

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

**PARTICIPAÇÃO DE ÁCIDO JASMÔNICO NAS
RESPOSTAS DO TOMATEIRO AO SOMBREAMENTO
POR PLANTAS DANINHAS**

Izabela Orzari
Engenheira Agrônoma

2018

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

**PARTICIPAÇÃO DE ÁCIDO JASMÔNICO NAS
RESPOSTAS DO TOMATEIRO AO SOMBREAMENTO
POR PLANTAS DANINHAS**

Discente: Izabela Orzari

Orientador: Prof. Dr. Pedro Luis da Costa Aguiar Alves

Coorientador: Prof. Dr. Rogério Falleiros Carvalho

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

O79p Orzari, Izabela
Participação de Ácido Jasmônico nas Respostas do
Tomateiro ao Sombreamento por Plantas Daninhas / Izabela
Orzari. – Jaboticabal, 2018
103 p.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal
Orientador: Pedro Luís da Costa Aguiar Alves
Coorientador: Rogério Falleiros Carvalho

1. Luminosidade. 2. Planta Daninha. 3. *Raphanus
raphanistrum* L.. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo
autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

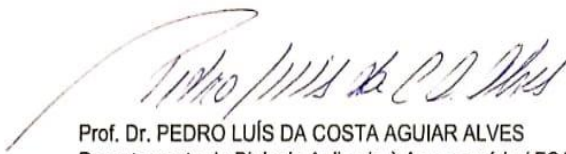
TÍTULO DA TESE: PARTICIPAÇÃO DE ÁCIDO JASMÔNICO NAS RESPOSTAS DO TOMATEIRO AO SOMBREAMENTO POR PLANTAS DANINHAS

AUTORA: IZABELA ORZARI

ORIENTADOR: PEDRO LUÍS DA COSTA AGUIAR ALVES

COORIENTADOR: ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO

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



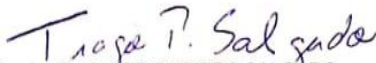
Prof. Dr. PEDRO LUÍS DA COSTA AGUIAR ALVES
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal



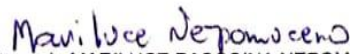
Gerente de Marketing -Dr. ROBERTO ESTÊVÃO BRAGION DE TOLEDO
Uberaba/MG / OUROFINO Agrociências



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



Pesquisador Dr. TIAGO PEREIRA SALGADO
Herbae Consultoria e Projetos Agrícolas Ltda. / Jaboticabal/SP



Pós-doutoranda MARILUCE PASCOINA NEPOMUCENO
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 01 de dezembro de 2018

DADOS CURRICULARES DA AUTORA

IZABELA ORZARI – nascida em Araras, Estado de São Paulo, Brasil, aos 25 de Novembro de 1989. Graduiu-se em Engenheira Agrônoma pelo Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal de São Carlos (CCA/UFSCar), no ano de 2013. Obteve o título de Mestre em Agricultura e Ambiente na mesma instituição, no ano de 2015. No mesmo ano, ingressou no curso de Doutorado em Agronomia (Produção Vegetal) na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” (FCAV/UNESP). Desde 2008, atua em pesquisa na área de Matologia, principalmente em interferência de plantas daninhas e herbicidas. Participou de eventos científicos na sua área de atuação, bem como da organização de eventos. A autora também publicou artigos científicos em revistas científicas. Em 2017, esteve em estágio de Doutorado Sanduíche na Facultad de Agronomia da Universidad de Buenos Aires, Argentina, onde trabalhou com *Solanum lycopersicum* e plantas mutantes de *Arabidopsis thaliana*, e os efeitos do ácido jasmônico nestas plantas.

“Espera no Senhor e sê forte; Fortifica-te o teu coração e espera no Senhor.”

Salmo 27

“Muitas coisas que parecem assustadoras no escuro tornam-se bem-vindas
quando a iluminamos.”

Iroh

DEDICO

Dedico este trabalho aos meus pais, Ana Cristina Pierobon Orzari e Edson Luiz Orzari, e aos meus irmãos, Luiz Otávio Orzari e Pedro Luiz Orzari, por todo o apoio e carinho durante este período.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pela fortaleza, proteção e por me proporcionar ensinamentos a cada dia.

Agradeço a toda minha família, em especial meus pais Ana e Edson, meus irmãos Luiz Otávio e Pedro Luiz e a Babi pelo amor, força e incentivo para seguir este caminho.

Agradeço ao meu noivo, Gilberto Luiz Meneguim Jr., pelo amor, carinho, paciência e apoio em todos os momentos durante esta fase.

Agradeço ao orientador Prof. Dr. Pedro Luis da Costa Aguiar Alves pela orientação, paciência, conselhos e por tanto contribuir para minha formação profissional e pessoal. Sou imensamente grata.

Agradeço ao coorientador Prof. Dr. Rogério pela coorientação e contribuição para a realização deste trabalho.

Agradeço ao Prof. Dr. Carlos L. Ballaré e toda sua equipe de alunos e pesquisadores pela disponibilização do laboratório e material utilizado, e pelos aprendizados que contribuíram com este trabalho.

Agradeço a Soninha e aos alunos da Fisiologia pelo auxílio durante a execução dos experimentos.

Agradeço a Mercedes e Nestor Wills e a Juan por me receberem tão carinhosamente durante o intercâmbio na Argentina. As lições que aprendi com sua família levarei por toda a minha vida.

Agradeço ao Maestro Rafael Andrades e a todos os coralistas do Jaboticoro pelas experiências que vivi durante o período de dois anos que participei. Obrigada pelos espetáculos, apresentações, aulas de canto e pelas

experiências para melhorar a postura e timidez. Foi um presente que a UNESP me proporcionou.

Agradeço a Mariluce e ao Martins por todo auxílio e conselhos para a realização deste trabalho e pelos ensinamentos para vida.

Agradeço a todos os meus amigos e colegas do grupo de estudos LAPDA (Laboratório de Plantas Daninhas), que tanto colaboraram para a realização deste trabalho, e também por se tornarem minha segunda família.

Agradeço ao apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001,

Agradeço a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) pela bolsa concedida para este projeto (Processo 2016/21042-1).

Agradeço a todos que, de forma direta ou indireta, contribuíram no desenvolvimento deste trabalho.

SUMÁRIO

| | Página |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------|
| Resumo..... | iii |
| Abstract..... | iv |
| Lista de Ilustrações..... | v |
| Lista de Tabelas..... | vii |
| | |
| 1. INTRODUÇÃO..... | 1 |
| | |
| 2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA..... | 3 |
| 2.1. A cultura do tomate..... | 3 |
| 2.2. Competição entre plantas..... | 5 |
| 2.3. Relação entre o sombreamento e as plantas..... | 9 |
| 2.4. Fotomorfogênese e fitocromos..... | 10 |
| 2.5. Ácido jasmônico..... | 13 |
| 2.6. Hipótese..... | 19 |
| 2.7. Objetivos..... | 20 |
| | |
| 3. MATERIAL E MÉTODOS..... | 21 |
| 3.1. Local de desenvolvimento dos projetos..... | 21 |
| 3.2. Relação entre ácido jasmônico, ibuprofeno e sombreamento no tomateiro híbrido Heinz 9553 em diferentes épocas de cultivo..... | 21 |
| <i>Análises bioquímicas – clorofilas e carotenoides.....</i> | <i>23</i> |
| <i>Análises bioquímicas – antocianina.....</i> | <i>24</i> |
| <i>Análises bioquímicas – quantificação de MDA e H₂O₂.....</i> | <i>24</i> |
| <i>Análises de crescimento.....</i> | <i>25</i> |
| 3.3. Resposta do tomateiro (Heinz 9553) ao ácido jasmônico quando sombreado por nabiça..... | 26 |

| | |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO..... | 28 |
| 4.1. Relação entre ácido jasmônico, ibuprofeno e sombreamento no tomateiro híbrido Heinz 9553 em diferentes épocas de cultivo..... | 28 |
| <i>Experimento outono-inverno.....</i> | 28 |
| <i>Experimento primavera-verão.....</i> | 41 |
| 4.2. Resposta do tomateiro (Heinz 9553) ao ácido jasmônico quando sombreado por nabiça..... | 56 |
| 5. CONCLUSÃO..... | 68 |
| 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 69 |
| 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 85 |

PARTICIPAÇÃO DE ÁCIDO JASMÔNICO NAS RESPOSTAS DO TOMATEIRO AO SOMBREAMENTO POR PLANTAS DANINHAS

RESUMO – As plantas emitem sinais a fim de acionar respostas de defesa ao estresse sofrido pela baixa radiação solar (sombreamento), que pode ser causado pela presença de outras plantas. O fitormônio ácido jasmônico (AJ) pode fazer parte das respostas das plantas ao sombreamento. Os objetivos deste trabalho foram avaliar a participação do AJ nas respostas do tomateiro (*Solanum lycopersicum* L.), híbrido Heinz 9553, ao sombreamento artificial e à competição com a planta daninha *Raphanus raphanistrum* L. O primeiro experimento foi realizado em duas épocas do ano (outono-inverno e primavera-verão). O tomateiro foi cultivado sob sombreamento artificial (sombrite) e luz natural (ambiente sem cobertura), e aplicou-se metil-jasmonato (MeJA – 0; 0,15; 0,25 e 0,50 mM) e ibuprofeno (IBU – 0; 1,25; 2,5 e 5,0 mM) aos 7, 14, 21 e 28 dias após o transplante das mudas. Observou-se que a condição luminosa teve maior efeito nas respostas apresentadas pelas plantas do que o MeJA e o IBU, independente da concentração aplicada. Os efeitos nas análises bioquímicas foram mais pronunciados, mas não houve diferenças nas análises de crescimento. O segundo experimento consistiu em manter o tomateiro H9553 sob sombreamento promovido pela planta daninha *R. raphanistrum* L. (nabiça). Estudou-se a competição sob diferentes densidades da planta daninha (0, 11, 16 e 22 plantas m⁻²), sendo aplicado o MeJA (0,50 mM) no tomateiro. Os resultados mostraram que em condições de alto nível de sombreamento, o aumento da quantidade de AJ não interferiu no desenvolvimento das plantas e não afetou a produtividade, porém o maior efeito sobre a cultura foi devido à baixa luminosidade. Assim, de modo geral, pode-se concluir que o acúmulo de AJ está envolvido com condições de baixa relação V:VD, como o sombreamento, mas seus efeitos na planta em decorrência desta condição não são acentuados. Contudo, novos estudos precisam ser realizados em plantas não-modelos para avaliar mais a fundo a participação do AJ em plantas sombreadas.

Palavras-chave: ibuprofeno; luminosidade; planta daninha, *Raphanus raphanistrum* L.

PARTICIPACION OF JASMONIC ACID IN TOMATO RESPONSES TO SHADOW BY WEEDS

ABSTRACT – Plants emit signals in order to trigger defense responses to the stress of low solar radiation (shading), which may be caused by the presence of other plants. Jasmonic acid phormonium (JA) may be part of the plants responses to shading. The aims of this work were to evaluate the participation of JA in tomato responses (*Solanum lycopersicum* L.), Heinz 9553 hybrid, to artificial shading and competition with the weed *Raphanus raphanistrum* L. The first experiment was carried out at two seasons of the year (autumn-winter and spring-summer). Tomatos were cultivated under artificial shading (sombrite) and natural light (uncovered environment), and methyl jasmonate (MeJA: 0, 0.15, 0.25 and 0.50 mM) and ibuprofen (IBU: 0, 1.25, 2.5 and 5.0 mM) were applied at 7, 14, 21 and 28 days after transplanting the seedlings. It was observed that the light condition had greater effect on the responses presented by the plants than the MeJA and the IBU, regardless of the applied concentration. The effects on biochemical analyzes were more pronounced, but there were no differences in growth analyzes. The second experiment consisted in keeping tomato H9553 under shading promoted by the weed *R. raphanistrum* L. (radish). Competition was studied under different densities of *R. raphanistrum* (0, 11, 16 and 22 plants m⁻²), and the MeJA (0.50 mM) was applied to the tomato. The results showed that in conditions of high shading, increasing the amount of JA did not interfere in the development of the plants and did not affect productivity, but the greatest effect on the crop was due to the low luminosity. Thus, in general, it can be concluded that the accumulation of JA is involved with conditions of low R:FR ratio, such as shading, but its effects on the plant due to this condition are not accentuated. However, further studies need to be performed on non-model plants to further assess JA participation in shaded plants.

Keywords: ibuprofen; brightness; *Raphanus raphanistrum* L., weeds

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1.** Conteúdo de clorofilas a, b e a+b na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.....36
- Figura 2.** Conteúdo de carotenóides na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.....38
- Figura 3.** Conteúdo de antocianina na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.....39
- Figura 4.** Conteúdo de H_2O_2 na massa fresca (nMol g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.....40
- Figura 5.** Conteúdo de MDA na massa fresca (nMol g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.....41
- Figura 6.** Conteúdo de clorofilas a, b e a+b na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.....52
- Figura 7.** Conteúdo de carotenoides na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.....53
- Figura 8.** Conteúdo de antocianina na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.....54

Figura 9. Conteúdo de H_2O_2 na massa fresca (nMol g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.....55

Figura 10. Conteúdo de MDA na massa fresca (nMol g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.....55

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.** Características químicas da amostra do solo (0-20 cm) utilizado como substrato nos experimentos de outono-inverno e primavera-verão.....22
- Tabela 2.** Concentrações de metil-jasmonato (MeJA) e ibuprofeno (IBU) aplicadas no tomateiro que constituíram os tratamentos experimentais.....23
- Tabela 3.** Características químicas da amostra do solo utilizado no experimento.....26
- Tabela 4.** Valores médios da altura (cm) de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.....29
- Tabela 5.** Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de IBU sobre a altura (cm) do tomateiro H9553 aos 28 DAA....30
- Tabela 6.** Valores médios do diâmetro (mm) de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.....31
- Tabela 7.** Valores médios do número de folhas do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.....33
- Tabela 8.** Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA e IBU sobre o número de folhas do tomateiro H9553.....33
- Tabela 9.** Valores médios da matéria seca (g) das folhas e de caule do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade, aos 28 DAI.....35
- Tabela 10.** Valores médios da altura (cm) de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.....43

| | |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 11. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA sobre o comprimento (cm) do tomateiro H9553..... | 43 |
| Tabela 12. Valores médios do diâmetro (mm) do caule de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade..... | 45 |
| Tabela 13. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA e IBU sobre o diâmetro (mm) do caule de tomateiro H9553..... | 46 |
| Tabela 14. Valores médios do número de folhas do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade..... | 47 |
| Tabela 15. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA e IBU sobre o número de folhas do tomateiro H9553..... | 48 |
| Tabela 16. Valores médios da matéria seca (g) das folhas e de caule do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade..... | 50 |
| Tabela 17. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de IBU na matéria seca do tomateiro H9553 aos 28 DAI..... | 50 |
| Tabela 18. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre a altura (cm) das plantas de tomateiro em diferentes períodos..... | 58 |
| Tabela 19. Desdobramento da análise de altura das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento..... | 59 |
| Tabela 20. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre o diâmetro (cm) das plantas de tomateiro em diferentes períodos..... | 61 |

| | |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 21. Desdobramento da análise do diâmetro das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento..... | 61 |
| Tabela 22. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre a matéria seca (g) da parte aérea das plantas de tomateiro..... | 62 |
| Tabela 23. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre o número de folhas das plantas de tomateiro em diferentes períodos..... | 63 |
| Tabela 24. Desdobramento da análise do número de folhas das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento..... | 64 |
| Tabela 25. Incidência dos botões florais nas testemunhas de tomateiro com e sem a aplicação de MeJA..... | 65 |
| Tabela 26. Desdobramento da análise dos botões florais das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento..... | 65 |
| Tabela 27. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre o número, matéria fresca e seca de frutos do tomateiro..... | 67 |
| Tabela 28. Desdobramento da análise da matéria fresca e seca de frutos do tomateiro submetidos ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento..... | 68 |

1. INTRODUÇÃO

As plantas são expostas a diversas situações de estresses abióticos como o estresse hídrico, salino, de luminosidade, dentre outros (Morais et al., 2018), e bióticos, como a presença de pragas e patógenos, além da competição com outros organismos pelos recursos naturais (Swanton et al., 2015). Contudo, as plantas são capazes de modular respostas de defesa para superar o período de estresse (Soares e Machado, 2007).

A luz recebida e absorvida pela planta é um tipo de estresse oxidativo, pois a planta precisa se adaptar ao ambiente para otimizar sua captação de energia de acordo com a quantidade, qualidade e direção da luz disponível. Isto é importante para que as plantas realizem seus processos vitais, como a fotossíntese (Franklin e Whitelam, 2005).

