenipapo.

As concentrações de hormônio influenciam de forma variada os teores de carboidratos solúveis totais nas folhas e raízes (figura 03 A e B), com respostas que dependem do nível de sombreamento. De forma geral, menores concentrações do hormônio tendem a aumentar os teores de carboidratos solúveis (10 e 20 nM de 24-epibrassinolídeo), em contrapartida, concentrações mais altas tendem a diminuir a concentração de carboidratos.

Nas folhas, as maiores concentrações são vistas na condição 50%, principalmente nas concentrações de 10 e 20 nM de 24-epibrassinolídeo e nas raízes sob a condição de pleno sol, na menor concentração do hormônio (10 nM). Usando os teores de carboidratos solúveis totais do tratamento controle, se observa nas folhas um efeito negativo do hormônio, uma vez que ocorre uma queda de valores a pleno sol em quase todas as concentrações, mas com aumento dos teores de carboidratos a 50% a 10 e 20 nM, e o sombreamento de 35% apresentando valores intermediários. Mas nas raízes, na menor concentração do hormônio, ocorre um drástico aumento dos teores de carboidratos sob o pleno sol (10 nM) e depois diminuem progressivamente.

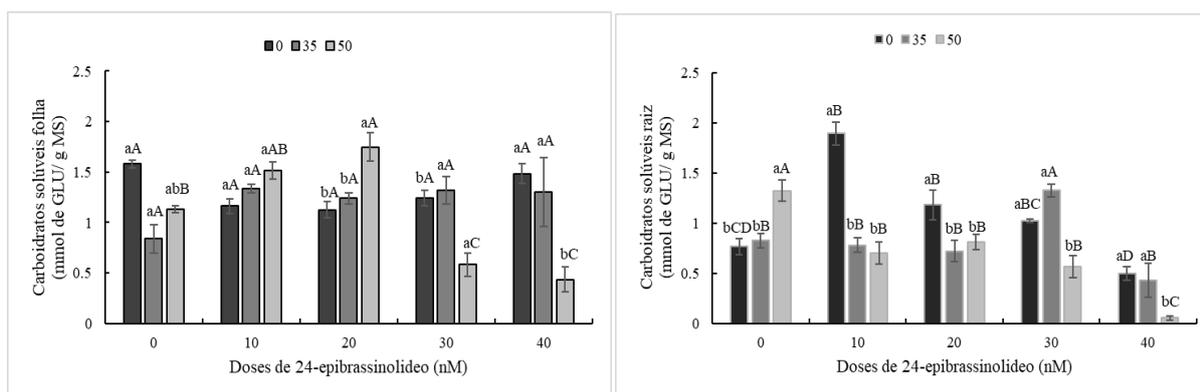


Figura 03. A) Carboidratos solúveis nas folhas e B) Carboidratos solúveis nas raízes de jenipapo. As letras minúsculas indicam diferenças estatísticas significativas entre os níveis de sombreamento (0%, 35%, 50%) para a mesma dose de 24-epibrassinolídeo. As letras maiúsculas indicam diferenças estatísticas significativas entre as doses de 24-epibrassinolídeo (0, 10, 20, 30, 40 nM) para o mesmo nível de sombreamento. Diferenças significativas entre as médias foram testadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

A aplicação do hormônio teve um efeito positivo na concentração dos teores de sacarose nas folhas das plantas (figura 04 A), submetidas a 50% de sombreamento, com aumento dos teores de sacarose conforme o aumento das concentrações do hormônio, com seu ápice a 20 nM de 24-epibrassinolídeo. No entanto, o hormônio teve um efeito negativo nos teores de sacarose nas plantas submetidas a 35% de sombreamento, ocorrendo uma queda de valores em quase todas as concentrações do hormônio, enquanto sob o pleno sol os maiores teores de sacarose foram obtidos nas maiores concentrações do hormônio, com menores teores na concentração a 20 nM.

Os maiores teores de sacarose nas raízes (figura 04 B) foram observados na concentração de 10 nM e 40 nM de 24-epibrassinolídeo sob a condição de pleno sol. No sombreamento intermediária o aumento das concentrações de hormônio, de forma geral, apresentou a tendência de reduzir os teores de sacarose em todas as concentrações do hormônio.

Em concentrações mais baixas do hormônio, ocorreu um maior acúmulo de sacarose tanto nas folhas quanto nas raízes. À medida que a concentração do hormônio aumenta, notamos diferenças nos teores de sacarose com sua diminuição sob diferentes níveis de sombreamento. Sendo as plantas nas condições de 50% de sombreamento com menores teores de acumulação de sacarose nas raízes, quando comparados com as folhas, e o nível intermediário de 35%, tendendo a reduzir a acumulação de sacarose em ambos os órgãos, exceto no tratamento controle.

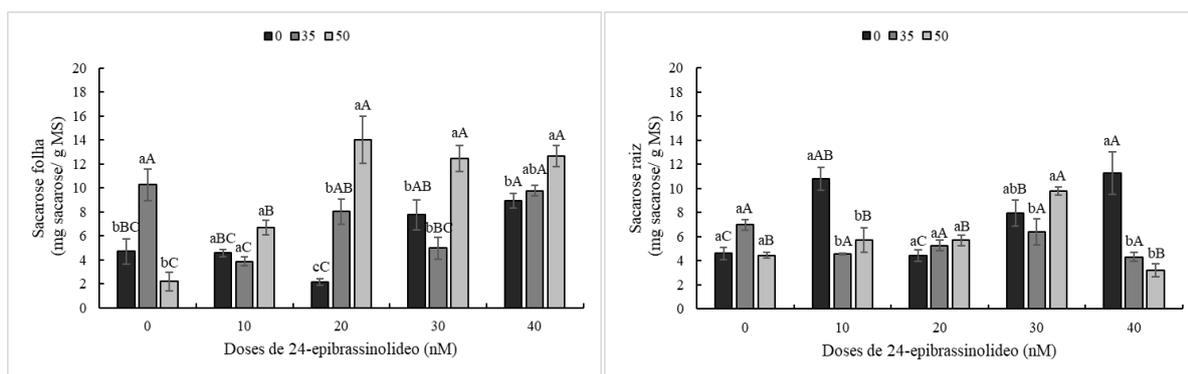


Figura 04. A) Sacarose nas folhas e B) Sacarose nas raízes de jenipapo. As letras minúsculas indicam diferenças estatísticas significativas entre os níveis de sombreamento (0%, 35%, 50%) para a mesma dose de 24-epibrassinolídeo. As letras maiúsculas indicam diferenças estatísticas significativas entre as doses de 24-epibrassinolídeo (0, 10, 20, 30, 40 nM) para o mesmo nível de sombreamento. Diferenças significativas entre as médias foram testadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Na figura 05 A, observamos os teores de aminoácidos solúveis totais na folha aumentam com as concentrações do hormônio, com destaque aos acréscimos nas concentrações de 10 e 20 nM de 24-epibrassinolídeo. É possível observar que o sombreamento intermediário frequentemente apresenta menores concentrações de aminoácidos, com exceção na maior concentração do hormônio (40 nM).

Nos aminoácidos solúveis totais presentes nas raízes (figura 05 B), os sombreamentos possuem um efeito variável nos teores de aminoácidos, com 35% de sombreamento geralmente apresentando concentrações mais altas, tais como no tratamento sem aplicação de hormônio e nas concentrações de 10 e 20 nM de 24-epibrassinolídeo, e a 40 nM sob o pleno sol.