Segundo Moreno et al. (2009) e Franklin e Whitelam (2005), a percepção da luz é realizada por fotorreceptores, como os fitocromos, que podem funcionar como um sinal de alerta para a detecção da presença de plantas vizinhas, ou seja, competidoras. Esta percepção ocorre por meio da redução da taxa entre os comprimentos de onda vermelho (V ~ 700 nm) e vermelho distante (VD 700-800 nm) (taxa V:VD), causada pela proximidade dos tecidos (Nozue et al., 2015).

Além dos fitocromos, outros componentes também participam da percepção da luz, como os hormônios vegetais (Carvalho et al., 2010). De acordo com Kerbauy (2012), os hormônios podem ter relação com a expressão de genes envolvidos na defesa e sinalização das respostas a estresses.

Um hormônio vegetal que tem merecido atenção nas respostas mediadas pelo sombreamento é o ácido jasmônico (AJ) (Ballaré, 2014; Riemann et al., 2009), cujo papel é de regular a defesa e o desenvolvimento da planta (Kazan e Manners, 2011; Fagan et al., 2015). Este hormônio vegetal induz a expressão de genes relacionados à defesa ao ataque de herbívoros (pragas e animais) e ferimentos. O AJ é formado através da rota octadecanóide, e quando liberado no citoplasma forma o metil jasmonato (MeJA), que age como sinalizador, ativando a transcrição de genes de defesa no núcleo da célula e de células vizinhas (Weber, 2002).

De acordo com Carvalho et al. (2013), muitos trabalhos mostram que a radiação e o AJ podem modular separadamente o crescimento das plantas em condições de estresse. A relação entre estes dois fatores e as respostas das plantas é carente de estudo, sendo necessária uma maior compreensão sobre os processos moleculares e bioquímicos para várias espécies de plantas sob diferentes condições de estresse.

As reações que ocorrem em decorrência do sombreamento podem acontecer com as plantas cultivadas em áreas agrícolas, uma vez que a presença de plantas daninhas pode causar sombreamento, o que vai refletir no crescimento e desenvolvimento da cultura. Assim, a competição entre as plantas para a obtenção de luz é de grande importância, pois uma planta forma uma barreira física sobre a outra, impedindo a penetração da luz (Pitelli, 2014) ou mudando a qualidade dessa luz. Isto faz com que a planta sombreada mude suas respostas fotomorfogênicas e aloque mais recursos para um rápido estiolamento (Taiz e Zeiger, 2009).

Vale ressaltar que na literatura são encontrados diversos estudos sobre a interação entre os hormônios vegetais e as condições adversas em plantas modelo (Moreno et al., 2009; Carvalho et al., 2013; Kazan e Manners, 2011), mas é importante a realização de trabalhos que investiguem essas respostas em outras plantas encontradas em ambiente natural (Cotado et al., 2018) ou cultivadas comercialmente (Oney e Bingham, 2014; Ghassemi-Golezani e Farhangi-Abriz, 2018; Izaguirre et al., 2013). Por esta razão, informações sobre estes parâmetros podem mostrar como a planta se comporta em situações de estresse, contribuindo cada vez mais para os estudos de fisiologia, fotomorfogênicos e de melhoramento genético das plantas cultivadas.

Sendo assim, este trabalho tem como hipótese que o uso de AJ exógeno auxilia a cultura nas respostas ao sombreamento provocado por plantas daninhas. Com este hormônio, a planta conseguirá superar mais rapidamente esta condição de estresse, o que poderá resultar em menores perdas de produção decorrente da competição por luz.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. A cultura do tomate

A espécie *Solanum lycopersicum* L., comumente conhecida como tomateiro, é originária da costa oeste da América do Sul, local com temperaturas moderadas entre 15 a 19°C e precipitações pluviométricas pouco intensas. Assim, esta cultura floresce e frutifica nas mais variáveis condições climáticas em países com climas tipo tropical, subtropical e temperado, apresentando melhor desenvolvimento em condições de alta luminosidade (Dossa e Fuchs, 2017; EMBRAPA, 1993). No Brasil, por exemplo, devido a estas características da cultura, é possível a realização de duas safras ao longo do ano, de acordo com a época de colheita: safra de verão (de dezembro a maio) e de inverno (entre os meses de abril a outubro) (Hortifruit Brasil, 2018).

Pertencente à família das solanáceas, caracteriza-se como uma planta herbácea, com abundante ramificação lateral. É comumente cultivada como planta anual, com ciclo variando entre 4 e 7 meses, com 1 a 3 meses de colheita (Filgueira, 2008). A haste das cultivares de mesa pode chegar a 2,5 m, sob poda, e as cultivares rasteiras podem chegar a 1,0 m de altura, terminando com os cachos das flores (Naika et al., 2006; Tomate, 2018).

Apresenta-se com dois hábitos de crescimento distintos, classificados como: indeterminado, em que se enquadram a maioria dos cultivares para mesa; e determinado, que são as cultivares rasteiras com finalidade industrial (Brito Jr., 2012). Desta maneira, as cultivares de mesa são mantidas em estaquia para consumo *in natura* (EMBRAPA, 1993; Ronchi et al., 2010); e no cultivo rasteiro, os frutos são comercializados para as indústrias que os usam como matéria-prima de produtos alimentícios (EMBRAPA, 1993). Possui o caule flexível, o que dificulta para a planta se manter em posição vertical e sustentar o peso dos frutos após a frutificação (Dossa e Fuchs, 2017).

Suas flores são hermafroditas e com autopolinização, mas a polinização cruzada é muito importante para essa cultura, pois as anteras precisam vibrar para que os grãos de pólen atinjam o estigma da flor, e esta vibração é proporcionada por polinizadores ou pelo vento (Silva et al., 2017). Os frutos são bagas carnosas e suculentas, geralmente vermelhos quando maduros, e verdes e pilosos quando imaturos (Naika et al., 2006). O formato varia, podendo ser globular achatado ou piriforme (Tomate, 2018).

Por ser adaptado a diferentes condições climáticas (Dossa e Fuchs, 2017), o tomateiro é uma das plantas mais cultivadas e um dos vegetais mais consumidos no mundo, com produção crescente e em larga escala (Porto et al., 2016). A China é o maior produtor mundial, responsável por 31% da produção de tomate no mundo, seguido pela Índia (11%) e pelos Estados Unidos (8%) (Dossa e Fuchs, 2017).

O Brasil também se destaca como um dos principais produtores mundiais, sendo o nono maior produtor e responsável por 2,5% da produção mundial em 2014 (Dossa e Fuchs, 2017). No país, os principais Estados produtores são Goiás, com 19,4% de área colhida em 2017; seguido por São Paulo e Minas Gerais, com 19,2% e 17,6% de área colhida, respectivamente (IBGE, 2017). Outros Estados que se destacam na produção nacional de tomates são Bahia (9,9%), Santa Catarina (4,6%), Paraná (4,5%) e Rio Grande do Sul (3,9%) e, juntos, estes sete Estados representam 70% de toda produção do país (IBGE, 2017).

De acordo com o Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE) (2017), a produção nacional de tomate deve ser de 4,5 milhões de toneladas em 2018, representando um acréscimo de 1,9% em relação à safra 2017.

Considerada a segunda hortaliça mais importante no país (Ronchi et al., 2010), estima-se que no Brasil o consumo desta hortaliça esteja em 21 kg per capita ano⁻¹, aproximadamente (Dossa e Fuchs, 2017). A importância desta cultura no agronegócio brasileiro também se deve ao fato de que, além do fruto de tomateiro ser usado como matéria-prima na indústria, também se torna importante para as indústrias de insumos, embalagens, máquinas agrícolas, etc., movimentando o setor nacional (Quezado-Duval e Inoue-Nagata, 2009).

Um dos genótipos de tomateiro mais utilizados no Brasil e no mundo é o híbrido comercial Heinz 9553 (H9553), que foi desenvolvido pela companhia Heinz

Seed e é comercializado no Brasil pela empresa EAGLE Comércio de Sementes Ltda. Este híbrido é conhecido pela sua boa tolerância a doenças como a mancha bacteriana (Giordano et al., 2000; Luz et al., 2016) e, de acordo com Pontes et al. (2012), esta característica do híbrido justifica seu uso em larga escala, uma vez que há um aumento no potencial produtivo.

2.2. Competição entre plantas

A lavoura de tomateiro pode ser considerada de alto risco, uma vez que esta cultura é muito suscetível ao ataque de pragas e doenças e à presença de plantas daninhas, além de exigir maiores investimentos em insumos e serviços (Brito Jr., 2012). Assim como outras culturas, o tomateiro é suscetível às interferências geradas pela presença de plantas daninhas, causando perda de qualidade e de produtividade, principalmente devido à competição entre as plantas (Vidal, 2010). De acordo com Nascente et al. (2004), a perda de produtividade do tomateiro cultivado durante todo o ciclo com plantas infestantes chegou a 75,5%.

Assim, para amenizar as perdas de produtividade é importante o manejo e controle das plantas infestantes (Vidal, 2010), porém este processo é um dos principais problemas enfrentados nos sistemas agrícolas (Formagio et al., 2012). De acordo com o senso do IBGE, na safra de 2006 (IBGE, 2006), estima-se que do total de 7.401 estabelecimentos de produção de tomate rasteiro no Brasil, 3.854 estabelecimentos utilizaram defensivos agrícolas (entre inseticidas, fungicidas e herbicidas), e obtiveram uma produção de 338.273 toneladas de tomate. Já nos 3.547 que não fizeram uso destes produtos, a produção caiu para 44.602 toneladas.

Estes dados mostram que o uso dos defensivos agrícolas é importante para um controle mais efetivo e menor redução na produção das culturas, mas o manejo integrado é essencial para diminuir os custos e amenizar outros impactos negativos para a produção, como prejuízos ambientais, agronômicos e de saúde (Hirata et al., 2014; Ronchi et al., 2010; Maciel, 2014).

Como toda cultura, áreas de cultivo intensivo de tomateiro tornam a planta vulnerável às interferências impostas pelas plantas daninhas, como a competição por fatores de crescimento (água, luz, nutrientes, espaço), pela possibilidade da presença de substâncias alelopáticas provenientes destas plantas, a multiplicação de pragas e doenças que se hospedam nas plantas daninhas e as dificuldades que essas causam à realização dos tratos culturais, além de poderem depreciar o produto colhido (Zanatta et al., 2006). Como consequência, ocorre redução na produtividade e na qualidade do produto comercial, no caso, dos frutos do tomateiro (Pontes et al., 2012; Hirata et al., 2014). A presença da comunidade infestante também pode levar à redução da homogeneidade de desenvolvimento da cultura, o que dificulta as operações de colheita e também deprecia a qualidade do produto (Hirata et al., 2014).

Para cultura do tomate, vários autores já verificaram em seus trabalhos que a presença de plantas daninhas causa reduções significativas na produtividade (Portugal et al., 2015; Nascente et al., 2004; Hernandez et al., 2007; Parreira et al., 2010; Silva et al., 2010) e que o período crítico de prevenção de interferência das plantas (PCPI) situou-se entre 33 e 76 dias após o transplante das mudas na área (Nascente et al., 2004). Os efeitos negativos gerados acarretam em alterações no crescimento e desenvolvimento da cultura, e redução no tamanho, peso e número de frutos, além de atraso na maturação destes (Hernandez et al., 2007). De acordo com Nascente et al. (2004), a arquitetura do tomateiro e o espaçamento utilizado em seu cultivo podem ou não favorecer a permanência destas plantas durante o ciclo da cultura.

Segundo Pitelli (2014) e Rigoli et al. (2008), a competição entre plantas pode ser definida como uma relação biótica em que diferentes indivíduos presentes num mesmo ambiente usam um mesmo recurso fundamental ao crescimento e desenvolvimento, e que torna-se limitado para atender à demanda no local. Estes recursos são água, luz, nutrientes e CO₂, principalmente (Marcolini et al., 2010; Swanton et al., 2015). Assim, a capacidade de competição de uma planta, seja uma cultura ou uma planta daninha, depende de fatores como seu porte e arquitetura, sua área foliar, a velocidade de germinação e estabelecimento da plântula, a

velocidade de crescimento, seu sistema radicular, sua adaptação às variações do ambiente, entre outros (Pitelli e Pitelli, 2008).

A competição entre plantas pode ser considerada como um processo físico, pois a planta, ao modificar o ambiente ao seu redor, também transforma o ambiente para outra planta. Alguns exemplos desta alteração são a formação de uma barreira física à penetração de luz e a redução na disponibilidade de espaço, nutrientes e água (Pitelli, 2014).

Neste contexto, a competição por luz é de grande importância, uma vez que a formação do sombreamento reduz sua disponibilidade. Apesar de a radiação solar ser um recurso infinito e de suprimento constante, a velocidade e a intensidade de interceptação são fatores determinantes na capacidade de competição das plantas (Pitelli, 2014). Esta condição pode ser encontrada em áreas agrícolas com a presença de plantas daninhas causando sombreamento à cultura, ou pela proximidade das plantas cultivadas (Kim et al., 2016; Nozue et al., 2015). Ambos os casos refletem no crescimento e desenvolvimento da cultura, uma vez que provoca mudanças em suas respostas fotomorfogênicas e alocação de mais recursos para um rápido crescimento em extensão (Taiz e Zeiger, 2009), o que resulta em perdas como menor diâmetro do caule (Larcher, 2006).

A capacidade de interceptação da radiação solar pela cultura pode ser alterada pela velocidade de crescimento, composição, distribuição e densidade da comunidade infestante, o que também determina seu potencial de interferência sobre a planta cultivada (Pitelli, 2014). Segundo Garvey Jr. et al. (2013), para evitar perdas de rendimento do tomate comercializado, a cultura deve permanecer livre de convívio com *Amaranthus palmeri* entre a terceira e sexta semana após o transplante, uma vez que a redução na qualidade dos frutos foi provocada pela competição por luz, pois o crescimento em altura da planta daninha foi maior que o da cultura, mantendo-se assim até o final do ciclo.

Outros fatores também devem ser levados em consideração para averiguar o grau de interferência da comunidade infestante, como as espécies presentes, distribuição e densidade (Barroso et al., 2012; Marcolini et al., 2010), e depende também da duração e da época de convivência das plantas, além das condições edafoclimáticas e tratos culturais (Pitelli, 1985).

Dentre eles, a densidade (número de indivíduos) e o arranjo espacial (espaçamento entre plantas) são fatores que interferem diretamente na relação entre as plantas (Bezerra et al., 2014), e variam de acordo com o nível de infestação da área, sendo plantas pertencentes a uma espécie ou uma comunidade variada (Hernandez et al., 2002; Portugal e Vidal, 2009).

De acordo com Carvalho e Christoffoleti (2008), a alta densidade é um fator mais importante para a competição do que com a habilidade competitiva intrínseca das espécies. Segundo Bianchi et al. (2016), de modo geral, as plantas cultivadas são mais competitivas que as plantas daninhas, porém estas se apresentam em maior número de indivíduos, ou seja, alta densidade, o que torna a população como um todo mais competitiva devido ao maior grau de infestação (Vilà et al., 2004).

Portanto, é importante conhecer os efeitos que a presença de plantas daninhas pode causar na planta cultivada, sejam esses agrônômicos ou fisiológicos e bioquímicos. Como o manejo de plantas daninhas em culturas hortícolas é complexo devido aos sistemas de produção e pela própria fisiologia das plantas (Pereira, 2004), a busca por novas alternativas de manejo é de grande importância, seja ela através de melhorias na cultura ou por meios que atinjam diretamente as plantas daninhas.

Uma espécie de planta daninha de grande importância nas áreas agrícolas, como no cultivo de tomateiro, é a *Raphanus raphanistrum* L., que pertence à família Brassicaceae, popularmente conhecida como nabiça, e é também considerada uma das principais plantas daninhas desta família botânica (Blanco, 2014). Trata-se de uma planta anual que atinge cerca de 50-100 cm de altura, ciclo C3 de assimilação de carbono e desenvolve um grande número de folhas de formas variadas, com o limbo chegando a 20 cm de comprimento por 8 cm de largura (Kissmann e Groth, 1992). Pode ser encontrada em todo o Brasil, principalmente nas regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste (Kissmann e Groth, 1992), o que mostra a importância do manejo desta planta, além de ser importante conhecer os efeitos que a presença de plantas daninhas pode causar na planta cultivada, seja esses agrônômicos ou fisiológicos e bioquímicos.