Em suma, o hormônio 24-epibrassinolídeo apresenta respostas positivas na acumulação de aminoácidos solúveis totais de folhas e raízes, com variações dependentes dos sombreamentos. Nas folhas, as concentrações intermediárias do hormônio (10 e 20 nM) apresentam mais acúmulo de aminoácidos e nas raízes as concentrações são mais estáveis em todas as concentrações do hormônio. E em relação aos sombreamentos, sob 50% ocorre um efeito versátil, para aumentar quanto diminuir o teor de aminoácidos dependendo da concentração do hormônio, e o sombreamento de 35% que tende a diminuir as concentrações de aminoácidos nas folhas.

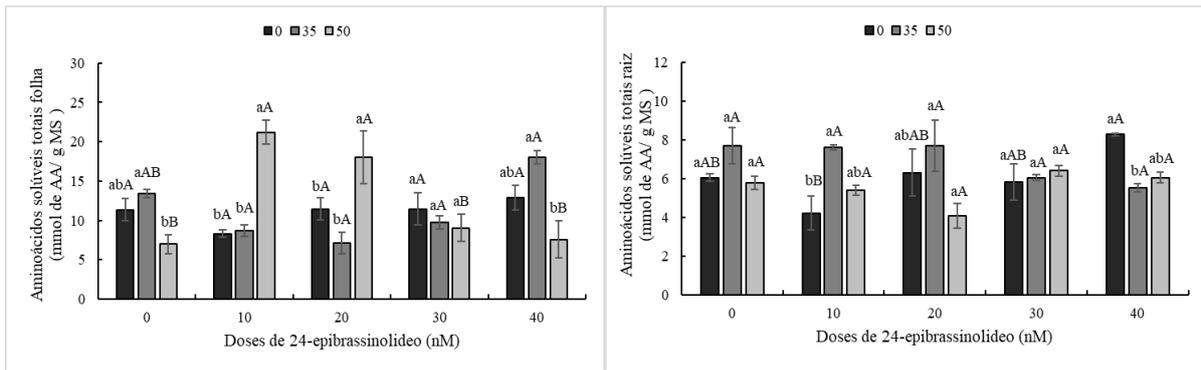


Figura 05. A) Aminoácidos solúveis totais nas folhas e B) Aminoácidos solúveis totais raízes de jenipapo. As letras minúsculas indicam diferenças estatísticas significativas entre os níveis de sombreamento (0%, 35%, 50%) para a mesma dose de 24-epibrassinolídeo. As letras maiúsculas indicam diferenças estatísticas significativas entre as doses de 24-epibrassinolídeo (0, 10, 20, 30, 40 nM) para o mesmo nível de sombreamento. Diferenças significativas entre as médias foram testadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

3.3-Relação entre variáveis ambientais e fisiológicos de plântulas de jenipapo.

A análise de componentes principais (PCA) nos mostra como as variáveis fotossintéticas em vermelho são afetadas pelas variáveis ambientais em azul (figura 06). Os componentes PC1 e PC2 acumularam aproximadamente 75% da variância, onde a PC1 explica 47,75% da variância, enquanto o PC2 explica mais 27,13%, o que indica que a maioria da variabilidade nos dados pode ser explicada usando apenas os dois componentes, representando a maioria das informações contidas nos dados originais.

É possível notar que a variável temperatura ambiental (temp) possui um efeito direto sobre a temperatura da folha (leaf_temp), apontando uma correlação positiva para esta relação, o que também pode ser notado pelo comprimento da seta de temperatura que é maior que a temperatura da folha, indicando a sua grande contribuição para esse componente. A luminosidade (lumi) está associada ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (quantum), a qual é a quantidade de luz disponível. A transpiração (trans) e resistência estomática (diff_res) são variáveis fotossintéticas apostas que estão negativamente correlacionadas, não guardando relação com as demais variáveis. Em relação às variáveis ambientais, a temperatura e a luminosidade se encontram na mesma direção, estando positivamente relacionadas e, em contrapartida, a umidade (umid) está oposta a estas, com o aumento da temperatura e luminosidade a umidade diminui.

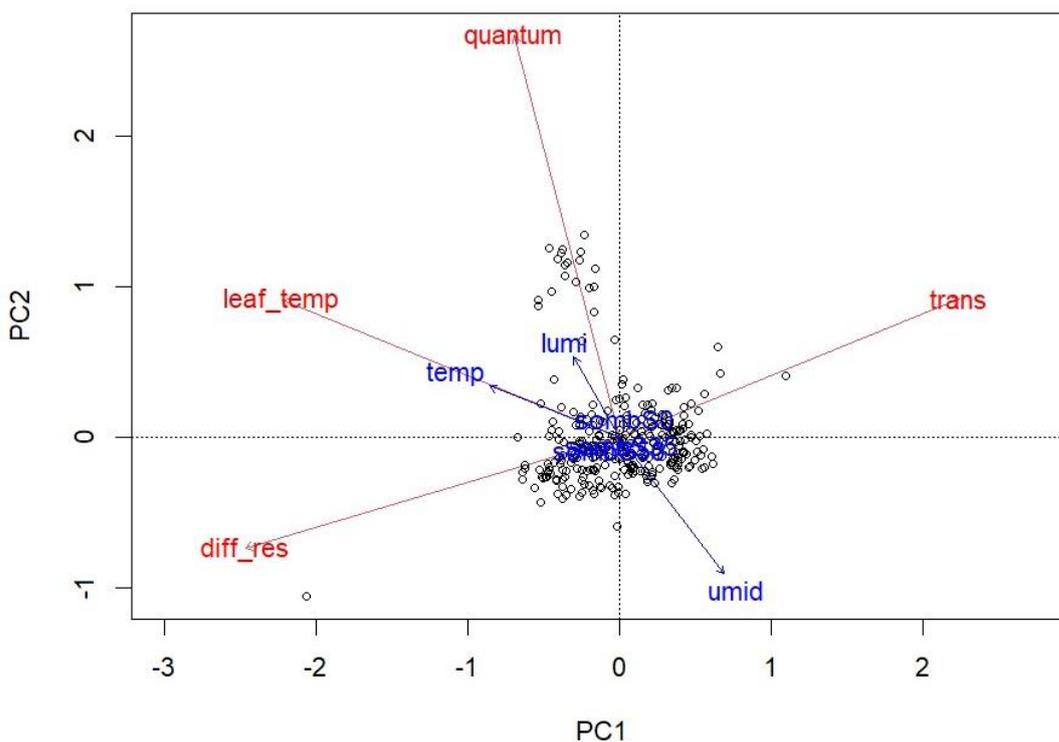


Figura 06. Análise de Componentes Principais (PCA) das variáveis ambientais e suas influências nas variáveis fotossintéticas do jenipapo. As variáveis ambientais Temp. (Temperatura), Lumi. (Luminosidade) e Umid. (Umidade) e variáveis fotossintéticas são Trans. (Transpiração), resistência estomática (Diff. Res.), Quantum (fluxo de fótons fotossinteticamente ativos) e Leaf. Temp. (Temperatura da folha).

4-Discussão

4.1-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre crescimento em diâmetro, altura e número de folhas de plântulas de jenipapo.

Neste estudo, examinamos o papel de níveis de sombreamento no desenvolvimento de plantas estimuladas em diferentes concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo. O resultado mais claro deste estudo é a significativa influência positiva do sombreamento moderado (35%) sobre os parâmetros altura, diâmetro e número de folhas. Também observamos que o aumento da dosagem hormonal teve efeito negativo no crescimento das plântulas.

A espécie estudada *G. americana* classificada como uma espécie pioneira (Assis et al., 2019), exigente em luz durante seu crescimento e desenvolvimento (Botrel et al., 2013), sendo uma planta heliófita (Lorenzi 1992). Desta forma, era esperado o melhor

desenvolvimento de uma espécie pioneira nas condições de pleno sol, onde há a maior incidência de radiação solar.

G. americana é uma espécie com uma alta capacidade de adaptação e crescimento em diferentes condições ambientais, como pleno sol e sombreamento natural ou artificial, devido a sua capacidade de alta plasticidade fenotípica (Lima et al., 2010), em estudos feitos Oliveira et al. (2023), foi observado que *G. americana* possui uma capacidade adaptativa a diferentes tipos de ambientes.

A literatura mostra que efeitos positivos do sombreamento foram encontrados por Bastos et al. (2023), com a espécie *Schizolobium parahyba* var. *amazonicum* (Huber ex Ducke) Barneby, apresentando melhor desenvolvimento sob os sombreamentos de 30% e 50%, sendo o paricá, assim como o jenipapo, considerado uma planta heliófila e com comportamento de espécie pioneira (Carvalho 2007). E em nosso estudo, observamos que, para a espécie *G. americana*, os maiores valores médios de diâmetro e número de folhas ocorreram nos níveis de sombreamento de 35% e a pleno sol, enquanto os maiores valores de altura foram registados apenas a 35% de iluminação.

Devido às condições de sombreamento, as plantas são estimuladas a fazer ajustes metabólicos, destinando carbono para o caule, ocorrendo o maior crescimento do mesmo, sendo uma estratégia devido à baixa luminescência no ambiente, desta forma crescendo a fim de interceptar radiação solar (Souza et al., 2018). O menor diâmetro do caule das mudas de jenipapo ocorreu na condição de 50% de sombreamento, provavelmente porque os fotoassimilados foram concentrados nas raízes e nas folhas, e conseqüentemente o maior acúmulo de fotoassimilados no caule (Taiz et al., 2017). Em estudo feito por Lavinsky et al. (2007), foi observado que as maiores taxas de crescimento das mudas de *G. americana* ocorreram em plantas que cresceram em condições de pleno sol e com boa disponibilidade de água.

O crescimento reduzido da altura na condição de pleno sol pode ser devido à intensa radiação que acaba provocando o fechamento dos estômatos, o que gera uma diminuição da concentração interna de CO₂ (Rego e Possamai, 2011). No entanto, nas condições de pleno sol e sob 35% de sombreamento, observou-se um aumento no número de folhas do jenipapo. Esse aumento pode estar relacionado ao maior investimento da planta em um maior número de folhas com menor área foliar, para superar os efeitos do sombreamento de 50%, onde se observou visualmente uma maior área foliar e menor número de folhas. Esse ajuste provavelmente está ligado ao aumento da atividade fotossintética da planta (Gallegos-Cedillo et al., 2021).

E podemos supor que o aumento na atividade fotossintética agiria para compensar de forma parcial uma redução da concentração interna de CO₂, favorecendo a capacidade da planta de realizar fotossíntese e, assim, contribuindo para produção de mais folhas. O parâmetro de altura é de uma suma importância, sendo ligado ao crescimento e suas chances de sobrevivência no campo, bem como o tamanho do diâmetro reflete o acúmulo de reservas, o que também favorece a sobrevivência da planta (Marana et al., 2015).

O crescimento em altura das plantas em condição de sombreamento está relacionado ao fototropismo positivo, sendo o crescimento em direção à fonte de luz de energia, a radiação solar, provocado por condições de baixa intensidade de luz, favorecendo o crescimento da planta (Nery et al., 2016).

Quando a luminosidade no ambiente é baixa as plantas tendem a aumentar sua área de superfície fotossintética para serem mais eficientes na captação de radiação e formam folhas mais claras e maiores (Bebre et al., 2020), observamos que para a espécie *G. americana* a condição de 50% de luminosidade apresentou o menor número de folhas, onde foi observado visualmente folhas maiores, certamente havendo um investimento no tamanho de área foliar para interceptação de luz. Esta é uma estratégia da planta para superar o sombreamento, oferecendo informações da presença de vizinhos e promovendo a síndrome de evitação de sombra (Lorrain et al., 2008).

As concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo influenciaram o crescimento em altura, diâmetro e número de folhas da espécie *G. americana*, principalmente nas menores concentrações, com exceção do número de folhas a 30 nM. De acordo com Ren et al. (2021), em plantas de *Eucalyptus grandis* tratadas com o hormônio, observou-se que a menor concentração (1 nM) apresentou resultados semelhantes ao controle, enquanto a concentração de 10 nM gerou uma resposta intermediária, distinta tanto do controle quanto da menor concentração. E a maior concentração (100 nM) testada resultou em valores de altura similares aos obtidos com 10 nM de 24-epibrassinolídeo.

4.2-Efeito de sombreamento e dosagem hormonal de 24-epibrassinolídeo sobre variáveis bioquímicas de plântulas de jenipapo

A influencia das concentrações do hormônio sobre os parâmetros de altura e diâmetro pode estar relacionado com a alocação de fotoassimilados, sendo assim olhamos para os carboidratos solúveis e sacarose, visto que segundo os autores Wang e Ruan (2016), o crescimento acelerado das plantas envolve mudanças na precedência da distribuição de

carboidratos solúveis para os órgãos de crescimento. Em contrapartida, os carboidratos derivados das folhas provêm base e energia para o crescimento e desenvolvimento do vegetal.

O hormônio influenciou alocação de fotoassimilados para as raízes em determinadas concentrações, em condições de diferentes disponibilidades de luz, e essa redistribuição não resultou em valores de crescimento acentuados para altura e diâmetro em virtude da aplicação do hormônio.

Desta forma, o hormônio pode estar agindo para promover alocação dos compostos de maneiras específicas, onde o sombreamento moderado (35%) promove o melhor crescimento em altura das mudas de jenipapo em virtude de uma distribuição equilibrada dos fotoassimilados para o alongamento celular, devido ao equilíbrio entre a disponibilidade de luz recebida e a eficiência na utilização de fotoassimilados, e os maiores valores diâmetros a pleno sol e a 35% se devem alocação fotoassimilados para o crescimento lateral, com acúmulo no caule das plantas.

Em relação ao parâmetro de número de folhas de jenipapo, de forma isolada, sem levar em consideração os sombreamentos, as plantas que receberam a concentração de 30 nM de 24-epibrassinolídeo apresentaram maior número de folhas, assim como as plantas do tratamento controle, mas ao observamos a questão de sombreamentos e concentrações de hormônio, notamos a interação entre ambos, para os sombreamentos de 35% e 50%, ambos para concentração de 30 nM.

As altas concentrações de brassinosteróides podem apresentar efeitos negativos, podendo ser letais para processos como germinação e crescimento da planta (Hayat et al., 2011), concentrações superiores 0,01 mM de brassinosteróide inibem o crescimento e alongamento de hipocótilos em plantas de *Arabidopsis* (Tanaka et al., 2003).

Na espécie *Arabidopsis thaliana* concentrações muito baixas de brassinosteróides promovem o crescimento radicular, já as concentrações altas de brassinosteróides (0,04 nM) inibem o crescimento da raiz (González-García et al., 2011).

Conforme os autores Fridman e Savaldi (2013), o crescimento em altura pode ser estimulado devido à influência dos brassinosteróides na replicação e no alongamento celular, além dos brassinosteróides aumentarem os teores de clorofila a e b, aumentando a biossíntese das enzimas responsáveis pela clorofila, e aumentando a proteção do aparato fotossintético, bem como melhorando a eficiência do Clico de Calvin da fotossíntese (Ribeiro et al., 2023; Siddiqui et al., 2018), o que possibilita o crescimento e desenvolvimento das plantas.

Nessa perspectiva, De Oliveira et al. (2019) observaram que a aplicação de brassinosteróides melhorou a biossíntese de pigmentos. De acordo com Sheikhi et al. (2023),

aplicação 24-epibrassinolídeo aumenta o conteúdo de clorofila e carotenoides, observando o aumento de pigmentos nas concentrações 4 e 8 μM de 24-epibrassinolídeo.