2.3. Relação entre o sombreamento e as plantas

As plantas são constantemente expostas a diversas situações de estresses bióticos e abióticos, como a presença de pragas e patógenos e as condições de estresse hídrico, salino, etc. (Morais et al., 2018), além da competição com outros organismos pelos recursos naturais (Swanton et al., 2015). Contudo, elas são capazes de modular respostas de defesa para superar o período de estresse (Soares e Machado, 2007). Estas respostas variam desde alterações na expressão gênica e metabolismo celular até variações na taxa de crescimento e produção de biomassa (Pinto et al., 2011). Como consequência do estresse sobre os tecidos vegetais, também ocorrem mudanças no metabolismo do oxigênio, causando um estresse oxidativo nas células (Caverzan, 2012).

O estresse oxidativo acontece quando a produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) formadas através da redução univalente da molécula de oxigênio (O_2) é maior do que sua eliminação, causando a perda de função ou morte celular (Caverzan, 2012). Assim, o efeito do estresse pode ser avaliado através das EROs, que podem ser os radicais superóxido (O_2^-), hidroxila (OH^-), oxigênio singlet (1O_2) e peróxido de hidrogênio (H_2O_2), sendo que estas moléculas podem reagir com lipídios, proteínas, pigmentos e ácidos nucleicos, e desta forma causar a inviabilidade das células (Agostinetto et al., 2016).

Dentre os tipos de estresse que podem prejudicar as plantas está a quantidade de luz recebida e absorvida pela planta. Assim, a planta precisa se adaptar ao ambiente em que estiver presente para otimizar sua captação de energia de acordo com a quantidade, qualidade e direção da luz disponível, e desta forma realizar seus processos vitais, como a fotossíntese (Franklin e Whitlam, 2005).

De acordo com Ballaré (1992) e Kazan e Manners (2011), a luz (qualidade e a intensidade dos comprimentos de onda) é um dos fatores mais importante para uma planta, pois se trata de um veículo de informações para o metabolismo dos organismos, influenciando diretamente seu crescimento e desenvolvimento. A luz vermelha, por exemplo, é um dos principais espectros absorvidos pela planta e que possibilita a realização de seus processos metabólicos e fisiológicos como a

fotossíntese, garantindo seu crescimento e desenvolvimento (Chen et al., 2016; Kim et al., 2016).

Devido a esta importância, a condição de sombra, como sob presença de plantas vizinhas, representam um desafio e pode ser crucial para a sobrevivência da planta (Kazan e Manners, 2011; Nozue et al., 2015). Para a captação da luz, as plantas desenvolveram meios complexos intrínsecos para a percepção da qualidade específica da luminosidade, sendo capaz de transmitir estes sinais para ativação dos mecanismos de desenvolvimento através de sinalizadores (Kazan e Manners, 2011).

2.4. Fotomorfogênese e fitocromos

A percepção da quantidade, da qualidade e da direção de luz disponível nas plantas ocorre através de sinalizadores conhecidos como fotorreceptores, que são pigmentos capazes de captar diferentes comprimentos de onda do espectro de luz, como vermelho (V), vermelho distante (VD), azul, verde e ultravioleta, todos presentes na radiação solar (Kazan e Manners, 2011). Os fotorreceptores que absorvem nos comprimentos de onda do vermelho (V ~ 700 nm) e vermelho distante (VD 700-800 nm) são chamados de fitocromos, enquanto que criptocromos são aqueles que absorvem no comprimento de onda da luz azul/ultra-violeta A (UVA) (320-400 nm). Há também os fotorreceptores que absorvem no comprimento de onda de UVB (280-320 nm) e as fototropinas, envolvidas no processo de fototropismo, e que também absorvem na luz azul (400-490 nm) (Carvalho, 2003).

Os fitocromos são responsáveis pela detecção das mudanças na qualidade da luz nas regiões de azul, vermelho e vermelho distante do espectro de radiação visível / luz branca (Mereb, 2017). As proteínas deste fotorreceptor são codificadas por cinco genes estruturalmente diferentes (PHYA – PHYE), sendo que PHYA é o principal receptor da luz vermelho distante, enquanto a luz vermelha é percebida principalmente por PHYB (Kazan e Manners, 2011).

Os fitocromos são biossintetizados na sua forma inativa (Fv) e, quando submetidos ao comprimento de onda vermelho, eles passam para sua forma ativa

(Fvd). No momento em que recebe a luz de vermelho distante, ocorre a foto-conversão do fitocromo, voltando para sua forma inativa (Fv). Em condições com toda a radiação disponível é estabelecido um equilíbrio entre estas duas formas existentes (Franklin e Whitelam, 2005; Carvalho, 2003). Este mecanismo permite que sejam percebidas as alterações na taxa entre os comprimentos de onda vermelho e vermelho distante (taxa V:VD) (Quail, 1994).

Segundo Moreno et al. (2009) e Franklin e Whitelam (2005), esta percepção da luz pelos fitocromos funciona como um sinal de alerta para a detecção da presença de plantas vizinhas, ou seja, competidoras. Esta percepção pode ocorrer através da redução da taxa V:VD, causada pela proximidade dos tecidos que contém clorofila antes mesmo de ocorrer o sombreamento (Casal, 2013), e pela redução na radiação fotossinteticamente ativa (PAR – photosynthetically active radiation) (Nozue et al., 2015). A redução da PAR também pode ser detectada pelos criptocromos, uma vez que a intensidade da luz azul também é reduzida (Nozue et al., 2015).

As plantas podem apresentar diferentes respostas quando submetidas a determinado comprimento de onda. Em condições de luz natural (radiação solar), os comprimentos de onda azul e vermelho fornecem energia luminosa que será transformada em energia química na fotossíntese, e a planta apresenta seu crescimento e desenvolvimento normais (Taiz e Zeiger, 2009). De acordo com Chen et al. (2016), a luz vermelha é indispensável para o desenvolvimento da fotossíntese e afeta diretamente os processos morfogênicos das plantas.

Já em condições de sombra, esse fornecimento de energia é interrompido, limitando a fotossíntese, por exemplo. Como consequência, as plantas desencadeiam estratégias para evitar este sombreamento, que são conhecidas como síndrome de evitação à sombra (SAS – shade avoidance syndrome), que incluem o alongamento do hipocótilo, em plântulas e pecíolos; alteração no movimento das folhas; aceleração do período de florescimento, entre outras respostas fisiológicas ao longo do ciclo de vida do organismo (Nozue et al., 2015). Além disso, nesta condição ocorre a supressão das respostas de defesa de AJ e ácido salicílico (AS), deixando a cultura mais suscetível ao ataque de pragas e

doenças (Kim et al., 2016). Estas mudanças resultam na queda de produtividade em áreas cultivadas (Casal, 2013; Kim et al., 2016).

Isto pode custar o desenvolvimento foliar e de órgãos de armazenamento (Franklin e Whitelam, 2005). Estas respostas também são desencadeadas quando a planta é submetida ao comprimento de onda vermelho-distante, pois é uma radiação pouco absorvida por ela (Franklin e Whitelam, 2005).

Segundo Lima et al. (2010), a qualidade das plantas submetidas a diferentes níveis de sombreamento pode ser avaliada através de parâmetros morfológicos e fisiológicos, como altura da planta, massa seca total, relação clorofila a/b, conteúdo de clorofila e carotenoides totais.

Chen et al. (2016) verificaram que plantas de alface submetidas a luz VD obtiveram menor biomassa, o que indica que este comprimento de onda não substitui os efeitos da luz V para as plantas. Estudos mostram que sob luz VD ou escuro, as plantas apresentaram estiolamento com alongação do hipocótilo em relação aos seus homólogos que cresceram na luz, e a luz V inibiu o alongamento do hipocótilo (Franklin e Whitelam, 2005; Mereb, 2017; Galati, 2016).

Além de condições naturais de sombreamento, uma planta pode ser submetida à luz VD devido ao sombreamento provocado pela presença de outra planta, que vai absorver a luz V e “filtrá-la”, refletindo VD, que será percebido e sinalizado pelos fitocromos pela relação V:VD (Franklin e Whitelam, 2005). De acordo com Kim et al. (2016), este cenário é comum em ambientes agrícolas com presença de plantas daninhas, caracterizando a competição por luz, pois a redução da relação V:VD provocada pelas plantas vizinhas à cultura provoca as respostas de SAS, como estiolamento, por exemplo, além de suprir as respostas de defesa de AJ e AS, deixando a cultura mais suscetível ao ataque de pragas e doenças.

Desta forma, o conhecimento a respeito deste tipo de interação (luz, cultura e planta daninha) é importante e pode servir como ferramenta para maximizar a produção agrícola.

2.5. Ácido jasmônico

As plantas apresentam outros compostos que também participam da percepção e sinalização da luz, como é o caso dos hormônios vegetais que interagem com os fitocromos (Carvalho et al., 2010). Os hormônios vegetais, também chamados de fito-hormônios, são compostos orgânicos produzidos naturalmente pelas plantas e que, em baixa concentração, influenciam em sua fisiologia, sendo produzidos em um local específico e induzindo respostas em outra localidade na planta (Fagan et al., 2015; Lessenger, 2006).

Desta forma, estes compostos regulam os efeitos fisiológicos na planta (Gonçalves, 2013), ou seja, aspectos do desenvolvimento e crescimento (Nozue et al., 2015). Podem ser divididos em promotores (auxinas, giberelinas e citocininas) ou inibidores de desenvolvimento (etileno, ácido abscísico) (Fagan et al., 2015). Recentemente, outros compostos foram considerados hormônios vegetais, tais como os brassinosteroides, salicilatos, jasmonatos e poliaminas (Fagan et al., 2015; Kerbauy, 2012).

De acordo com Kerbauy (2012), os hormônios podem ter relação com a expressão de genes envolvidos na defesa e sinalização das respostas a estresses. Os efeitos provocados por estímulos bióticos ou abióticos acionam sistemas de sinalização que ativam os genes de resistência. Isto pode causar reações genéricas ou específicas, ativando ou inibindo várias rotas metabólicas e alterando a biossíntese e o acúmulo dos compostos nas plantas (Velini et al., 2009).

Segundo Fagan et al. (2015), esta sinalização pelos hormônios ocorre através de três etapas, em que a primeira é a recepção da sinalização e depende da presença de células-alvo; a segunda é a transdução do sinal, que envolve reações de produção dos mensageiros secundários, e a terceira é a resposta fisiológica em nível celular. A partir destas etapas resultam os efeitos fisiológicos, como a divisão e alongamento celular, brotação de gemas e germinação de sementes, indução e crescimento de flores, dominância apical, senescência e defesa da planta.

Nos últimos anos as pesquisas sobre a interação entre os fotorreceptores e os fitohormônios têm aumentado (Kazan e Manners 2011). Entre os mais estudados,

um hormônio vegetal que tem ganhado atenção nas respostas mediadas pelo sombreamento é o ácido jasmônico (AJ) (Ballaré, 2014; Riemann et al., 2008; Riemann et al., 2009), cujo papel é de regular a defesa e o desenvolvimento da planta (Kazan e Manners, 2011; Fagan et al., 2015).

Este hormônio vegetal induz a expressão de genes relacionados à defesa ao ataque de herbívoros (pragas e animais) e ferimentos. O AJ é formado através da rota octadecanóide no peroxissomo, e quando liberado no citoplasma forma o metil jasmonato (MeJA), que age como sinalizador, ativando a transcrição de genes de defesa no núcleo da célula e de células vizinhas (Weber, 2002). Um inibidor de AJ é o ibuprofeno, composto que inibe as reações de lipoxigenase que antecede a formação do AJ (Shan e Liang, 2010).

O AJ e seu metil éster, o metil jasmonato (MeJA), são coletivamente chamados de jasmonatos (Giuli, 2006), e pertencem a família de derivados de ácidos graxos oxigenados produzidos na via de metabolismos de ácidos graxos poli-insaturados (Howe, 2010). Os maiores níveis de jasmonatos são observados no ápice caulinar e radicular e estruturas jovens (folhas e frutos), sendo sua síntese induzida principalmente por ferimentos, seja através de herbívoros ou mecânico, ou por déficit hídrico (Fagan et al., 2015; Gonçalves, 2013).

Estas moléculas são produzidas pela rota octadecanóide, em que enzimas lipases são liberadas nas membranas e promovem a quebra por hidrólise de lipídios nas membranas. Este processo faz com que seja liberado o ácido α -linolênico dos tilacóides dos cloroplastos, promovendo a oxigenação molecular do C18 na posição C13, resultando no derivado 13-hidroperóxido de ácido linolênico (13-HPOT). Este composto sofre a ação de uma desidrogenase formando o primeiro composto cíclico da rota, o ácido 12-oxo-fitodienólico (12-OPDA) (Howe, 2010; Soares e Machado, 2007; Kerbauy, 2012 Fagan et al., 2015).

Este anel de ciclopentanona é liberado do cloroplasto e destinado ao peroxissomo, local de β -oxidação de ácidos graxos nas plantas. No peroxissomo este composto é reduzido, sofrendo três reações de β -oxidação com remoção de seis carbonos da cadeia, completando a biossíntese do ácido jasmônico (Howe, 2010; Fagan et al., 2015;).

Segundo Howe (2010), os compostos oxigenados derivados do C18 de ácido α -linolênico estão relacionados com os processos de desenvolvimento e defesa nas plantas. De acordo com Velini et al. (2009), para que haja a síntese de AJ é essencial a presença do ácido linolênico e, por esta razão, plantas com maior concentração desta substância podem apresentar maior eficiência no sistema sinalizador com AJ, aumentando a tolerância aos estresses.

O AJ formado é considerado um ácido fraco e, por ser uma substância lipofílica, atravessa facilmente as membranas, podendo ser transportado pelos feixes vasculares, principalmente pelo floema (Fagan et al., 2015; Howe, 2010). AJ e OPDA acumulados em folhas de tomate são mais encontrados nas veias em comparação com a lâmina da folha (Östin et al., 1998). A volatilização de MeJA também permite que outros órgãos ou plantas vizinhas sejam atingidos (Fagan et al., 2015).

O acúmulo de AJ no cloroplasto ocorre durante o dia, uma vez que a luz estimula sua biossíntese, e a noite o AJ é liberado para o citoplasma e inibe a expressão de genes envolvidos na fotossíntese (Fagan et al., 2015). Segundo Giuli (2006) e Howe (2010), o nível endógeno de AJ na planta pode variar em função do tecido, tipo celular, estágio de desenvolvimento e pelas condições do ambiente. Estruturas de reprodução como flores e frutos, apresentam maior acúmulo desta molécula, evidenciando a importância do AJ na reprodução das plantas (Howe, 2010).

Os jasmonatos são muito importantes em relação ao desenvolvimento e crescimento das plantas, atuando em diversos processos como promover a senescência; ativar enzimas de degradação de clorofilas e da enzima Rubisco; ativar a indução da biossíntese de etileno; retardar ou inibir o crescimento vegetal, por bloquear a incorporação de glicose; estimular o fechamento dos estômatos; induzir ou inibir a germinação em sementes devido a alteração a sensibilidade das mesmas ao ácido abscísico (ABA); em condições de estresse pode aumentar a tolerância das plantas a patógenos e pragas e atrair inimigos naturais por serem compostos voláteis (Fagan et al., 2015; Sanchez, 2008; Deuner et al., 2015). Quando é feita sua aplicação exógena estes efeitos podem ser potencializados (Sanchez, 2008).

Também há estudos que mostram a relação deste hormônio em condições de estresse ambiental, em que a via dos octadecanóides é ativada, por exemplo, através de elicitores, estresse osmótico e estresse hídrico (O'Donnell et al., 2003), como no trabalho de Gonçalves (2013), em que foi observado que plantas tratadas com metil salicilato (MeS) e jasmonatos apresentam maiores reduções na transpiração, pois estes compostos podem ter interferido na percepção dos sinais de estresse, aumentando a eficiência do fechamento de estômatos e a redução da taxa de transpiração.

Em seu trabalho, Nafie et al. (2011) verificaram a ação do ácido jasmônico sobre a tolerância a estresse em melão (*Cucumis melo* L.) sob a produção de metabólitos secundários, em que as plântulas de melão tratadas com jasmonato apresentaram maior tolerância a condições de estresse, pois se aumentou a produção de moléculas bioativas específicas.

Além disso, um dos principais processos de atuação destes compostos é o mecanismo de defesa das plantas, em resposta a ferimentos e ataque de pragas e patógenos (Deuner et al., 2015; Ballaré, 2014) e, após uma injúria, os níveis de AJ aumentam rapidamente (Deuner et al., 2015). Neste contexto, os jasmonatos induzem a expressão de genes de defesa direta da planta, como a produção de toxinas (nicotina, compostos fenólicos e flavonóides) e proteínas específicas, como aquelas que prejudicam a digestão nos insetos (proteínas inibidoras de proteases), e assim a planta emite compostos voláteis que atuam como defesa indireta contra o ataque (Baldwin et al., 2002).