Em estudo realizado por Ono et al. (2000) foi observado que aplicação dos hormônios giberelinas e brassinosteróides aumentaram a taxa de crescimento do caule da espécie *Tabebuia alba*, que se dá pela estimulação da enzima xiloglucana endotransglucosilase.

Durante a fase de crescimento vegetativo do vegetal a maioria dos carboidratos são transportados para folhas jovens e raízes (Roitsch et al., 2003), e quanto o crescimento da planta torna-se mais ativo ficando intenso o metabolismo de carboidratos, e consequentemente o incremento da sacarose, por meio da produção de carboidratos (Borba et al., 2005).

As maiores concentrações de carboidratos solúveis foram encontradas nas folhas de jenipapo, quando se comparado aos teores presentes nas raízes. As folhas maduras fotossinteticamente ativas produzem como resultado excedentes de carboidratos mais que necessários para manutenção do metabolismo e crescimento do vegetal, e esse excedente é exportado na forma de sacarose para várias partes da planta fotossinteticamente ativos ou inativos (Souza et al., 2013). As plantas de jenipapo cresceram mais em altura sob condição de sombreamento moderado (35%), o que pode ser devido à eficiência na utilização de carboidratos solúveis disponíveis.

Apesar de os teores de carboidratos solúveis não serem muito expressivos sob esse nível de sombreamento de 35%, os carboidratos são a fonte primária de energia gerada pela fotossíntese, e essa energia armazenada provê o crescimento da planta, processos metabólicos e ajuda as plantas a responderem a estresses ambientais (Khornti, 2023). Os maiores diâmetros foram registrados também no sombreamento de 35%, e na condição de pleno sol, e podemos aferir que a disponibilidade de luz nesses ambientes propiciou a síntese de carboidratos, o que por conseguinte resultou em um maior acúmulo no caule, o que é importante para a planta, pois o armazenamento de carboidratos no caule e raízes melhoram a sobrevivência da planta em condições de sombra (Myers e Kitajima, 2007).

Desta forma, as concentrações menores afetaram positivamente a distribuição de carboidratos nas folhas e raízes, com impacto das menores concentrações do hormônio ou controle (ausência de hormônio) diretamente nos parâmetros de altura, diâmetro e número de folhas, sendo a disponibilidade de luz com um papel fundamental nos parâmetros de crescimento e nos teores de carboidratos.

Os autores Baber et al. (2014), observaram que a maior exposição solar aumentou a concentração de carboidratos em folhas nas espécies *Quercus virginiana* e *Quercus*

hemisphaeric, com menor concentração nas folhas em condição de sombra, devido menores taxas de liquidas de fotossíntese.

As plantas de diferentes grupos ecológicos podem apresentar concentrações diferentes de determinados compostos o que pode estar relacionada capacidades intrínsecas da planta e a respostas fisiológicas de cada indivíduo, a espécie pioneira em estudo apresentou menores teores de carboidratos alocados nas raízes e maiores nas folhas.

Os autores Firmino et al. (2021), observaram que a espécie tolerante a sombra *Machaerium brasilienses* em condição de sombreamento apresentou maior concentração de carboidratos totais em suas raízes, o que pode ser devido as espécies que possuem tolerância a condições de sombra destinarem mais alocação de carboidratos para fins de armazenamento do que espécies pioneiras (Piper et al., 2009).

Em meios sombreados ocorre uma maior concentração de luz vermelha que induz a planta a uma maior alocação de recursos para fins de crescimento da altura, de forma a aumentar a captação de luz (Park e Runkle, 2017), para o jenipapo o meio mais sombreado refletiu em plantas com menores valores de altura, diâmetro e número de folhas. Desta forma, a concentração de carboidratos armazenados é importante para as plantas que crescem em ambientes sombreados, pois possibilita a sobrevivência destas em condições de sombreamento (Poorter e Kitajima, 2007).

A concentração de brassinosteróide não é afetado pela luz, no entanto, os brassinosteróide estão envolvidos na regulação dos componentes da sinalização luminosa (Siddiqui et al., 2018), regulando o processo de fotomorfogênese o qual regula o crescimento e desenvolvimento das plantas em resposta a sinais de luz (Han et al., 2007). Como mencionado anteriormente, houve a redução de teores de carboidratos sobre determinadas concentrações de hormônio em níveis diferentes de sombreamento, mas certas concentrações do hormônio estimularam a concentração de carboidratos, como nas raízes a pleno sol na condição de 10 nM de 24-epibrassinolídeo e nas folhas a 10 nM e 20 nM de 24-epibrassinolídeo na condição de 50% de sombreamento.

A concentração do brassinosteróide 10^{-6} M de 28-homobrassinolide proporcionou aumento do acúmulo de carboidratos na espécie *Satureja khuzestanica* (Eskandari et al., 2013), bem como a aplicação do análogo de brassinosteróide Biobras-16® na concentração de 0,05 mg L⁻¹ estimulou a concentração de carboidratos solúveis nas folhas de *Phaseolus vulgaris* L (Martínez-González et al., 2018). Ambas as concentrações de brassinosteróides influenciam no aumento dos teores de carboidratos nas plantas estudadas, concentrações estas

maiores que as testadas no presente trabalho. Desta forma, podemos aferir que mesmo concentrações pequenas estimulam a concentração de carboidratos solúveis.

As condições de sombreamento e luz influenciam nos teores de sacarose presente nas mudas de jenipapo. As plantas em condições de sombreamento ou pouca luz, após serem expostas à luz, iniciam a fotossíntese, com a produção de sacarose que é transportada para a raiz, sendo essencial para fins de fornecer energia e nutrientes necessários ao crescimento e desenvolvimento da planta (Kircher e Schopfer, 2012).

O açúcar sacarose é o principal carbono usado no crescimento e desenvolvimento da planta, mas também para as respostas a estresses abióticos, a sacarose é sintetizada nas folhas verdes fotossintéticas e transportado para o metabolismo e armazenamento, e órgãos que não sintetizam a sacarose (Thomas e Beena, 2021).

As folhas de jenipapo mantidas em condição de 50% de sombreamento nas concentrações de 20, 30 e 40 nM de 24-epibrassinolídeo apresentaram o maior teor de sacarose, enquanto nas raízes maiores teores foram notados a pleno sol nas concentrações de 10 e 40 nM de 24-epibrassinolídeo. É fundamental a presença dos teores de sacarose nas raízes, devido à sacarose ser importante no processo de assimilação do nitrogênio inorgânico nas raízes, uma vez que a respiração da sacarose importar das folhas de origem a energia e os esqueletos de carbono para assimilação nitrogênio inorgânico (Nunes-Nesi et al., 2010), além do acúmulo de teores de sacarose em condições de estresses ajudam na adaptação da planta, uma vez que durante situações de estresse as plantas necessitam de energia (Thomas e Beena, 2021).

A sacarose serve como uma fonte de energia e uma das formas de armazenamento dos carboidratos, sendo transportado para áreas de armazenamento ou crescimento, como às raízes (Khornti, 2023), sendo observado que nas raízes de jenipapo nas condições de pleno sol sob as concentrações de 10 e 40 nM de 24-epibrassinolídeo houve a maior alocação de sacarose na raiz.

Observamos que as concentrações de sacarose nas folhas de jenipapo em relação aos sombreamentos e concentrações dos hormônios não são as mesmas observadas nas raízes, o que pode estar relacionado às diferentes respostas ao sombreamento e à luz e à regulação do hormônio para suprir diferentes demandas metabólicas e de alocação de sacarose.

Podemos aferir que o aumento dos teores de sacarose nas condições de sombreamento pode ser uma forma de aumentar a eficiência fotossintética, e na condição de pleno sol, a maior exportação de sacarose para raízes para fins de armazenamento. E ocorrendo simultaneamente à ação do hormônio, que pode estar interagindo com outros hormônios,

influenciando a acumulação dos teores de sacarose nas folhas e raízes de maneira diferenciada.

O aumento de teores de carboidratos em condições de alta intensidade de luz e CO₂ elevado podem atuar como estrutura de suporte para assimilação de amônio, desta forma, reduzindo a regulação de feedback negativo do acúmulo de amônio para a assimilação de nitrato (Fait et al., 2018). Desta forma, esta relação ajuda a planta a lidar melhor com as concentrações de amônio, reduzindo a inibição da assimilação de nitrato, o que, em contrapartida, resulta no melhor aproveitamento dos nutrientes.

Nas folhas de origem os aminoácidos são utilizados no metabolismo e a síntese de proteínas, e os demais aminoácidos restantes podem ser transportados para órgãos de armazenamento, como folhas jovens e raízes, por conseguinte, os compostos aminoácidos podem ser tidos como principal forma transportável de nitrogênio (Zhang et al., 2015).

Os aminoácidos solúveis totais presentes no jenipapo foram mais concentrados nas raízes, quando comparado às folhas. A menor concentração nas folhas pode nos indicar que a planta está utilizando rapidamente os aminoácidos sintetizados e a maior concentração nas raízes como forma de armazenamento, o que pode ser requerido conforme as necessidades da planta. Sendo os aminoácidos importantes para apoiar o crescimento e desenvolvimento da planta, e seu transporte dentro do vegetal é uma atividade fundamental, necessária para suprir as necessidades nutricionais, como em tecidos heterotróficos que não realizam a fotossíntese e obtém carboidratos para o crescimento e desenvolvimento partir de compostos como açúcares e aminoácidos (Ortiz-Lopez et al., 2000).

Os aminoácidos são uma fonte de nitrogênio para as plantas que podem ser absorvidos diretamente pelo vegetal, além de serem a principal forma para o transporte de nitrogênio orgânico, fundamental para o crescimento e desenvolvimento das plantas (Yang et al., 2020), sendo outra forma de nitrogênio, o inorgânico na forma de nitrato e amônio presentes no solo (Näsholm et al., 2009).

O nitrogênio inorgânico absorvido pode ser assimilado em aminoácidos nos órgãos como raízes e folhas, e os mesmos são transportados das raízes principalmente para as folhas, e os aminoácidos sumarizados nas folhas ou raízes são transportados pelo floema para os órgãos que consomem, acumulam e armazenam para fins de desenvolvimento e atender suas necessidades de nitrogênio (Tegeder e Masclaux-Daubresse et al., 2018).

As folhas que possuem uma deficiência de nitrogênio podem apresentar níveis mais baixos de proteínas solúveis e aminoácidos e um crescimento retardado, desta forma a assimilação de nitrogênio pelas raízes é insuficiente para suprir às necessidades metabólicas

de nitrogênio requeridos pelas folhas (Gong et al., 2022). Os aminoácidos e outras reservas de nitrogênio são importantes para compensar a falta de carbono a fim de melhorar condições de pouca luz, melhorando a tolerância da planta, além do carbono ser requerido para suporte de crescimento da planta (Hildebrandt et al., 2015).

Podemos observar que os teores de aminoácidos solúveis totais nas folhas são influenciados pelas concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo que parece aumentar os níveis dos compostos, com destaque do sombreamento de 50% de iluminação que resulta nos maiores teores dos compostos, isso levando em consideração as demais condições.

Podemos supor que as plantas mantidas sob 50% de sombreamento apresentam uma maior sensibilidade ao hormônio, sendo assim o hormônio e o sombreamento influenciam na síntese dos compostos mencionados, e desta forma o sombreamento pode estar efetivando a ação do hormônio na síntese dos mesmos, e podemos aferir uma interação positiva entre o hormônio e as condições de luz reduzida (50%) na otimização do metabolismo nitrogenado nas plantas. Sendo os aminoácidos importantes para o metabolismo da planta, que assim como o carbono, podem ser distribuídos na planta e utilizados para o crescimento e desenvolvimento (Xie et al., 2021).

Em contrapartida, as concentrações de aminoácidos solúveis totais nas raízes apresentam uma resposta diferente, com destaque ao sombreamento de 35% e as concentrações intermediárias do hormônio que possuem a tendência de aumentar os teores de aminoácidos na raiz.

4.3-Relação entre variáveis ambientais e fisiológicas de plântulas de jenipapo.

Segundo os resultados obtidos no presente trabalho, a temperatura do ambiente possui um efeito direto sobre a temperatura da folha. A existência da correlação positiva entre essas variáveis nos indica que, conforme a temperatura do ambiente aumenta, a temperatura da folha tende a aumentar, o que pode influenciar a taxa de transpiração, haja vista que folhas mais quentes tendem a perder mais água através dos estômatos. O equilíbrio da temperatura do ambiente e folha pode vir a ocorrer quando o fluxo de calor latente, a energia utilizada para a evaporação, consome toda a energia ocorrente na superfície da folha, ocorrendo a excedência da temperatura da folha acima da temperatura do ar quando ocorre um ganho de energia no tecido foliar, aumentando sua temperatura além da temperatura ambiente (Kibler et al., 2023).

A transpiração e resistência estomática se mostraram variáveis apostas, uma vez, que quando uma variável aumenta, a outra tende a diminuir, o que nos indica que os estômatos

estão mais fechados, conseqüentemente ocorrendo uma maior resistência estomática, o que reduz a transpiração, a fim de mitigar a perda de água, já que conforme mencionado, a temperatura da folha está sofrendo influência da temperatura do ambiente.

A abertura e fechamento dos estômatos é sensível a sinais ambientais e estímulos de hormônios endógenos, tais como ácido abscísico, ácido jasmônico, brassinosteróide, citocinina ou etileno, que estão relacionados à resposta estomática ao estresse (Daszkowska-Golec e Szarejko, 2013). Desta forma, a relação entre as variáveis temperatura do ar, umidade e luminosidade pode nos mostrar que a temperatura da folha pode ser um indicador dinâmico da resposta da planta ao ambiente, mediada pela ação de abertura e fechamento dos estômatos e sofrendo influência de diversos hormônios e o ambiente.

A temperatura foliar está associado à condutância estomática e sobre a energia absorvida pelas folhas (Millan et al., 2023), partindo desta informação observamos que a luminosidade está diretamente relacionada à quantidade de luz disponível, conhecida aqui como fluxo de fótons fotossinteticamente ativos, à medida que a luminosidade aumenta, a temperatura também tende a aumentar, o que conseqüentemente, desta forma, faz com que o aumento na temperatura e da luminosidade estejam associados com uma diminuição na umidade no presente trabalho, o que pode vir a afetar negativamente o crescimento se a planta, se está não conseguir manter o equilíbrio hídrico.

O aquecimento da folha acima da temperatura do ar pode ocorrer devido à combinação de uma baixa condutância estomática a alta umidade do ar (De Boeck et al., 2016), a transpiração influencia o balanço energético foliar, e uma menor transpiração durante um estresse hídrico e a alta radiação solar tendenciam ao aumento da temperatura da folha (Costa et al., 2013).

Além da temperatura do ambiente, outros fatores podem estar envolvidos na temperatura da folha, em estudos feitos pelos autores Boeck et al. (2016), as interações entre o ambiente, como a radiação, velocidade do vento e umidade do ar, influenciam na temperatura da folha, fazendo com que a temperatura das folhas sofra variações na mesma temperatura do ar. Para os autores Konrad et al. (2020), a temperatura da folha é mais afetada pelo tamanho da folha ou a velocidade do vento, do que em relação a redução da condutância estomática, o alto CO₂ atmosférico.