Moraes et al. (2008) avaliaram o uso de *cis*-jasmona (cJ), um produto final da biossíntese do AJ, para a defesa de trigo e verificaram que ocorreu a indução de metabólitos secundários contra as pragas na cultura. Bruce et al. (2003) observaram que a aplicação exógena de *cis*-jasmona reduziu a população de pulgão *Sitobion avenae* F. em trigo pelo aumento da tolerância da cultura.

Couto (2006) trabalharam com diferentes concentrações de MeJA exógeno em mudas de eucalipto e verificaram que insetos adultos de psílideo apresentaram preferência pelas plantas tratadas com o tratamento mais baixo (5,0 µM de MeJa), semelhante ao observado na testemunha, mostrando que a defesa da planta não foi suficiente para repelir o inseto.

O processo de sinalização pelo AJ aos genes no núcleo ocorre através de fatores de transcrição, conhecidos por MYC2, MYC3 e MYC4 (Fernandez-Calvo et al., 2011), que por sua vez são bloqueados pela proteína jasmonate zim-domain (JAZ), reprimindo as respostas à defesa. A ação do AJ ocorre quando ele forma um conjugado com o aminoácido isoleucina (Ile), formando o hormônio bioativo jasmonato-isoleucina (JA-Ile). Este conjugado se liga ao complexo de proteínas SFC^{COI1}, formado por um complexo de ubiquitina E3 ligase (Skp1-Cul1-F-box) e a proteína coronatina-insensível (COI1). Esta nova formação faz ligação com JAZ, o que leva a ubiquitinação (processo de degradação) desta proteína e degradação pelo proteossomo 26-S e, conseqüentemente, ocorre a ativação dos fatores de transcrição de genes de defesa, iniciando os processos e respostas de defesa das plantas (Ballaré, 2014).

Segundo Moreno et al. (2009) e Ballaré (2014), os fitocromos têm participação na modulação das respostas do AJ, sendo reguladores positivos de AJ e outras rotas de defesa das plantas. Isto se deve ao fato de que quando o fitocromo B (phyB) recebe luz (alta relação V:VD), ele passa para sua forma ativa e induz a ação das proteínas DELLA, que por sua vez promovem a síntese do 26-S, sendo assim um regulador negativo de JAZ (Ballaré, 2014). Desta forma, em condições de baixa relação de V:VD, como sob sombreamento, o phyB fica inativo e ocorre a diminuição da síntese de 26-S. Portanto, é suposto que o nível de JAZ seja alterado, e a sinalização de defesa promovida pelo AJ se torna ineficiente, não desencadeando as respostas de defesa, e a planta estará mais suscetível ao ataque de herbívoros (Ballaré, 2014; Izaquirre et al., 2006).

As plantas apresentam plasticidade para se adaptarem ao meio, alocando recursos para driblar uma condição desfavorável, o que pode acarretar em um custo e faltar energia para realizar outras funções, sendo esta alocação conhecida como “dilema” da planta (Moreno et al., 2009). Sob sombreamento, por exemplo, a planta se encontra nesta situação, uma vez que aloca seus recursos para evitar a competição com planta vizinha, como no caso das respostas ao SAS, o que pode prejudicar seu sistema de defesa contra pragas e patógenos, com a redução da ação e volatilização dos jasmonatos (Moreno et al., 2009; Nozue et al., 2015).

De acordo com Carvalho et al. (2013), embora muitos trabalhos mostrem que a radiação e o AJ podem modular separadamente o crescimento das plantas em condições de estresse, a relação entre estes dois fatores e as respostas das plantas ainda foi pouco estudada, e é necessária uma maior compreensão sobre os processos moleculares e bioquímicos para várias espécies de plantas sob diferentes condições de estresse.

Vários autores observaram em plantas mutantes aos jasmonatos a relação entre este hormônio e a condição de luminosidade. O uso de plantas mutantes tem provado ser uma importante ferramenta para estudar o papel do AJ e os mecanismos moleculares e bioquímicos (Howe, 2010). Izaguirre et al. (2006) avaliaram o ataque de *Manduca sexta* em plantas de tabaco (*Nicotiana longiflora*) expostas a VD refletido e verificaram que houve aumento de 48% na massa das lagartas nestas plantas comparada com o controle.

A espécie *Arabidopsis thaliana* é muito utilizada para estudos entre luz e AJ (Moreno et al. 2009; Cerrudo et al. 2012), mostrando a relação negativa entre defesa e baixa relação na taxa de V:VD (Izaguirre et al., 2013). Outros estudos relacionando hormônios e a luz têm sido desenvolvidos com a cultura do tomate (Carvalho, 2007; Carvalho, 2013, Zhai et al., 2007). Segundo Melo et al. (2009), o estudo com o tomateiro, principalmente com uso da cultivar em miniatura Micro-Tom (*Lycopersicon esculentum* cv Micro-Tom), é mais vantajoso para fins de pesquisa, uma vez que apresenta diversidade de metabólitos secundários, padrão morfogenético, além de seu porte reduzido, ciclo rápido e com suas sementes viáveis.

Assim, é imprescindível que sejam realizados mais estudos de pesquisa básica sobre a interação de luz e AJ, para que se encontrem outros caminhos aplicáveis para o manejo das culturas agrícolas.

Além dos fitocromos, os hormônios vegetais também participam da sinalização da luz (Carvalho et al., 2010), pois estão relacionados com a expressão de genes envolvidos na defesa e sinalização das respostas a estresses (Kerbaui, 2012). É o caso do ácido jasmônico (AJ) (Ballaré, 2014; Riemann et al., 2009), cujo papel é de regular a defesa e o desenvolvimento da planta (Kazan e Manners, 2011; Fagan et al., 2015), induzindo a expressão de genes relacionados à defesa ao ataque de herbívoros (pragas e animais) e ferimentos. O AJ é formado através da

rota octadecanóide e liberado no citoplasma, formando o metil jasmonato (MeJA) que age como sinalizador, ativando a transcrição de genes de defesa no núcleo da célula e de células vizinhas (Weber, 2002). Um inibidor de AJ é o ibuprofeno (IBU), composto que inibe as reações de lipoxigenase que antecede a formação do AJ (Shan e Liang, 2010).

De acordo com Carvalho et al. (2013), muitos trabalhos mostram que a radiação e o AJ podem modular separadamente o crescimento das plantas em condições de estresse. A relação entre estes dois fatores e as respostas das plantas ainda foi pouco estudada, e é necessária uma maior compreensão sobre os processos moleculares e bioquímicos para várias espécies de plantas sob diferentes condições de estresse. Por esta razão, o conhecimento sobre este tipo de interação é importante e pode servir como ferramenta para maximizar a produção agrícola.

2.6. Hipótese

Mediante a contínua busca de alternativas para o manejo de plantas daninhas nas áreas cultivadas, estudos sobre a fisiologia e bioquímica das plantas e sua relação no ambiente e em comunidade são cada vez mais necessários. Através dos estudos já realizados, formulou-se a hipótese de que o uso de AJ exógeno auxilia a cultura nas respostas ao sombreamento provocado por plantas daninhas. Com este hormônio, a planta conseguirá superar mais rapidamente esta condição de estresse, o que poderá resultar em menores perdas de produção decorrente da competição por luz.

2.7. Objetivos

O objetivo geral da pesquisa foi estudar a participação do AJ nas respostas do tomateiro ao sombreamento. Os objetivos específicos foram:

Avaliar se o uso do metil-jasmonato causa efeitos sobre o híbrido de tomateiro Heinz 9553, para que se reestabeleça do estresse causado pela baixa luminosidade quando cultivado sob sombreamento artificial;

Avaliar se o uso do metil-jasmonato permite que o híbrido de tomateiro Heinz 9553 se recupere do estresse causado pela baixa luminosidade quando cultivado em competição com a planta daninha *Raphanus raphanistrum* L. (nabiça).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Local de desenvolvimento dos projetos

Os experimentos foram realizados no Laboratório de Plantas Daninhas (LAPDA) do Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho” (FCAV/UNESP), localizada no município de Jaboticabal-SP, com altitude 615,0 m, latitude 21°14’05” e longitude 48°17’09”. O clima do local é classificado como Aw de acordo com a classificação de Köpen.

3.2. Relação entre ácido jasmônico, ibuprofeno e sombreamento no tomateiro híbrido Heinz 9553 em diferentes épocas de cultivo

Este experimento foi realizado em duas épocas do ano, sendo a primeira no período de maio a agosto (outono-inverno), e a segunda no período de setembro a dezembro (primavera-verão).

Cada experimento foi instalado em vasos plásticos de capacidade de 10,0 L, preenchidos com solo tipo Latossolo Vermelho Escuro distrófico (argiloso), no qual foram feitas as correções de adubação e acidez de acordo com Raij et al. (1997) e o resultado da análise química (Tabela 1), quando necessárias. De forma complementar, foi utilizada a solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) a 50% da concentração original para a manutenção das plantas sem estresse nutricional a cada 15 dias.

Tabela 1. Características químicas da amostra do solo (0-20 cm) utilizado como substrato nos experimentos de outono-inverno e primavera-verão.

| Época | pH _{CaCl2} | MO | P _{Resina} | K | Ca | Mg | H+Al | SB | CTC | V% |
|----------|---------------------|--------------------|---------------------|-----|------------------------------------|----|------|------|------|----|
| | | g dm ⁻³ | mg dm ⁻³ | | mmol _c dm ⁻³ | | | | | % |
| out-inv | 6,7 | 10 | 18 | 0,9 | 54 | 14 | 11 | 69,0 | 80,1 | 86 |
| prim-ver | 5,4 | 30 | 82 | 5,0 | 18 | 8 | 24 | 31,0 | 54,9 | 56 |

Foram formadas mudas com as sementes do híbrido de tomateiro Heinz 9553 (H9553) em bandejas de poliestireno com 128 células preenchidas com substrato hortícola. As mudas foram transplantadas para os vasos quando apresentaram o primeiro par de folhas verdadeiras, permanecendo uma planta/vaso.

Os tratamentos consistiram em manter as plantas sob uma condição de sombreamento através do uso de sombrite preto com malhas de 70 e de 30% de interceptação (colocada por cima da primeira) de interceptação, e sob ambiente sem cobertura. Decorridos sete dias após a adaptação aos vasos, aplicou-se o metil-jasmonato (MeJA) e o ibuprofeno (IBU) por quatro semanas (a cada sete dias) nas concentrações apresentadas na Tabela 2, sendo as avaliações de crescimento realizadas sete dias após o início das aplicações (DAI). O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com os tratamentos dispostos em esquema fatorial 2x4, em três repetições, no qual constituíram os fatores as duas condições de luminosidade, com as quatro concentrações das substâncias aplicadas. As análises de MeJA e IBU foram feitas separadamente.

A aplicação das concentrações de MeJA e de IBU foram feitas com pulverizador manual (borrifador) e o volume de solução aplicado em cada planta foi até o ponto de escorrimento. A solução de MeJA foi preparada com diluição em metanol, e o IBU foi diluído em solução de Tween 20% + água destilada, aquecendo-o em banho-maria por três minutos.

Tabela 2. Concentrações de metil-jasmonato (MeJA) e ibuprofeno (IBU) aplicadas no tomateiro que constituíram os tratamentos experimentais.

| Condição de luminosidade | Substância aplicada | Concentração (mM) | Substância aplicada | Concentração (mM) |
|-------------------------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
| Luz natural ou Sombrite | MeJA | 0 | IBU | 0 |
| | | 0,15 | | 1,25 |
| | | 0,25 | | 2,5 |
| | | 0,50 | | 5,0 |

Concentrações baseadas em Shan e Liang, 2010.

Aos 35 após o transplante das mudas, ou seja, na última data de avaliação (28 DAI), foram determinados os teores de pigmentos (clorofilas, carotenoides e antocianinas), de peroxidação lipídica (pelo teste do malondialdeído) e de peróxido de hidrogênio.

Análises bioquímicas – clorofilas e carotenoides

Para determinar os teores de clorofilas e carotenoides, foram usados discos de 0,030g da última folha expandida e colocados em tubos de Eppendorf com 1,5 mL de acetona 80%. Em seguida, as amostras foram levadas à geladeira por 48h a 4°C. Foi feita a extração em triplicatas. Após este período, foi feita a leitura das amostras em espectrofotômetro a 470 nm para carotenoides; 647 nm para clorofila b e 663 nm para clorofila a. Calculou-se a concentração (Lichtenthaler, 1987):

$$Ca = 12,25 A_{663,2} - 2,79 A_{646,8}$$

$$Cb = 21,50 A_{646,8} - 5,10 A_{663,2}$$

$$Cx+c = (1000 A_{470} - 1,82Ca - 85,02Cb)/198$$

Os conteúdos de clorofilas e de carotenoides dos tecidos foram expressos em mg do pigmento pela massa fresca do material vegetal (mg g^{-1}).

Análises bioquímicas – antocianina

Em relação à análise de antocianina, pesou-se 0,050g de massa fresca da última folha expandida, e o material foi acondicionado em tubos de Eppendorf previamente protegidos da luminosidade com papel alumínio, com 480 µL de metanol (99% v/v) acidificado com HCl (99 mL de metanol + 1 mL de HCl). Depois, em condições de penumbra, os tubos foram envolvidos com alumínio e permaneceram em agitador por 36 horas a 60 rpm e 4°C. Posteriormente, foram adicionados 0,36 mL de água destilada e 0,96 mL de clorofórmio, e os tubos foram agitados por 15 minutos a 5000 rpm em centrífuga. O sobrenadante das amostras foi retirado e fez-se a leitura em espectrofotômetro a 535 nm (Lichtentlaler, 1987).

Análises bioquímicas – quantificação de MDA e H₂O₂

Para avaliação da peroxidação lipídica, foi utilizado o teste do malondialdeído (MDA) (Heath e Packer, 1968). Pesou-se 300 mg da última folha expandida e macerou-se com N₂ líquido, adicionando PVPP 20% e 2 mL de ácido tricloroacético 0,1% (TCA). Em seguida, esse material foi transferido para tubos de Eppendorf e centrifugado a 10000 rpm por 15 minutos a 4°C. Depois, 250 µL do sobrenadante foi transferido para tubos contendo 1 mL de TCA 20% + ácido tiobarbitúrio 0,5% (TBA), e os tubos foram levados ao banho-seco por 30 minutos a 95°C. Após este período, os tubos foram colocados em gelo por 10 minutos e depois centrifugados por 5 minutos a 10000 rpm a 4°C para clarificação. Fez-se a leitura em espectrofotômetro nos comprimentos de onda de 535 e 600 nm. As determinações das concentrações de MDA foram realizadas através da seguinte fórmula (valores expressos em nMol de MDA/g de massa fresca):

$$C = (ABS_{(535-600)} / 155000) * 10^6$$

Para determinação do conteúdo de peróxido de hidrogênio (H_2O_2) adotou-se procedimento proposto por Alexieva et al. (2001). Para tanto, pesou-se 100 e 300 mg da última folha expandida das plantas cultivadas em luz e em sombra, respectivamente, e macerou-se com N_2 líquido, adicionando PVPP 20% e 2 mL de ácido tricloroacético 0,1% (TCA). Em seguida esse material foi transferido para tubos Eppendorf e centrifugado a 10000 rpm por 15 minutos a 4°C. Posteriormente, 200 μ L do sobrenadante foi transferido para tubos contendo 200 μ L de solução tampão fosfato de potássio 100 mM e pH de 7,5 e 800 μ L de solução de iodeto de potássio (KI) 1M. Os tubos foram deixados no escuro e em uma caixa de isopor com gelo durante 1h, e depois permaneceram mais 10 minutos no escuro, mas fora do gelo. Fez-se a leitura em espectrofotômetro no comprimento de onda de 390 nm. A quantidade de H_2O_2 foi expressa em μ mol/g de massa fresca.

Análises de crescimento

Aos 28 DAI, além das características já descritas, foram também avaliadas a altura (com régua graduada) e o diâmetro (com paquímetro digital) da parte aérea, o número de folhas e o acúmulo de biomassa seca na parte aérea, dividida em folhas e caule. O material vegetal foi colocado em sacos de papel e levado à estufa com circulação de ar forçada a 60°C por 72h, até a massa ser constante. Após esse tempo, o material foi pesado em balança analítica (Marte, modelo AS-2000C).

Todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5%.

3.3. Resposta do tomateiro (Heinz 9553) ao ácido jasmônico quando sombreado por nabiça

Caixas de cimento amianto de 0,60 x 0,60 x 0,25 m foram preenchidas com terra extraída de um Latossolo Vermelho Escuro distrófico, na qual foi feita a análise química (Tabela 3) e as correções de adubação e acidez (Raij, 1997), de acordo com a necessidade para a cultura. Também foi utilizada a solução nutritiva de Hoagland e Arnon (1950) para manutenção das plantas a cada 15 dias.

Tabela 3. Características químicas da amostra do solo utilizado no experimento.

| Profundidade | pH _{CaCl2} | MO | P _{Resina} | K | Ca | Mg | H+Al | SB | CTC | V% |
|--------------|---------------------|--------------------|---------------------|-----|------------------------------------|----|------|----|------|----|
| | | g dm ⁻³ | mg dm ⁻³ | | mmol _c dm ⁻³ | | | | | % |
| 0-20 cm | 5,4 | 30 | 82 | 5,0 | 18 | 8 | 24 | 31 | 54,9 | 56 |

As mudas de nabiça foram preparadas utilizando bandejas de poliestireno preenchidas com substrato formado por composto vegetal (BioPlant) + vermiculita, e quando apresentaram o primeiro par de folhas verdadeiras foram transplantadas para as caixas nas densidades de 0, 11, 16 e 22 plantas m⁻² (que representam 0, 4, 6 e 8 plantas caixa⁻¹, respectivamente), com um espaçamento de 5,0 cm entre plantas. O mesmo procedimento foi adotado para a produção de mudas do tomateiro, que foram transplantadas ao centro da caixa, de forma que a cultura ficasse rodeada pelas plantas daninhas. As mudas de tomate foram transplantadas com um par de folhas verdadeiras, quando as plantas de nabiça já estavam com pelo menos 10 cm de altura, para que ocorresse o sombreamento.

Aos 15 dias após o transplante (DAT) do tomateiro foi iniciada a aplicação de MeJA somente na cultura, utilizando pulverizador manual (borrifador) e o volume de solução aplicado em cada planta foi até o ponto de escorrimento. A concentração de MeJA aplicada foi de 0,5 mM, sendo a solução preparada como descrito anteriormente. As aplicações foram realizadas semanalmente até o início da senescência das testemunhas de tomate (70 DAT).

O delineamento do experimento foi em blocos casualizados e com três repetições, em esquema fatorial de 2x4, com aplicação ou não do hormônio nas

parcelas e quatro densidades de plantas daninhas em convívio com o tomateiro, aumentando o nível de sombreamento e, logo, aumentando a interceptação da luz.

As plantas foram mantidas em convívio até o final do ciclo da nabiça, que foi mais curto uma vez que o experimento foi realizado na primavera e esta espécie apresenta ciclo mais longo em clima frio (Kissmann e Groth, 1992). Este período coincidiu com o início de florescimento das testemunhas do tomateiro (60 DAT). Portanto, pôde-se fazer a retirada das plantas de nabiça das caixas, uma vez que a cultura já havia sido afetada pela interceptação de luz e já apresentava as consequências em seu crescimento e desenvolvimento, correspondendo ao período crítico de interferência da planta daninha sobre a cultura, que é, em média, de 29 a 56 DAT (Nascente et al., 2004; Hernandez et al., 2007) e acarreta na redução da produtividade.

Foram realizadas sete aplicações, e as avaliações ocorreram sempre uma semana após a aplicação de MeJA, aos 7, 14, 21, 28, 35, 42 e 49 dias após aplicação do hormônio (DAA). As datas de avaliação, correspondendo às análises de crescimento da cultura foram realizadas aos 21, 28, 35, 42, 49, 56 e 63 DAT da cultura. Ao término deste período, foram feitas as análises dos frutos.

Os parâmetros de crescimento são importantes para a observação das respostas da cultura à presença do sombreamento provocado pelas plantas daninhas e à aplicação do MeJA, e podem ser um indicativo da evolução de estresse das plantas expostas a estas condições. Assim, para a análise de crescimento, os parâmetros avaliados foram altura e diâmetro do caule, número de folhas, botões florais e acúmulo de matéria seca da parte aérea, dividida em folhas e caule. Para medição da altura, foi utilizada régua graduada de 30 cm e para o diâmetro um paquímetro digital.

Para a determinação da massa seca, separou-se o material vegetal em folhas e caule, colocando-os em sacos de papel e levando-os à estufa com circulação de ar forçada a 60°C por 72h, até a massa ser constante. Após esse tempo, o material foi pesado em balança analítica (Marte AS-2000C). Os frutos foram avaliados através das determinações de número de frutos por tratamento e massa da matéria fresca e seca.

Todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey a 5%. Quando significativas, as médias foram submetidas à análise de regressão em função das densidades da planta daninha.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Relação entre ácido jasmônico, ibuprofeno e sombreamento no tomateiro híbrido Heinz 9553 em diferentes épocas de cultivo

Experimento outono-inverno

Durante o período de realização do experimento o híbrido H9553 não apresentou seu potencial máximo de crescimento e desenvolvimento. Mesmo após a aplicação de ambos os produtos, o comportamento das plantas se manteve semelhante e constante nos parâmetros de crescimento analisados.

Como pode ser observado em relação à altura das plantas (Tabela 4), não foram encontradas diferenças significativas entre os efeitos das concentrações tanto de MeJA quanto de IBU, sendo que a diferença encontrada foi entre o cultivo de plantas em condição de luz ou de sombra, independente das concentrações dos produtos. Esta resposta das plantas já era esperada, uma vez que apresentam diferenças em seu metabolismo quando submetidas a variações de luminosidade, desencadeando respostas para fugir da sombra e aumentar sua absorção de luz. Este processo é chamado de estiolamento (Franco e Dillenburg, 2007), em que a planta desloca sua energia para aumentar sua altura em busca de luz (Dousseun et al., 2007). Assim, este comportamento não pode ser atribuído às substâncias testadas.

Para o MeJA não se constatou efeito significativo da interação entre a condição de desenvolvimento e as concentrações do produto dos 7 aos 28 dias após o início das aplicações (DAI), com o mesmo ocorrendo com o IBU até os 21 DAI. Contudo, aos 28 DAI, observou-se que as plantas tratadas com 1,25 e 2,50 mM de IBU sob sombreamento apresentaram diferenças significativas em comparação àquelas sob luz (Tabela 5). Isto pode ser um indicativo de que, com sombreamento e em baixa concentração, o IBU pode estimular a inibição de AJ, facilitando as respostas a SAS.

Tabela 4. Valores médios da altura (cm) de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.

| Tratamentos | Altura (cm) – DAI | | | |
|-----------------------|-------------------------------------------|--------|---------|---------|
| | 7 | 14 | 21 | 28 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 3,18 | 5,03 a | 9,17 a | 14,43 |
| Luz natural | 2,84 | 4,25 b | 7,35 b | 13,29 |
| | Concentração aplicada de MeJA (mM) | | | |
| 0 | 2,83 | 4,37 | 8,12 | 13,92 |
| 0,15 | 3,02 | 4,75 | 8,75 | 14,83 |
| 0,25 | 2,95 | 4,63 | 7,83 | 12,58 |
| 0,50 | 3,25 | 4,82 | 8,33 | 14,12 |
| F Cond. de luz | 2,06ns | 5,57* | 9,95** | 1,72ns |
| F Concentração | 0,54ns | 0,36ns | 0,45ns | 1,16ns |
| F Cond x Conc | 0,35ns | 1,72ns | 1,29ns | 0,45ns |
| CV% | 19,34 | 17,51 | 17,08 | 15,40 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 2,98 a | 4,91 a | 9,89 a | 16,48 a |
| Luz natural | 2,28 b | 3,98 b | 6,64 b | 11,88 b |
| | Concentração aplicada de IBU (mM) | | | |
| 0 | 2,83 | 4,37 | 8,12 | 13,92 |
| 1,25 | 2,22 | 4,00 | 8,03 | 14,33 |
| 2,50 | 2,70 | 4,30 | 8,08 | 13,87 |
| 5,00 | 2,77 | 5,12 | 8,83 | 14,58 |
| F Cond. de luz | 10,92** | 7,46* | 18,79** | 16,73** |
| F Concentração | 1,79ns | 1,97ns | 0,26ns | 0,09ns |
| F Cond x Conc | 1,37ns | 2,18ns | 1,83ns | 3,70* |
| CV% | 19,50 | 18,66 | 22,21 | 19,43 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. **, * - significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F; ns – Não significativo pelo teste F.

Tabela 5. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de IBU sobre a altura (cm) do tomateiro H9553 aos 28 DAI.

| Tratamentos | Concentração de IBU (mM) | | | |
|--------------------|--------------------------|----------|----------------|----------|
| | 0 | 1,25 | 2,50 | 5,00 |
| Sombrite | 14,50 aA | 19,17 aA | 17,23 aA | 15,00 aA |
| Luz natural | 13,33 aA | 9,50 bA | 10,50 bA | 14,17 aA |
| DMS | Fator 1 – 4,77 | | Fator 2 – 6,44 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAI: Dias Após o Início das aplicações; DMS: Fator 1 – referente às médias do fator condição de luminosidade; Fator 2 – referente às médias do fator de concentração.

Da mesma forma que a altura, ao analisar o diâmetro das plantas verifica-se que não há diferenças significativas entre os efeitos das concentrações de MeJA e IBU, somente entre as condições de luz e sombra (Tabela 6). Observa-se que as plantas sob sombreamento tiveram menor valor de diâmetro do caule do que as sob luz natural, dos 7 aos 28 DAI, independente da concentração. Moreno et al. (2009) explicam que quando a planta apresenta respostas ao SAS, seu gasto de energia é destinado para sair daquela condição, então a planta estiola e não faz reservas como para aumentar o caule (Lima et al., 2010). Para essa característica não se constatou interação significativa entre os fatores.

Tabela 6. Valores médios do diâmetro (mm) de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.

| Tratamentos | Diâmetro (mm) – DAI | | | |
|-----------------------|-------------------------------------------|---------|---------|----------|
| | 7 | 14 | 21 | 28 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 1,25 | 1,92 b | 2,99 b | 3,33 b |
| Luz natural | 1,36 | 2,43 a | 3,92 a | 5,33 a |
| | Concentração aplicada de MeJA (mM) | | | |
| 0 | 1,25 | 2,12 | 3,66 | 4,17 |
| 0,15 | 1,28 | 2,20 | 3,39 | 4,47 |
| 0,25 | 1,30 | 2,12 | 3,32 | 4,27 |
| 0,50 | 1,38 | 2,27 | 3,45 | 4,42 |
| F Cond. de luz | 3,31ns | 27,86** | 41,38** | 164,07** |
| F Concentração | 0,91ns | 0,55ns | 1,02ns | 0,77ns |
| F Cond x Conc | 0,65ns | 1,32ns | 1,43ns | 1,28ns |
| CV% | 11,18 | 11,03 | 10,27 | 8,87 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 1,21 b | 2,08 b | 3,32 b | 3,73 b |
| Luz natural | 1,39 a | 2,50 a | 4,14 a | 5,15 a |
| | Concentração aplicada de IBU (mM) | | | |
| 0 | 1,25 | 2,17 | 3,66 | 4,17 |
| 1,25 | 1,28 | 2,33 | 3,84 | 4,83 |
| 2,50 | 1,27 | 2,40 | 3,72 | 4,23 |
| 5,00 | 1,40 | 2,30 | 3,70 | 4,53 |
| F Cond. de luz | 8,49* | 13,27** | 19,81** | 47,16** |
| F Concentração | 1,17ns | 1,08ns | 0,18ns | 2,22ns |
| F Cond x Conc | 0,77ns | 0,86ns | 0,50ns | 2,22ns |
| CV% | 11,86 | 12,49 | 12,02 | 11,32 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. **, * - significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F; ns – Não significativo pelo teste F.

Para ambas as substâncias, o tomateiro H9553 apresentou maior número de folhas sob luz natural quando comparado aos tratamentos sob sombreamento, independente das concentrações (Tabela 7). Este resultado também mostra o estiolamento das plantas, associando com a maior altura e menor diâmetro das plantas sombreadas. Araujo et al. (2006) também observou este comportamento com plantas de mamoeiro mantidas em viveiro telado comparado com plantas mantidas a céu aberto. De acordo com Buriol et al. (1994), plantas estioladas podem ter o desenvolvimento e as respostas produtivas comprometidas em campo.

Para MeJA não foram observadas diferenças significativas para os efeitos das concentrações, independentemente da condição de luminosidade, igualmente aos demais parâmetros já relatados, enquanto para o IBU foram verificadas diferenças

significativas aos 14 e 21 DAI. Aos 14 DAI somente as concentrações de 2,50 e 5,00 mM diferiram entre si, sendo semelhantes às demais. Porém, aos 21 DAI essa diferença ocorreu entre as concentrações de 1,25 e 5,00 mM, e aos 28 DAI essas diferenças não mais ocorreram. Isto significa que, mesmo que o IBU cause algum efeito no número de folhas durante estes períodos, as plantas conseguem se recuperar e se desenvolver normalmente, comportamento também observado nas características descritas anteriormente.

Tanto para MeJA como para IBU ocorreu interação significativa entre os efeitos dos fatores sobre o número de folhas aos 14 DAI (Tabela 8). Assim, com o desdobramento dos dados, verifica-se que quando as plantas são mantidas em luz natural não há diferenças significativas entre as concentrações aplicadas de cada substância.

Entretanto, ao serem mantidas sob sombreamento, o número de folhas foi maior com 0,15 mM de MeJA em relação às outras concentrações, sendo que todas não diferiram da testemunha. Quanto ao IBU, a maior quantidade de folhas foi verificada com 2,50 mM de IBU quando comparada às demais concentrações, sendo que todas essas não diferiram da testemunha.

Tabela 7. Valores médios do número de folhas do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.

| Tratamentos | Número de folhas – DAI | | | |
|-----------------------|-------------------------------------------|---------|----------|---------|
| | 7 | 14 | 21 | 28 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 2,00 | 2,42 b | 3,92 b | 5,75 b |
| Luz natural | 2,00 | 3,25 a | 5,50 a | 7,42 a |
| | Concentração aplicada de MeJA (mM) | | | |
| 0 | 2,00 | 2,83 | 4,83 | 6,50 |
| 0,15 | 2,00 | 3,00 | 4,50 | 6,67 |
| 0,25 | 2,00 | 2,67 | 4,67 | 6,33 |
| 0,50 | 2,00 | 2,83 | 4,83 | 6,83 |
| F Cond. de luz | - | 33,33** | 90,25** | 44,44** |
| F Concentração | - | 0,89ns | 0,92ns | 0,74ns |
| F Cond x Conc | - | 7,56** | 1,58ns | 0,30ns |
| CV% | 0,00 | 12,48 | 8,67 | 9,30 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 2,00 | 2,42 b | 3,83 b | 6,00 b |
| Luz natural | 2,00 | 3,17 a | 5,33 a | 7,33 a |
| | Concentração aplicada de IBU (mM) | | | |
| 0 | 2,00 | 2,83 ab | 4,83 a | 6,50 |
| 1,25 | 2,00 | 2,83 ab | 4,17 b | 6,67 |
| 2,50 | 2,00 | 3,00 a | 4,50 ab | 6,67 |
| 5,00 | 2,00 | 2,50 b | 4,83 a | 6,83 |
| F Cond. de luz | - | 40,50** | 108,00** | 51,20** |
| F Concentração | - | 3,17ns | 4,89* | 0,53ns |
| F Cond x Conc | - | 9,83** | 1,33ns | 1,60ns |
| CV% | 0,00 | 10,34 | 7,71 | 6,85 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. **, * - significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F; ns – Não significativo pelo teste F.

Tabela 8. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA e IBU sobre o número de folhas do tomateiro H9553 aos 14 DAI.

| Tratamentos | Concentração de MeJA (mM) | | | |
|--------------------|---------------------------|---------|----------------|---------|
| | 0 | 0,15 | 0,25 | 0,5 |
| Sombrite | 2,67 aAB | 3,00 aA | 2,00 bB | 2,00 bB |
| Luz natural | 3,00 aA | 3,00 aA | 3,33 aA | 3,67 aA |
| DMS | Fator 1 – 0,61 | | Fator 2 – 0,83 | |
| | Concentração de IBU (mM) | | | |
| | 0 | 1,25 | 2,50 | 5,00 |
| Sombrite | 2,67 aAB | 2,00 bB | 3,00 aA | 2,00 bB |
| Luz natural | 3,00 aA | 3,67 aA | 3,00 aA | 3,00 aA |
| DMS | Fator 1 – 0,50 | | Fator 2 – 0,67 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAI: Dias Após o Início das aplicações; DMS: Fator 1 – referente às médias do fator condição de luminosidade; Fator 2 – referente às médias do fator de concentração.

Outros dados que confirmam as respostas do tomateiro aos tratamentos são os de matéria seca de folhas e de caule (Tabela 9), pois as plantas sob maior radiação acumularam mais massa seca do que àquelas sob sombreamento, para ambas as substâncias e independente das concentrações, sem se constatar efeito da interação entre os fatores.