Desta forma, as condições abióticas possuem a capacidade de influenciar o crescimento das plantas, o que depende de como os fatores abióticos atuam e podendo agir de forma correlaciona, as condições como temperaturas elevadas prejudicam o desenvolvimento

das plantas e a umidade determina condições ótimas e críticas para o bom desenvolvimento do vegetal (Silva et al., 2021).

Se observou que a temperatura das folhas de jenipapo são influenciadas pela temperatura do ambiente, e o aumento da temperatura diminui o crescimento foliar (Kimball et al., 2002), com altas temperaturas sendo prejudiciais ao crescimento das plantas, provando efeitos deletérios no crescimento, com a redução da taxa fotossintética e do teor da concentração da enzima rubisco (Yamasaki et al., 2002), além de diminuir o ganho líquido do carbono pelo vegetal (Sage e Kubien, 2007), causam em resposta estresse térmico e à perda de água, provocando o fechamento dos estômatos com a redução da entrada de cabano para a fotossíntese da planta (Lobell e Gourdji, 2012).

A luminosidade está relacionada a quantidade de luz disponível para a fotossíntese, sendo assim um bom fluxo de fótons fotossinteticamente ativos tende a aumenta a taxa de fotossintética, o que garante o crescimento da planta jenipapo. A transpiração e a resistência estomática são ações opostos que estão relacionados à regulação hídrica e à troca gasosa, e o equilíbrio de tais ações é essencial para um crescimento adequado.

5-Conclusões

No presente trabalho, fica evidente a influência do sombreamento moderado (35%) que favoreceu as melhores condições para o crescimento das mudas de jenipapo mais robustas em termos de altura, diâmetro e número de folhas. As menores concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo favorecem os parâmetros morfológicas da planta.

A interação entre sombreamentos e concentrações do hormônio afetaram de maneira complexa e variada as variáveis bioquímicas, de forma geral, ocorrendo maiores teores dos parâmetros bioquímicos sob a condição de 50% nas menores concentrações do hormônio. A análise de componentes ambientais e fisiológicos demonstrou que variáveis ambientais como temperatura e luminosidade desempenham papéis importantes para a regulação das respostas fisiológicas das mudas de jenipapo.

Dessa maneira, as condições de sombreamento e as diferentes concentrações do hormônio 24-epibrassinolídeo otimizam o crescimento e desenvolvimento das mudas de jenipapo nas menores concentrações do hormônio e em plantas mantidas a 35% de sombreamento, fornecendo condições que melhoram o desenvolvimento de mudas em diferentes ambientes.

Contribuições do autor

E.J.H.R. e F.M.L. planejaram a pesquisa, obtiveram o financiamento e contribuíram nas correções do manuscrito. G.G.A. realizou as análises estatísticas e também colaborou para a construção do manuscrito.

Reconhecimento

Este trabalho foi possível pelo apoio e financiamento da Norte Energia. E agradeço aos professores envolvidos na pesquisa por seus comentários e contribuições sobre este estudo.

Lista de referências

Alencar, J.D.C., Araujo, V.C.D. (1980) Comportamento de espécies florestais amazônicas quanto à luminosidade. *Acta Amazonica*, 10 (3) 435-444.

Alabadí, D., Blázquez, M.A (2009). Molecular interactions between light and hormone signaling to control plant growth. *Plant Molecular Biology*, 69 (4), 409-417.

Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P.C., De Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22 (6) 711-728.

Assis, R.M., Dias, D.P., Ferreira, W.C., Queiroz, T.A.F., Freitas, K.K.S. (2019) crescimento de árvores plantadas para recomposição de área de preservação permanente hídrica em meio urbano. *Revista brasileira de biociências*, 17, 1-8.

Bradford, M.M. (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, 72 (1-2), 248-254.

Bajguz, A.; Tretny, A. (2003) The chemical characteristic and distribution of brassinosteroids in plants. *Phytochemistry*, 62, (7) 1027-1046.

Borba, M.R.D.C., Scarpate Filho, J. A., Kluge, R.A. (2005) Teores de carboidratos em pessegueiros submetidos a diferentes intensidades de poda verde em clima tropical. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 27 (1), 68-72.

Bajguz, A. (2011) Brassinosteroids - occurrence and chemical structures in plants. Em: Hayat, S.; Ahmad, A. (Eds.). *Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1-27.

Botrel, R.T.; Yamamoto, K.; Rodrigues, R.R. (2013) Avaliação de um método de análise silvigenética em uma Floresta Estacional Semidecidual. *Ciência Florestal*, 23 (2), 391-402.

Baber, O., Slot, M., Celis, G., Kitajima, K. (2014) Diel patterns of leaf carbohydrate concentrations differ between seedlings and mature trees of two sympatric oak species. *Botany*, 92 (7), 535-540.

Barbosa, J. C.; Maldonado Júnior, W. (2015) AgroEstat - sistema para análises estatísticas de ensaios agrônômicos. Jaboticabal, FCAV/UNESP, 396.

Brandani, J.Z. (2015) Aspectos da germinação e crescimento inicial de *Genipa americana* L. (Rubiaceae). Dissertação (Mestrado em Biologia Geral/Bioprospecção)-Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, 58.

Bebre, I., Annighöfer, P., Ammer, C., Seidel, D. (2020) Growth, morphology, and biomass allocation of recently planted seedlings of seven European tree species along a light gradient. *iForest - Biogeosciences and Forestry*, 13 (1), 261-269.

Bastos, A.O., Shibata, M., Santos, C.R.C., Fernandes, A.P.D. (2023) Desenvolvimento de mudas de Paricá sob influência de diferentes substratos e níveis de sombreamentos. *Nativa*, 11 (4), 476-482.

Chen, M., Chory, J., Fankhauser, C. (2004) Light Signal Transduction in Higher Plants. *Annual Review of Genetics*, 38 (1), 87-117.

Carvalho, P.E.R. (2007). Paricá - *Schizolobium amazonicum*. Colombo: Embrapa Florestas. Circular Técnica 142, 8.

Costa, J.M., Grant, O.M., Chaves, M.M. (2013) Thermography to explore plant-environment interactions. *Journal of Experimental Botany*, 64 (13), 3937-3949.

Dubois, M., Gilles, K.A., Hamilton, J.K.; Rebers, P.A., Smith, F. (1956) Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry*, 28 (3), 350-356.

Boeck, H.J., De Velde, H.V., De Groote, T., Nij, I. (2016) Ideas and perspectives: Heat stress: more than hot air. *Biogeosciences*, 13 (20), 5821-5825.

De Oliveira, V. P., Lima, M.D.R., Silva, B.R.S. Batista, B.L., Lobato, A.K.S. (2019) Brassinosteroids confer tolerance to salt stress in *Eucalyptus urophylla* plants enhancing homeostasis antioxidante metabolism and leaf anatomy. *J. Plant Growth Regul.* 38 (2), 557-573.

Daszkowska-Golec, A., Szarejko, I. (2013) Open or Close the Gate - Stomata Action Under the Control of Phytohormones in Drought Stress Conditions. *Frontiers in Plant Science*, 4, 1-16.

Eskandari, M., Eskandari, A. (2013) Effects of 28-homobrassinolide on growth, photosynthesis and essential oil content of *Satureja khuzestanica*. *International Journal of Plant Physiology and Biochemistry*, 5 (3), 36-41.

Fridman, Y., Savaldi-Goldstein, S. (2013) Brassinosteroids in growth control: How, when and where. *Plant Science*, 209, 24-31.

Fait, A., Sienkiewicz-Porzucek, A., Fernie, A.R. (2018) Metabolomics Approaches to Advance Understanding of Nitrogen Assimilation and Carbon-Nitrogen Interactions. Em: ROBERTS, J. A. *Annual Plant Reviews online*. 1, 249-268.