Lima et al. (2008) verificaram que mudas de *Caesalpinia ferrea* cultivadas a pleno sol, aos 120 dias após a semeadura tiveram menor biomassa seca nas folhas e maior de caule, quando comparadas às mudas em diferentes níveis de sombreamento. Chen et al. (2016) avaliaram plantas de alface tratadas com luz VD e constataram redução na biomassa seca, e este fato indica que este comprimento de onda não substitui a luz visível, pois é através dela que os processos fotossintéticos podem ocorrer.

Tabela 9. Valores médios da matéria seca (g) das folhas e de caule do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade, aos 28 DAI.

| Tratamentos | Folhas | Caule |
|---------------------------------|---------------|--------------|
| MeJA (mM) | | |
| Condição de luminosidade | | |
| Sombrite | 0,24 b | 0,11 b |
| Luz natural | 1,75 a | 0,57 a |
| Concentração aplicada | | |
| 0 | 1,04 | 0,39 |
| 0,15 | 0,96 | 0,34 |
| 0,25 | 1,06 | 0,32 |
| 0,50 | 0,91 | 0,33 |
| F Cond. de luz | 93,40** | 161,30** |
| F Concentração | 0,20ns | 0,74ns |
| F Cond x Conc | 0,29ns | 0,05ns |
| CV% | 38,68 | 25,70 |
| IBU (mM) | | |
| Condição de luminosidade | | |
| Sombrite | 0,47 b | 0,20 b |
| Luz natural | 1,67 a | 0,60 a |
| Concentração aplicada | | |
| 0 | 1,04 | 0,39 |
| 1,25 | 1,31 | 0,51 |
| 2,50 | 0,84 | 0,29 |
| 5,00 | 1,08 | 0,43 |
| F Cond. de luz | 86,24** | 45,72** |
| F Concentração | 2,28ns | 2,42ns |
| F Cond x Conc | 1,35ns | 0,75ns |
| CV% | 29,63 | 39,98 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. **, * - significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F; ns – Não significativo pelo teste F.

Sobre as análises bioquímicas, observa-se que o conteúdo de clorofila a e b foram superiores quando as plantas foram mantidas sob sombrite do que em luz natural (Figura 1). De acordo com Chen et al. (2016) os comprimentos de onda vermelho e azul são promotores da síntese de clorofilas e carotenoides, enquanto os comprimentos de onda verde, amarelo e vermelho distante são inibidores. Contudo, mesmo quando ocorre luminosidade natural, as moléculas de clorofilas são sintetizadas e degradadas continuamente, e quando a radiação luminosa é intensa a degradação destas moléculas é mais acentuada, e por esta razão em comparação

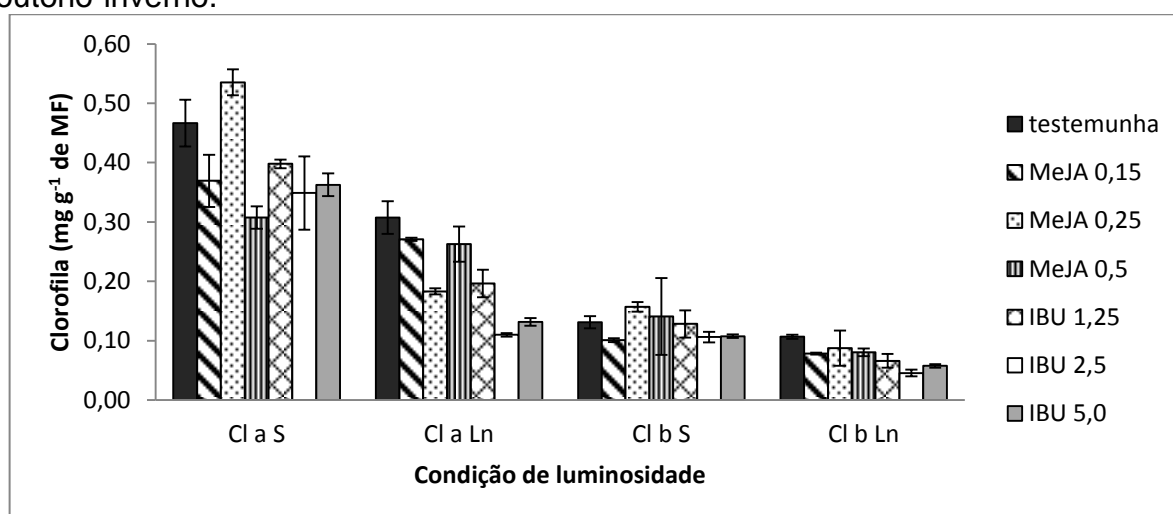
com plantas sob sombreamento ocorre um aumento na concentração de clorofila neste ambiente (Lima et al., 2010).

Avaliando as concentrações, verificou-se que o conteúdo de clorofila a apresentou redução de 34% em relação à testemunha na concentração de 0,50 mM de MeJA sob sombra. Para as concentrações de IBU, observou-se que sob sombreamento a maior concentração apresentou redução de 22% em relação à testemunha, enquanto que sob luz natural houve redução de 64% com 2,50 mM de IBU.

O conteúdo de clorofila b em sombra foi semelhante na maioria dos tratamentos, porém a concentração de 0,15 mM de MeJA apresentou redução de 23%, e na concentração de 0,25 mM houve acréscimo de 20%. Sob luz natural, os tratamentos apresentaram resultados inferiores à testemunha (Figura 1).

Martins et al. (2009) também verificaram que sob sombrite de cor preta as plantas de *Ocimum gratissimum* L. (alfavaca-cravo) obtiveram maior produção de clorofilas a e b do que as plantas mantidas sob sombrite azul e vermelho. De acordo com Taiz e Zeiger (2004) e Scalon et al. (2002), o aumento da clorofila b nas folhas sob condição de sombreamento pode ser uma adaptação vegetal para melhorar a captação de energia de outros comprimentos de onda, para então transferir para a clorofila a que vai atuar sobre as reações fotoquímicas da fotossíntese.

Figura 1. Conteúdo de clorofilas a e b e a+b na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.



Concentração de MeJA e IBU em mM; Cl S: clorofila das plantas na sombra; Cl Ln: clorofila das plantas sob Luz natural; Cl (a+b): soma das clorofilas a e b.

Em relação ao conteúdo de carotenoide obtido nos tratamentos (Figura 2), observou-se que nas plantas sob sombreamento as concentrações de 0,25 mM de MeJA foi semelhante a testemunha, enquanto nas demais concentrações ocorreu redução de 27% e 30%, respectivamente. Já para as concentrações de IBU verificou-se redução gradual no conteúdo de carotenoides, porém sem diferença significativa. Sob luz natural a resposta das plantas apresentou comportamento parecido, porém para MeJA houve redução de 37% na concentração de 0,25 mM em relação à testemunha (Figura 2).

De modo geral, o conteúdo de carotenoides nas plantas em sombreamento foram maiores que daquelas na presença de luz natural. Em ambiente sombreado é comum a expansão da área foliar e pode haver aumento na concentração de pigmentos para captar o máximo de radiação luminosa possível (Freitas et al., 2012).

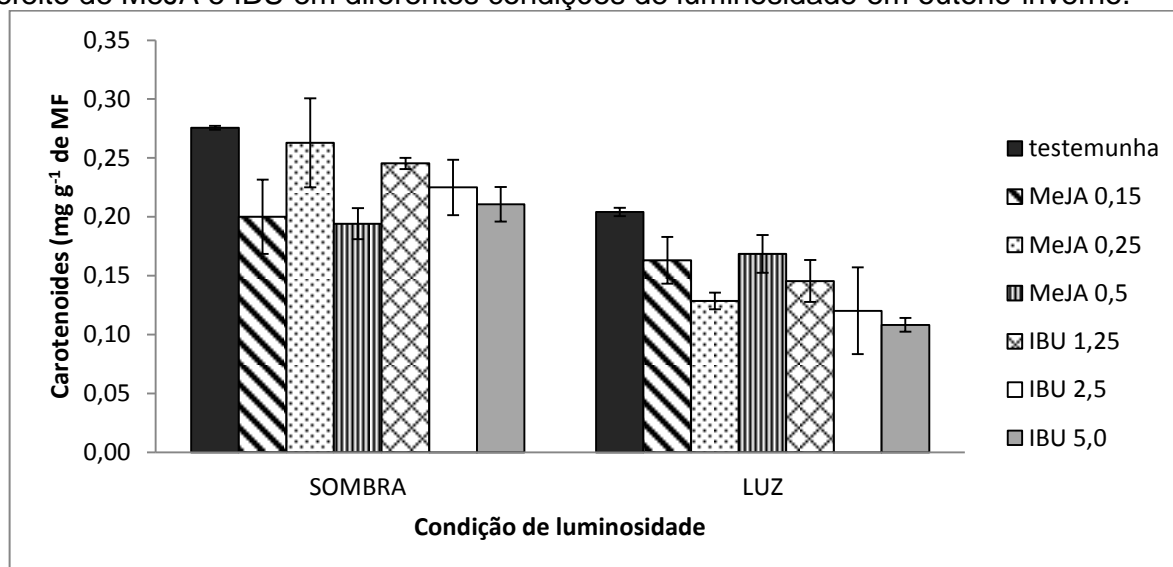
Quanto ao conteúdo de antocianina, as plantas sombreadas apresentaram redução no conteúdo deste pigmento em todos os tratamentos, e as plantas sob luz natural apresentaram aumento do pigmento em praticamente todos os tratamentos (Figura 3). Nesta condição de luminosidade todos os tratamentos de IBU apresentaram maiores teores de antocianina do que a testemunha (Figura 3).

O acúmulo de antocianina pode ser controlado pela luz e pelos jasmonatos, que também podem ser considerados fatores de estresse (Kazan e Manners, 2011; Chen et al., 2007). Por esta razão, a luz e o MeJA exógeno podem aumentar o teor deste pigmento. Segundo Santino et al. (2013), o AJ se correlaciona positivamente com o conteúdo de antocianinas, e por isso a aplicação exógena da substância promove ainda mais o acúmulo deste pigmento.

Isso pode ser observado neste experimento principalmente com a concentração de 0,50 mM de MeJA, porém ocorreu maior acúmulo nos tratamentos de IBU, que tem ação de inibição do AJ. De acordo com Cotado et al. (2018), altas temperaturas e alta radiação solar induzem a resposta ao estresse e afetam o mecanismo de biossíntese de moléculas fotoprotetoras, como o aumento de antocianinas, que atua na quantidade e qualidade da incidência de luz nos cloroplastos.

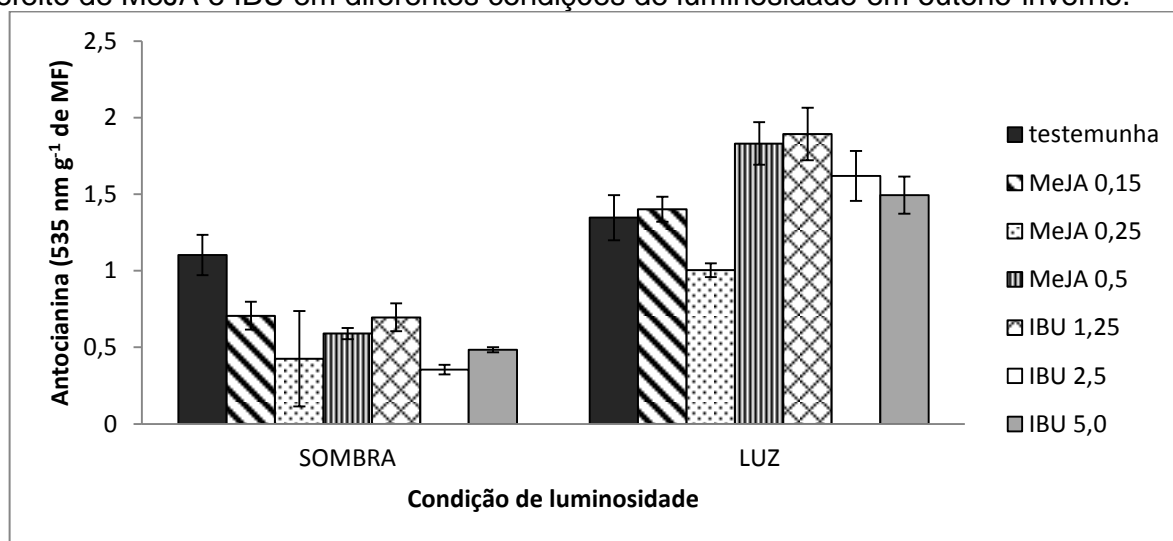
Ainda segundo os autores, poucos estudos mostram a relação entre o AJ e o conteúdo de clorofilas e carotenoides em espécies não-modelos, e também se o AJ é regulador do acúmulo de antocianinas nestas plantas. Os autores avaliaram as concentrações de 0,1 mM e 1 mM de MeJA em *Saxifraga longifolia* em ambiente natural e com alta intensidade luminosa, e verificaram que a menor concentração promoveu aumento no conteúdo de antocianinas, enquanto a concentração mais alta não apresentou efeitos para antocianinas, porém houve efeito negativo com redução nos conteúdos de clorofilas e carotenoides.

Figura 2. Conteúdo de carotenoides na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.



Concentração de MeJA e IBU em mM.

Figura 3. Conteúdo de antocianina na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.

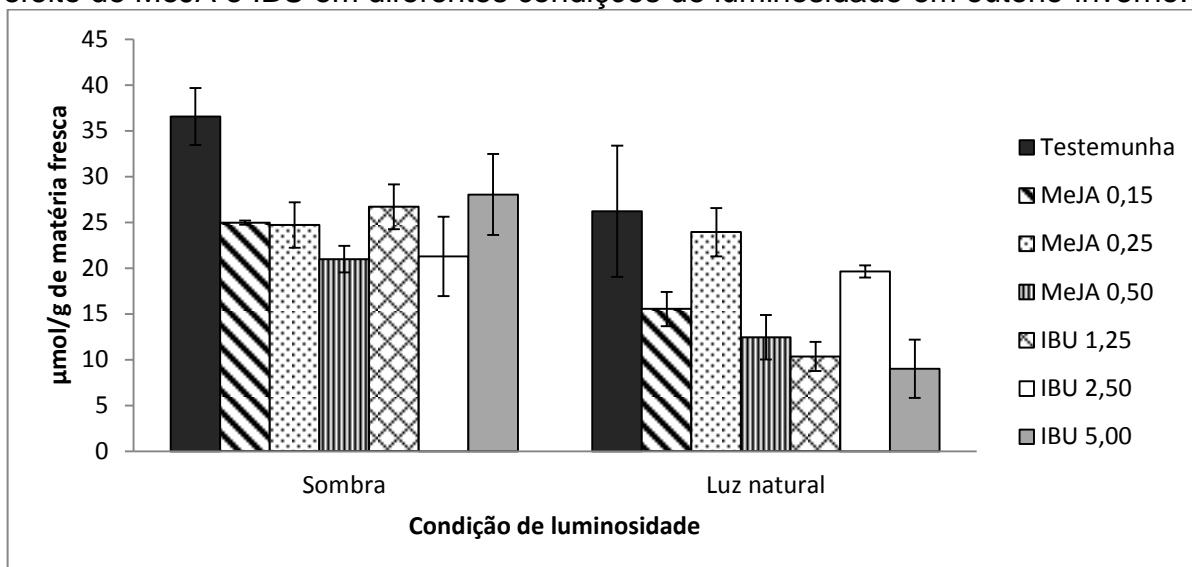


Concentração de MeJA e IBU em mM.

Nos tratamentos também foi avaliada a peroxidação lipídica através do conteúdo de MDA, como um indicativo de efeito negativo do estresse oxidativo; e de H_2O_2 como sinalizador de estresse. O estresse podem causar alterações na expressão de genes, sendo que muitos deles podem estar envolvidos com vias de sinalização como da rota octadecanóide, o que implica algum relacionamento com AJ (Araujo, 2015). O H_2O_2 pode atuar como sinalizador de condições estressantes quando em baixa concentração, ou pode levar à morte celular programada quando está em alta concentração (Alves, 2015). O MDA trata-se de um metabólito resultante da peroxidação lipídica devido à degradação de ácidos graxos pelas EROs, como o H_2O_2 (Alves, 2015), produzidas durante o estresse oxidativo.

Foi observado que a testemunha sombreada apresentou alto teor de H_2O_2 , com redução média de 18% nos tratamentos com diferentes concentrações de MeJA e IBU (Figura 4). Isto pode indicar que o MeJA e o IBU agiram como reguladores no estresse oxidativo em condição de sombra. Sob luz natural, observou-se que as concentrações de 0,25 mM de MeJA e 2,50 mM de IBU apresentaram resultados mais elevados que os demais tratamentos (Figura 4).

Figura 4. Conteúdo de H_2O_2 na massa fresca ($nMol\ g^{-1}$) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.

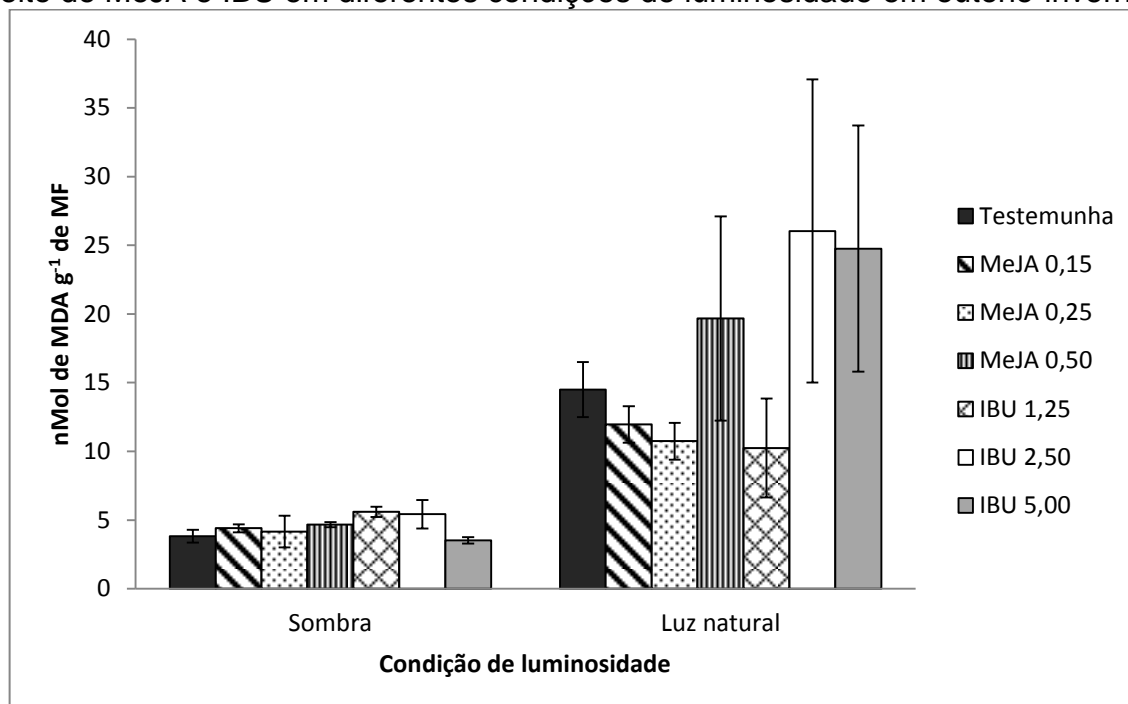


Concentração de MeJA e IBU em mM.

Em relação à peroxidação lipídica foi observado o estresse oxidativo pelo teor de MDA, em que as plantas sob luz natural apresentaram quantidade superior em todos os tratamentos quando comparado às plantas sombreadas (Figura 5). Quando sombreadas, os teores de MDA nas concentrações de IBU apresentaram pequeno acréscimo. Para a condição sob luz natural, a concentração de 0,50 mM de MeJA e 2,50 mM e 5,0 mM de IBU o aumento no teor de MDA foram mais evidentes, o que pode indicar que o IBU acentuou o processo de peroxidação lipídica. As concentrações mais baixas de MeJA podem ter efeito de melhorar a eficiência antioxidante das plantas sob essa luminosidade (Figura 5).

Considerando os resultados de H_2O_2 pode-se dizer que em sombreamento houve maior acúmulo de EROs, enquanto em luz natural houve continuidade no processo do estresse oxidativo com a degradação lipídica. As substâncias podem ter promovido a regulação do estresse oxidativo, principalmente em condição de sombreamento em que o MeJA teve efeito antioxidante. Qiu et al. (2018) também verificaram que plantas sombreadas apresentaram menores teores de MDA comparado com tratamentos de luz ambiente e de 25% de sombreamento.

Figura 5. Conteúdo de MDA na massa fresca (nMol g⁻¹) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em outono-inverno.



Concentração de MeJA e IBU em mM.

Experimento primavera-verão

O período de primavera-verão favoreceu o crescimento e desenvolvimento do híbrido H9553, possibilitando que as plantas ficassem mais vigorosas. Desta forma, quando se analisa os dados da altura das plantas (Tabela 10), observa-se que os valores obtidos, comparando as plantas em ambas às condições de luminosidade, não apresentaram diferenças estatísticas significativas. Somente aos 28 DAI há diferenças na altura quando aplicado o IBU, o que pode indicar que a aplicação de IBU em plantas sombreadas causou maior inibição de AJ, permitindo maior estiolamento da planta.

Em relação às concentrações (Tabela 11), para o MeJA verificou-se que somente aos 28 DAI houve diferenças significativas, sendo que a 0,25 e 0,50 mM de MeJA a altura das plantas sofreu maior efeito do produto. Quando analisada a interação dos fatores, aos 7 DAI a altura das plantas sombreadas e com tratamento

de 0,50 mM de MeJA foi semelhante apenas ao tratamento com 0,15 mM, que por sua vez não diferenciaram da testemunha e da concentração de 0,25 mM, enquanto sob a luz natural não houve efeito das concentrações. Desta forma, sob sombreamento é possível que o MeJA exógeno não impediu o estiolamento da planta

Já comparando os efeitos das concentrações de IBU, a partir de 14 DAI os valores de altura apresentaram diferenças significativas. Para todos os períodos avaliados, na maior concentração (5,00 mM) obteve-se os valores mais baixos da altura das plantas quando comparadas as de 2,50 mM. Assim, é provável que as concentrações mais baixas de IBU podem ter apresentado maior efeito sobre a rota metabólica do AJ, independente da condição de luminosidade. Por outro lado, plantas sob sombrite ficaram mais altas que as sob luz natural aos 28 DAI, independentemente das concentrações.

Tabela 10. Valores médios da altura (cm) de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.

| Tratamentos | Altura (cm) – DAI | | | |
|-----------------------|--------------------------------------|----------|----------|----------|
| | 7 | 14 | 21 | 28 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 16,67 | 26,13 | 30,00 | 37,96 |
| Luz natural | 16,03 | 26,50 | 32,75 | 36,46 |
| | Concentração aplicada de MeJA | | | |
| 0 | 15,22 | 26,83 | 32,83 | 37,83 ab |
| 0,15 | 16,33 | 25,75 | 34,08 | 44,17 a |
| 0,25 | 15,33 | 25,58 | 29,42 | 33,50 b |
| 0,50 | 18,50 | 27,08 | 29,17 | 33,33 b |
| F Cond. de luz | 0,47ns | 0,04ns | 1,41ns | 0,40ns |
| F Concentração | 2,64ns | 0,15ns | 1,13ns | 4,63* |
| F Cond x Conc | 4,16* | 1,32ns | 1,99ns | 2,67ns |
| CV% | 14,03 | 18,36 | 18,09 | 15,56 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 14,96 | 26,67 | 26,67 | 41,67 a |
| Luz natural | 15,07 | 25,96 | 25,96 | 35,33 b |
| | Concentração aplicada de IBU | | | |
| 0 | 15,22 | 26,83 ab | 26,83 ab | 37,83 ab |
| 1,25 | 14,00 | 28,17 ab | 28,17 ab | 41,92 a |
| 2,50 | 16,75 | 29,92 a | 29,92 a | 42,00 a |
| 5,00 | 14,08 | 20,33 b | 20,33 b | 32,25 b |
| F Cond. de luz | 0,01ns | 0,12ns | 0,12ns | 10,81** |
| F Concentração | 1,54ns | 4,33* | 4,33* | 5,70** |
| F Cond x Conc | 0,91ns | 0,64ns | 0,64ns | 2,58ns |
| CV% | 16,90 | 18,71 | 18,71 | 12,26 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. **, * - significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F; ns – Não significativo pelo teste F.

Tabela 11. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA sobre o comprimento (cm) do tomateiro H9553 aos 7DAI.

| Tratamentos | Concentração de MeJA (mM) | | | |
|--------------------|---------------------------|-----------|----------------|----------|
| | 0 | 0,15 | 0,25 | 0,50 |
| Sombrite | 14,50 aB | 18,50 aAB | 13,50 aB | 20,17 aA |
| Luz natural | 15,93 aA | 14,17 bA | 17,17 aA | 16,83 aA |
| DMS | Fator 1 – 3,97 | | Fator 2 – 5,36 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAI: Dias Após o Início das aplicações; DMS: Fator 1 – referente às médias do fator condição de luminosidade; Fator 2 – referente às médias do fator de concentração.

Quanto ao diâmetro do caule (Tabela 12), verificou-se interação significativa entre os fatores condições de luminosidade e concentrações de MeJA a partir dos 14 DAI. Aos 7 DAI observou-se que as plantas sob sol apresentaram caule mais grosso que as sob sombreamento, independente das concentrações, que por sua vez não causaram efeito significativo. Com relação às interações, verificou-se que dos 14 DAI aos 28 DAI em todas as concentrações os valores de plantas sombreadas e sob luz natural foram diferentes entre si, sendo o maior diâmetro obtido nas plantas sob luz natural (Tabela 13). Avaliando as concentrações dentro de cada condição de luz, enquanto sob sombreamento não houve diferenças significativas, sob luz natural foi com a concentração de 0,50 mM de MeJA que as plantas tiveram maior diâmetro aos 21 DAI, semelhante aos valores de 0 e de 0,25 mM.

Quando foi utilizado o IBU, verificou-se interação significativa aos 7 DAI e aos 28 DAI, quando as plantas sombreadas apresentaram menores valores de diâmetro quando comparadas às plantas sob luz natural em todas as concentrações do produto (Tabela 13). Quanto aos efeitos das concentrações, somente aos 7 DAI observou-se que em luz natural com o uso de IBU houve redução dos valores em relação a testemunha.

De acordo com Biasi (1996), quando uma planta tem crescimento estiolado, ela passa por alterações anatômicas e fisiológicas, ocorrendo reduções na lignificação e suberificação dos tecidos, aumento de tecidos parenquimáticos indiferenciados e redução na espessura das paredes celulares. Estes efeitos resultam em alterações como redução do diâmetro.

Tabela 12. Valores médios do diâmetro (mm) do caule de tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.

| Tratamentos | Diâmetro (mm) – DAI | | | |
|-----------------------|-------------------------------------------|----------|----------|----------|
| | 7 | 14 | 21 | 28 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 4,86 b | 5,53 b | 6,42 b | 7,04 b |
| Luz natural | 7,02 a | 8,78 a | 9,64 a | 10,65 a |
| | Concentração aplicada de MeJA (mM) | | | |
| 0 | 5,84 | 7,15 | 7,74 | 8,85 |
| 0,15 | 6,03 | 7,33 | 7,53 | 8,34 |
| 0,25 | 5,96 | 6,95 | 8,15 | 8,91 |
| 0,50 | 5,95 | 7,20 | 8,69 | 9,27 |
| F Cond. de luz | 63,38** | 108,33** | 94,11** | 110,75** |
| F Concentração | 0,08ns | 0,26ns | 2,37ns | 1,25ns |
| F Cond x Conc | 3,15ns | 3,37* | 3,72* | 3,95* |
| CV% | 11,19 | 10,70 | 10,12 | 9,50 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 4,71 b | 5,21 b | 5,90 b | 6,65 b |
| Luz natural | 6,23 a | 8,43 a | 9,91 a | 10,79 a |
| | Concentração aplicada de IBU (mM) | | | |
| 0 | 5,84 a | 7,15 | 7,74 | 8,85 |
| 1,25 | 4,89 b | 6,29 | 7,96 | 8,22 |
| 2,50 | 5,62 ab | 6,51 | 8,35 | 9,15 |
| 5,00 | 5,46 ab | 7,33 | 7,57 | 8,66 |
| F Cond. de luz | 48,73** | 125,88** | 203,69** | 258,34** |
| F Concentração | 3,66* | 3,04ns | 1,44ns | 2,26ns |
| F Cond x Conc | 3,37* | 1,88ns | 0,97ns | 3,69* |
| CV% | 9,78 | 10,31 | 8,70 | 7,23 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. **, * - significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F; ns – Não significativo pelo teste F.

Tabela 13. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA e IBU sobre o diâmetro (mm) do caule de tomateiro H9553.

| Tratamentos | Concentração de MeJA (mM) | | | |
|---------------------------------|---------------------------|----------|----------------|----------|
| | 0 | 0,15 | 0,25 | 0,50 |
| Condição de luminosidade | 21 DAI | | | |
| Sombrite | 5,55 bA | 6,79 bA | 6,18 bA | 7,14 bA |
| Luz natural | 9,92 aAB | 8,27 aB | 10,12 aAB | 10,23 aA |
| DMS | Fator 1 – 1,41 | | Fator 2 – 1,90 | |
| | 28 DAI | | | |
| Sombrite | 6,25 bA | 7,01 bA | 6,77 bA | 8,11 bA |
| Luz natural | 11,45 aA | 9,66 aA | 11,05 aA | 10,42 aA |
| DMS | Fator 1 – 1,45 | | Fator 2 – 1,96 | |
| | Concentração de IBU (mM) | | | |
| Condição de luminosidade | 0 | 1,25 | 2,50 | 5,00 |
| | 7 DAI | | | |
| Sombrite | 4,54 bA | 4,29 bA | 4,90 bA | 5,11 aA |
| Luz natural | 7,14 aA | 5,49 aB | 6,49 aAB | 5,82 aB |
| DMS | Fator 1 – 0,93 | | Fator 2 – 1,25 | |
| | 28 DAI | | | |
| Sombrite | 6,25 bA | 5,92 bA | 7,23 bA | 7,21 bA |
| Luz natural | 11,45 aA | 10,53 aA | 11,07 aA | 10,12 aA |
| DMS | Fator 1 – 1,09 | | Fator 2 – 1,47 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAI: Dias Após o Início das aplicações; DMS: Fator 1 – referente às médias do fator condição de luminosidade; Fator 2 – referente às médias do fator de concentração.

Assim como já relatado para as demais características, as condições de luminosidade também foram responsáveis pela diferença estatística encontrada para o número de folhas das plantas para ambas as substâncias, independente das concentrações (Tabela 14), uma vez que o número de folhas foi sempre maior em plantas mantidas em luz natural.

Analisando as concentrações de MeJA, observa-se que houve diferenças significativas aos 21 DAI, que se mantiveram aos 28 DAI. Nos dois períodos, na concentração de 0,25 mM ocorreram os valores mais baixos de número de folhas, quando comparada a maior concentração.

Quanto ao IBU, verificou-se que aos 14 DAI e aos 28 DAI houve diferenças entre as concentrações. Assim, aos 14 DAI, os menores valores foram obtidos com 1,25 e 5,00 mM, comparadas aos efeitos de 2,50 mM, mas nenhum diferenciou da testemunha. Já para 28 DAI, foi a testemunha quem apresentou menor número de

folhas quando comparada aos 5,00 mM, sendo esses semelhantes aos obtidos com 1,25 e com 2,50 mM.

Tabela 14. Valores médios do número de folhas do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade.

| Tratamentos | Número de folhas – DAI | | | |
|-----------------------|------------------------------------|----------|----------|----------|
| | 7 | 14 | 21 | 28 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 5,92 b | 9,25 b | 10,08 b | 10,58 b |
| Luz natural | 7,00 a | 10,92 a | 11,92 a | 13,91 a |
| | Concentração aplicada de MeJA (mM) | | | |
| 0 | 6,67 | 10,83 | 11,83 a | 12,33 ab |
| 0,15 | 6,00 | 8,83 | 11,00 ab | 12,83 ab |
| 0,25 | 6,33 | 9,33 | 8,83 b | 10,17 b |
| 0,50 | 6,83 | 11,33 | 12,33 a | 13,67 a |
| F Cond. de luz | 18,78** | 7,27* | 8,96** | 18,82** |
| F Concentração | 2,19ns | 3,71* | 6,37** | 3,78* |
| F Cond x Conc | 5,74** | 3,05ns | 8,12** | 5,36** |
| CV% | 9,48 | 15,01 | 13,64 | 15,36 |
| | Condição de luminosidade | | | |
| Sombrite | 5,50 b | 8,58 b | 10,33 b | 11,50 b |
| Luz natural | 7,00 a | 12,29 a | 14,08 a | 16,92 a |
| | Concentração aplicada de IBU (mM) | | | |
| 0 | 6,67 | 10,83 ab | 11,83 | 12,33 b |
| 1,25 | 6,17 | 9,92 b | 12,67 | 14,67 ab |
| 2,50 | 6,33 | 11,83 a | 13,17 | 13,17 ab |
| 5,00 | 5,83 | 9,17 b | 11,17 | 16,67 a |
| F Cond. de luz | 29,45** | 62,37** | 41,33** | 36,42** |
| F Concentração | 1,58ns | 6,03** | 2,31ns | 4,49* |
| F Cond x Conc | 2,55ns | 4,04* | 3,39* | 1,34ns |
| CV% | 10,83 | 11,02 | 11,70 | 15,47 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. **, * - significativo a 1 e 5% de probabilidade pelo teste F; ns – Não significativo pelo teste F.