Firmino, T.P., De Souza, L.A., Barbeiro, C., Marcílio, T., Romagnolo, M.B., Pastorini, L.H. (2021) Influence of the light on the morphophysiological responses of native trees species of the semidecidual stational forest. *Brazilian Journal of Botany*, 44 (4), 963-976.

- Formisano, L., Miras-Moreno, B., Ciriello, M., Zhang, L., De Pascale, S., Lucini, L., Rouphael, Y. (2022) Between Light and Shading: Morphological, Biochemical, and Metabolomics Insights Into the Influence of Blue Photosensitive Shading on Vegetable Seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 13, 890830.
- González-García, M.P., Vilarrasa-Blasi, J., Zhiponova, M., Divol, F., Mora-García, S., Russinova, E., Caño-Delgado, A.I. (2011) Brassinosteroids control meristem size by promoting cell cycle progression in *Arabidopsis* roots. *Development*, 138 (5), 849-859.
- Gallegos-Cedillo, V.M., Diáñez F., Nájera, C., Santos, M. (2021) Plant Agronomic Features Can Predict Quality and Field Performance: A Bibliometric Analysis. *Agronomy*, 11 (11), 2305.
- Gong, J., Zhang, Z., Wang, B., Shi, J., Zhang, W., Dong, Q., Song, L., Li, Y., Liu, Y. (2022) N addition rebalances the carbon and nitrogen metabolisms of *Leymus chinensis* through leaf N investment. *Plant Physiology and Biochemistry*, 185, 221-232.
- Haubrick, L. L., Assmann, S. M. (2006) Brassinosteroids and plant function: some clues, more puzzles. *Plant, Cell and Environment*, 29 (3), 446-457.
- Han, Y.J., Song, P.S., Kim, J. (2007) Phytochrome-mediated photomorphogenesis in plants. *Journal of Plant Biology*, 50 (3), 230-240.
- Hayat, S.; Irfan, M.; Ahmad, A. (2011) Brassinosteroids: under biotic stress. Em: Hayat, S.; Ahmad, A. (Eds.). *Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone*. Dordrecht: Springer Netherlands, 345-360.
- Hildebrandt, T.M., Nesi, A.N., Araújo, W.L., Braun, H.P. (2015) Amino Acid Catabolism in Plants. *Molecular Plant*, 8 (11), 1563-1579.
- Kimball, B. A., Kobayashi, K., Bindi, M. (2002) Responses of Agricultural Crops to Free-Air CO₂ Enrichment. Em: *Advances in Agronomy*, 77, 293-368.
- Kang, Y.Y., Guo, S. R. (2011) Role of brassinosteroids on horticultural crops. Em: HAYAT, S.; AHMAD, A. (Eds.). *Brassinosteroids: A Class of Plant Hormone*. Dordrecht: Springer Netherlands, 269-288.
- Kircher, S., Schopfer, P. (2012) Photosynthetic sucrose acts as cotyledon-derived long-distance signal to control root growth during early seedling development in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109 (28), 11217-11221.
- Konrad, W., Katul, G., Roth-Nebelsick, A. (2020) Leaf temperature and its dependence on atmospheric CO₂ and leaf size. *Geological Journal*, 56 (2), 866-885.
- Khornti, S. (2023) Multifaceted role of carbohydrates in plants. *J Plant Biochem Physiol*. 11:278.
- Kibler, C.L., Trugman, A.T., Roberts, D.A., Still, C.J., Scott, R.L., Caylor, K.K., Stella, J.C., Singer, M.B. (2023) Evapotranspiration regulates leaf temperature and respiration in dryland vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 339, 109560.

- Lorenzi, H. (1992) Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Nova Odessa: Plantarum, 1, 368.
- Lavinsky, A.O., Sant'ana, C.S., Mielke, M.S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P., Franca, S., Silva, D.C. (2007) Effects of light availability and soil flooding on growth and photosynthetic characteristics of *Genipa americana* L. seedlings. *New Forests*, 34, 41-50.
- Lorrain S., Allen, T., Duek, P., Whitlam, G.C., Fankhauser, C. (2008) Phytochrome-mediated inhibition of shade avoidance involves degradation of growth-promoting bHLH transcription factors. *The Plant Journal*, 53 (2), 312-323.
- Lima, M.A.O., Mielke, M.S., Lavinsky, A.O., França, S., Almeida, A.A.F., Gomes, F.P. (2010) Crescimento e plasticidade fenotípica de três espécies arbóreas com uso potencial em sistemas agroflorestais. *Scientia Forestalis*, 38, 527-534.
- Lobell, D.B., Gourджи, S.M. (2012) The Influence of Climate Change on Global Crop Productivity. *Plant Physiology*, 160 (4), 1686-1697.
- Lenhard, N.R., Neto, V.B.P., Scalon, S.P.Q.; Alvarenga, A. A. (2013) Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 43 (2), 178-186
- Lisboa, L.A.M., Nakayama, F.T., Cia, E., Figueiredo, P. A. M., Ramos, S.B., Viana, R.S., Vitorino, R.; Celestrino, T.S., Ferrari, S. (2019) Different Light Radiation Intensities on Cotton: A Physiological Approach. *Journal of Experimental Agriculture International*, 35 (6), 1-8.
- Morelli, G., Ruberti, I. (2002) Light and shade in the photocontrol of Arabidopsis growth. *Trends in Plant Science*, 7 (9), 399-404.
- Marcinkowska, E., Wiedlocha, A. (2002) Steroid signal transduction activated at the cell membrane: from plants to animals. *Acta Biochimica Polonica*, 49 (3) 735-745.
- Myers, J.A., Kitajima, K. (2007) Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology*, 95 (2), 383-395.
- Marana, J.P., Miglioranza, E., Fonseca, E.P. (2015) Qualidade de mudas de jaracatiá submetidas a diferentes períodos de sombreamento em viveiro. *Revista Árvore*, Viçosa, 39 (2), 275-282.
- Martínez-González, L., Reyes-Guerrero, Y., Pérez-Domínguez, G., García, M.C.N., Núñez-Vázquez, M.L.C. (2018) Influence of Biobras-16® and Quitomax® on bean plant biological aspects. *Cultivos Tropicales*, 39 (1), 108-112.
- Millan, M., Simonneau, H., Coupel-Ledru, A., Boulord, R., Christophe, A., Pallas, B. (2023) Relationships between leaf temperature, stomatal conductance and architecture: potential impact on leaf burning among a range of genotypes in grapevine: This article is published in cooperation with the 22nd GiESCO International Meeting, hosted by Cornell University in Ithaca, NY. *OENO One*, 57 (2), 345-359.

- Näsholm, T., Kielland, K., Ganeteg, U. (2009) Uptake of organic nitrogen by plants. *New Phytologist*, 182 (1), 31-48.
- Nunes-Nesi, A., Fernie, A.R., Stitt, M. (2010) Metabolic and Signaling Aspects Underpinning the Regulation of Plant Carbon Nitrogen Interactions. *Molecular Plant*, 3 (6), 973-996.
- Nemhauser, J.L. (2008) Dawning of a new era: photomorphogenesis as an integrated molecular network. *Current Opinion in Plant Biology*, 11 (1), 4-8.
- Nery, F.C., Prudente, D.O., Alvarenga, A.A., Paiva, R., Nery, M.C. (2016) Desenvolvimento de mudas de guanandi (*Calophyllum brasiliense* Cambess.) sob diferentes condições de sombreamento. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre, 14 (3), 187-192.
- Nolan, T.M., Vukašinović, N., Liu, D., Russinova, E., Yin, Y. (2020) Brassinosteroids: Multidimensional Regulators of Plant Growth, Development, and Stress Responses. *The Plant Cell*, 32 (2), 295-318.
- Ono, E. O., Nakamura, T., Machado, S.R., Rodrigues, J.D. (2000) Application of brassinosteroid to *Tabebuia alba* (Bignoniaceae) plants. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 12 (3), 187-194.
- Ortiz-Lopez, A., Chang, H.C., Bush, D.R. (2000) Amino acid transporters in plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Biomembranes*, 1465 (1-2), 275-280.
- Oguchi, R., Hikosaka, K., Hirose, T. (2003) Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell & Environment*, 26 (4), 505-512.
- Oksanen J., Simpson, G., Blanchet F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., Fitz, J. R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., Mcglinn, D., Ouellette, M., Ribeiro, C. E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., Weedon, J. (2022). *_vegan: Community Ecology Package_*. R package version 2.6-4, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- Oliveira, A.K.M.D., Andrade, B.S., Bono, J.A. M., Pedrinho, D.R., Oliveira, A.S., Matias, R. (2023) Effects of fertilisation on the initial growth and diversity of secondary metabolites in *Genipa americana*. *Revista em Agronegócio e Meio Ambiente*, 16 (1), 1-18.
- Poorter, L., Kitajima, K. (2007) Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology*, 88 (4), 1000-1011.
- Piper F.I., Reyes-Díaz, M., Corcuera, L.J., Lusk, C. (2009) Carbohydrate storage, survival, and growth of two evergreen *Nothofagus* species in two contrasting light environments. *Ecological Research*, 24 (6), 1233-1241.
- Park, Y., Runkle, E.S. (2017) Far-red radiation promotes growth of seedlings by increasing leaf expansion and whole-plant net assimilation. *Environmental and Experimental Botany*, 136, 41-49.

- Roitsch, T. Balibrea, M.E., Hofmann, M., Proels, R., Sinha, A.K. (2003) Extracellular invertase: key metabolic enzyme and PR protein. *Journal of Experimental Botany*, 54 (382), 513-524.
- Rego, G.M., Possamai, E. (2011) Efeito do sombreamento sobre o teor de clorofila e crescimento inicial do jequitibá-rosa. *Pesquisa Florestal Brasileira*, Colombo, 53 (1), 179-194.
- Ren, Y., Che, X., Liang, J., Wang, S., Han, L., Liu, Z., Chen, H., Tanga, M. (2021) Brassinosteroids Benefit Plants Performance by Augmenting Arbuscular Mycorrhizal Symbiosis. *Microbiology Spectrum*, 9 (3), 01645-21
- Ribeiro, A.T., Teodoro, G.S., Silva, K.C., Pereira-Matos, Y.C., Batista, B.L., Lobato, A.K.S. (2023) 24-Epibrassinolide alleviates drought effects in young *Carapa guianensis* plants, improving the hydraulic safety margin, gas exchange and antioxidant defence. *Plant Biology*, 25 (6), 924-934.
- Sage, R. F., Kubien, D. S. (2007) The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 30, (9), 1086-1106.
- Souza, E.R., Ribeiro, V.G., Dantas, B.F., Lima Filho, J.M.P.L. (2013) Variação de carboidratos em folhas da videira 'Itália' submetida a diferentes de níveis de desfolhas. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias-Brazilian Journal of Agricultural Sciences*, 8 (4), 535-539.
- Siddiqui, H., Ahmed, K.B.M., Hayat, S. (2018) Comparative effect of 28-homobrassinolide and 24-epibrassinolide on the performance of different components influencing the photosynthetic machinery in *Brassica juncea* L. *Plant Physiol. Biochem.* 129, 198-212.
- Siddiqui, H., Hayat, S., Bajguz, A. (2018) Regulation of photosynthesis by brassinosteroids in plants. *Acta Physiologiae Plantarum*, 40 (3), 40-59.
- Souza, R.R., Freire, A.L.O. (2018) Relação entre o sombreamento, o crescimento, e a qualidade de mudas de craibeira. *Scientia Agraria Paranaensis*, 17 (2), 220-225.
- Silva, J.B.D.A, Espíndola, J.S., Espíndola, T.K.A. (2021) Brassinosteróides: caracterização e influência sobre o crescimento e desenvolvimento de plantas. *Revista Campo Digital*, 16, 1-16.
- Stefanello, R., Menna Barreto, R.A., Cervo, F.W. (2023) Qualidade de luz na germinação de sementes de trigo mourisco e milho. *Revista Ambientale*, 15 (2), 1-9.
- Sheikhi, S., Ebrahimi, A., Heidari, P., Amerian, M.R., Rashidi-Monfared, S., Alipour, H. (2023) Exogenous 24-epibrassinolide ameliorates tolerance to high-temperature by adjusting the biosynthesis of pigments, enzymatic, non-enzymatic antioxidants, and diosgenin content in fenugreek. *Scientific Reports*, 13 (1), 6661.
- Tanaka, K., Nakamura, Y., Asami, T., Yoshida, S., Matsuo, T., Okamoto, S. (2003) Physiological Roles of Brassinosteroids in Early Growth of Arabidopsis: Brassinosteroids Have a Synergistic Relationship with Gibberellin as well as Auxin in Light-Grown Hypocotyl Elongation. *Journal of Plant Growth Regulation*, 22 (3), 259-271.

- Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I., Murphy, A. (2017) *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 888.
- Tegeder, M., Masclaux-Daubresse, C. (2018) Source and sink mechanisms of nitrogen transport and use. *New Phytologist*, 217 (1), 35-53.
- Trevisan, S.; Forestan, C.; Brojanigo, S.; Quaggiotti, S.; Varotto, S. (2020) Brassinosteroid application affects the growth and gravitropic response of maize by regulating gene expression in the roots, shoots and leaves. *Plant Growth Regulation*, 92 (1), 117-130.
- Thomas, A., Beena, R. (2021) Sucrose Metabolism in Plants under Drought Stress Condition: A Review. *Indian Journal of Agricultural Research*, (a-5805), 1-10.
- Van Handel, E. (1968) Direct microdetermination of sucrose. *Analytical Biochemistry*, 22 (2), 280-283.
- Vukašinović, N., Wang, Y., Vanhoutte, I., Fendrych, M., Guo, B., Kvasnica, M., Jiroutová, P., Oklestkova, J., Strnad, M., Russinova, E. (2021) Local brassinosteroid biosynthesis enables optimal root growth. *Nature Plants*, 7 (5), 619-632.
- Wang, L.; Ruan, Y.L. (2016) Shoot-root carbon allocation, sugar signalling and their coupling with nitrogen uptake and assimilation. *Functional Plant Biology*, 43 (2), 105-113.
- Xie, K., Cakmak, I., Wang, S., Zhang, F., Guo, S. (2021) Synergistic and antagonistic interactions between potassium and magnesium in higher plants. *The Crop Journal*, 9 (2), 249-256.
- Yamasaki, T., Yamakawa, T., Yamane, Y., Koike, H., Satoh, K., Katoh, S. (2002) Temperature Acclimation of Photosynthesis and Related Changes in Photosystem II Electron Transport in Winter Wheat. *Plant Physiology*, 128 (3), 1087-1097.
- Yang, G., Wei, Q., Huang, H., Xia, J. (2020) Amino Acid Transporters in Plant Cells: A Brief Review. *Plants*, 9 (8), 967.
- Zhang, L., Garneau, M.G., Majumdar, R., Grant, J., Tegeder, M. (2015) Improvement of pea biomass and seed productivity by simultaneous increase of phloem and embryo loading with amino acids. *The Plant Journal*, 81 (1), 134-146.
- Zhang, J.; Zhang, Y.; Khan, R.; Wu, X.; Zhou, L.; Xu, N.; Du, S.; Ma, X. (2021) Exogenous application of brassinosteroids regulates tobacco leaf size and expansion via modulation of endogenous hormones content and gene expression. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 27 (4), 847-860.