O desdobramento da interação dos fatores (Tabela 15) mostra que quando aplicado MeJA nas concentrações mais baixas (0,15 e 0,25 mM), ocorreu redução no número de folhas das plantas mantidas sob luz natural aos 7, 21 e 28 DAI. Porém, ao se comparar as condições de luminosidade nestas concentrações, observa-se que o número de folhas é semelhante nestes mesmos períodos de avaliação.

Já com o uso de IBU, aos 14 e aos 21 DAI verifica-se que plantas sombreadas têm menor número de folhas do que aquelas sob luz natural (Tabela

15). Fazendo a comparação entre as concentrações dentro da mesma condição de luminosidade, aos 14 DAI as plantas sombreadas não apresentaram diferença entre si, enquanto que as plantas sob luz natural tiveram menor número de folhas com 1,25 mM e com 5,00 mM. Aos 21 DAI, as plantas sombreadas com 5,00 mM de IBU tiveram o menor número de folhas, não diferindo da testemunha e de 2,50 mM.

Tabela 15. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de MeJA e IBU sobre o número de folhas do tomateiro H9553.

| Tratamentos | Concentração de MeJA (mM) | | | |
|---------------------------------|----------------------------------|-------------|----------------|-------------|
| Condição de luminosidade | 0 | 0,15 | 0,25 | 0,50 |
| 7 DAI | | | | |
| Sombrite | 5,33 bA | 5,33 bA | 6,33 aA | 6,67 aA |
| Luz natural | 8,00 aA | 6,67 aAB | 6,33 aB | 7,00 aAB |
| DMS | Fator 1 – 1,06 | | Fator 2 – 1,43 | |
| 21 DAI | | | | |
| Sombrite | 9,67 bA | 11,67 aA | 9,33 aA | 9,67 bA |
| Luz natural | 14,00 aA | 10,33 aB | 8,33 aB | 15,00 aA |
| DMS | Fator 1 – 2,60 | | Fator 2 – 3,50 | |
| 28 DAI | | | | |
| Sombrite | 8,67 bA | 12,67 aA | 10,00 aA | 11,00 bA |
| Luz natural | 16,00 aA | 13,00 aAB | 10,33 aB | 16,33 aA |
| DMS | Fator 1 – 3,26 | | Fator 2 – 4,40 | |
| Condição de luminosidade | Concentração de IBU (mM) | | | |
| Condição de luminosidade | 0 | 1,25 | 2,50 | 5,00 |
| 14 DAI | | | | |
| Sombrite | 9,00 bA | 9,33 aA | 9,00 bA | 7,00 bA |
| Luz natural | 12,67 aAB | 10,50 aB | 14,67 aA | 11,33 aB |
| DMS | Fator 1 – 1,99 | | Fator 2 – 2,69 | |
| 21 DAI | | | | |
| Sombrite | 9,67 bAB | 12,33 aA | 11,00 bAB | 8,33 bB |
| Luz natural | 14,00 aA | 13,00 aA | 15,33 aA | 14,00 aA |
| DMS | Fator 1 – 2,47 | | Fator 2 – 3,34 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAI: Dias Após o Início das aplicações; DMS: Fator 1 – referente às médias do fator condição de luminosidade; Fator 2 – referente às médias do fator de concentração.

As concentrações de ambas as substâncias não provocaram diferenças significativas na massa seca de folhas e de caules das plantas (Tabela 16). Nos dois parâmetros e para as duas substâncias aplicadas, as diferenças foram obtidas em relação à condição de luminosidade. Sob sombrite, os valores da matéria seca das folhas e caules foram mais baixos tanto para MeJA quanto para IBU. Contudo,

quanto ao IBU verificou-se interação entre os fatores, sendo que sob luz natural ocorreu redução da matéria seca de folhas na concentração de 1,25 mM, quando comparada à testemunha e a 2,50 mM, e as de 5,00 mM apresentaram comportamento intermediário, enquanto sob sombrite não houve efeito das concentrações (Tabela 17).

Freitas et al. (2012) obtiveram em seus estudos maiores valores de biomassa seca de raiz, caule, folhas e total em plantas de maracujá-doce com níveis de sombreamento entre 25 e 69%, enquanto que em níveis mais elevados foi observado redução no valor dos parâmetros. O acúmulo de matéria seca, que é resultado do crescimento vegetal, é influenciado por fatores ambientais como a quantidade e qualidade de luz disponível para a planta, e por esta razão as plantas estioladas apresentam redução da biomassa da parte aérea, o que pode deixar a planta mais suscetível à quebra ou ao acamamento (Lima et al., 2008; Voll, 1993).

Tabela 16. Valores médios da matéria seca (g) das folhas e de caule do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade aos 28 DAI.

| Tratamentos | Folhas | Caule |
|--------------------------|-----------|---------|
| | MeJA (mM) | |
| Condição de luminosidade | | |
| Sombrite | 2,04 b | 3,60 b |
| Luz natural | 3,15 a | 6,46 a |
| Concentração aplicada | | |
| 0 | 2,79 | 5,15 |
| 0,15 | 2,30 | 4,49 |
| 0,25 | 2,19 | 4,41 |
| 0,50 | 3,10 | 6,08 |
| F Cond. de luz | 12,73** | 19,47** |
| F Concentração | 1,88ns | 1,43ns |
| F Cond x Conc | 0,94ns | 0,20ns |
| CV% | 29,25 | 31,58 |
| IBU (mM) | | |
| Condição de luminosidade | | |
| Sombrite | 1,82 b | 3,63 b |
| Luz natural | 3,19 a | 6,41 a |
| Concentração aplicada | | |
| 0 | 2,79 | 5,15 |
| 1,25 | 2,16 | 5,17 |
| 2,50 | 2,80 | 5,08 |
| 5,00 | 2,27 | 4,68 |
| F Cond. de luz | 45,16** | 39,52** |
| F Concentração | 2,75ns | 0,27ns |
| F Cond x Conc | 3,57* | 2,70ns |
| CV% | 19,89 | 21,57 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

Tabela 17. Desdobramento da interação entre a condição de luminosidade e as concentrações de IBU na matéria seca do tomateiro H9553 aos 28 DAI.

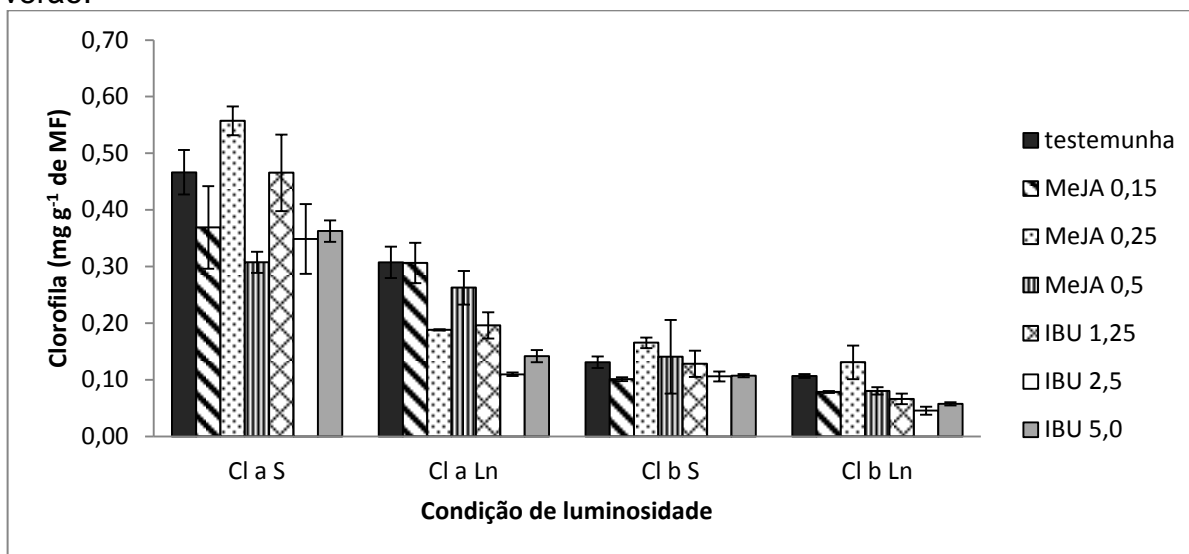
| Tratamentos | Concentração de IBU (mM) | | | |
|-------------|--------------------------|---------|----------------|----------|
| | 0 | 1,25 | 2,50 | 5,00 |
| Sombrite | 1,96 bA | 2,05 aA | 1,90 bA | 1,38 bA |
| Luz natural | 3,63 aA | 2,27 aB | 3,70 aA | 3,16 aAB |
| DMS | Fator 1 – 0,86 | | Fator 2 – 1,16 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAA: Dias Após Aplicação; DMS: Fator 1 – referente às médias do fator condição de luminosidade; Fator 2 – referente às médias do fator de concentração.

Quanto às análises bioquímicas, observou-se que o conteúdo de clorofila a e b foram mais elevados em condição sombreada, assim como no experimento realizado na época de outono-inverno (Figura 6). Em relação às concentrações em cada condição de luminosidade, verificou-se que os maiores valores de clorofila a foram encontrados nas concentrações de 0,25 mM de MeJA e 1,25 mM de IBU sob sombreamento, e 0,15 mM e 0,50 mM de MeJA sob luz natural. Para clorofila b destacou-se 0,25 mM de MeJA em ambas as condições de luminosidade (Figura 6).

Inada e Nishiyama (1987) analisaram em condição de menor luminosidade que plântulas de diferentes espécies que apresentaram elevado valor de clorofilas por unidade de área, e que isto se deve a baixa fotoxidação dos cloroplastos. Em seu trabalho, Freitas et al. (2012) verificaram aumento linear no conteúdo de clorofila a, b, e total (a+b) em maracujá-doce conforme houve aumento dos níveis de sombreamento. Lima et al. (2010) observaram que com o aumento do sombreamento houve maior conteúdo de clorofila total e carotenoides em ambas as espécies *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* e *Enterolobium contortisiliquum*. Ainda segundo os autores, este maior acúmulo de clorofila em maior sombreamento pode ser devido à compensação que a planta faz mediante a baixa quantidade de radiação que ela recebe.

Figura 6. Conteúdo de clorofilas a e b na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.



Concentração de MeJA e IBU em mM; Cl S: clorofila das plantas na sombra; Cl Ln: clorofila das plantas sob Luz natural; Cl (a+b): soma das clorofilas a e b.

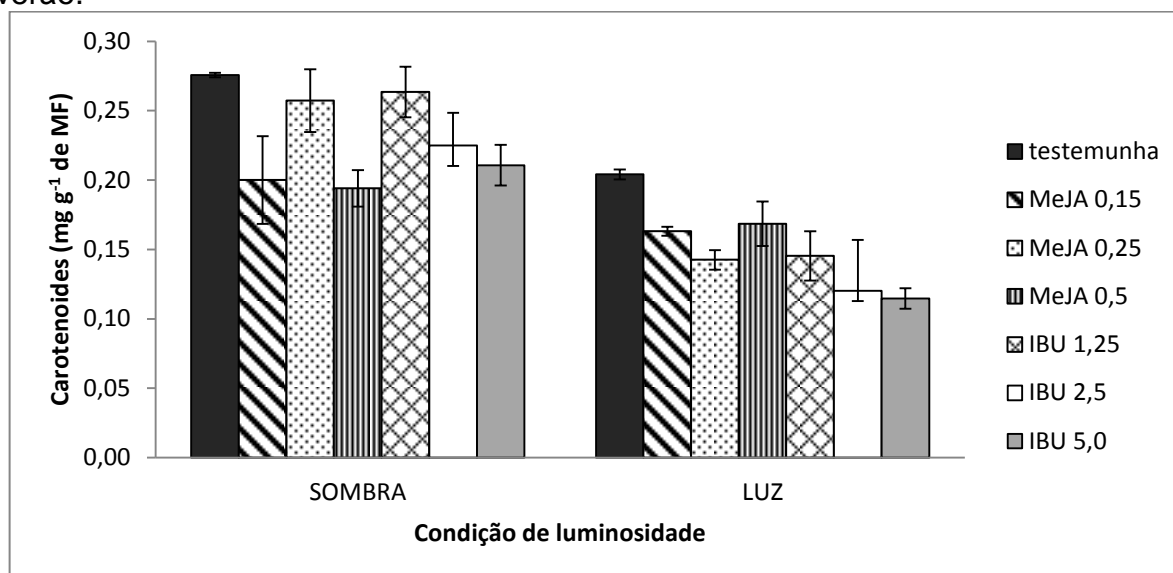
Vale ressaltar que em ambos os experimentos (outono-inverno e primavera-verão) foram observados praticamente as mesmas respostas nos valores de cada tratamento de MeJA, IBU e testemunhas em ambas as condições de luminosidade, mostrando que as substâncias provocam estes efeitos neste híbrido de tomateiro.

O mesmo padrão de respostas foi obtido para o conteúdo de carotenoides no experimento de primavera-verão. Em ambas as condições de luminosidade, observou-se decréscimo no conteúdo de carotenoides quando foram aplicadas as concentrações de IBU (Figura 7). Em relação à concentração de 0,25 mM de MeJA, verificou-se que sob sombreamento este tratamento foi semelhante a testemunha.

Segundo Lima et al. (2010), há uma tendência de aumento no teor de carotenoides em condições de redução de disponibilidade de luz, uma vez que este pigmento pode ter função de captação de luz (pigmento acessório) ou atuar como fotoprotetor e evitar danos fotooxidativos às moléculas de clorofila. Em seu trabalho, os autores avaliaram que a primeira função foi mais exigida das moléculas de carotenoides em ambiente sombreado, enquanto que em ambiente com alta disponibilidade luminosa a segunda função do pigmento foi mais importante. Para este trabalho, pode-se dizer que o mesmo comportamento tenha acontecido, uma

vez que o conteúdo de carotenoides em plantas sombreadas foi maior do que sob luz natural.

Figura 7. Conteúdo de carotenoides na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.



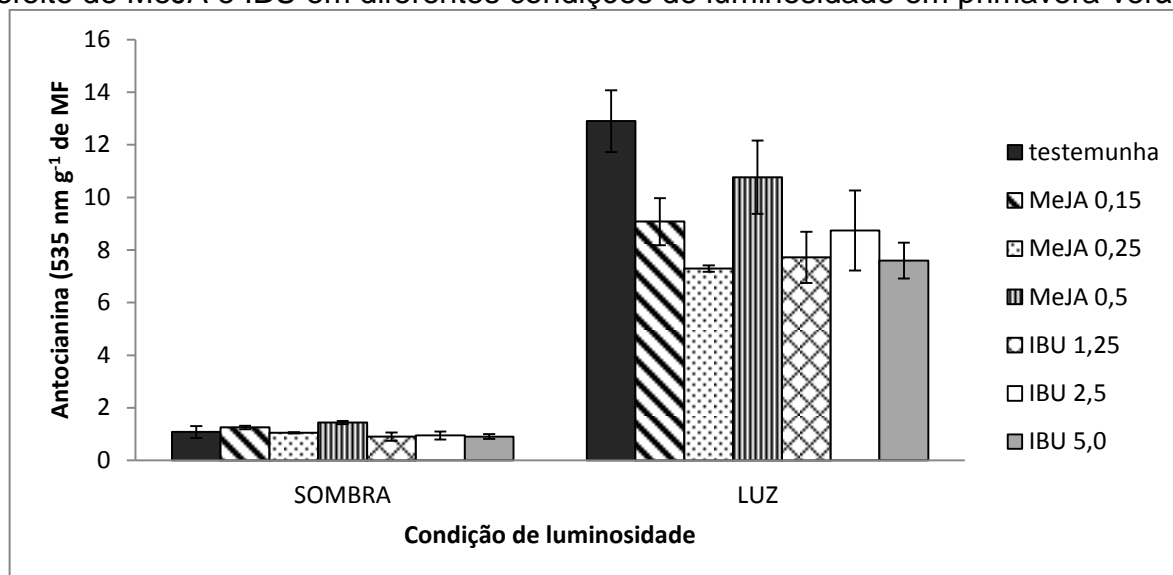
Concentração de MeJA e IBU em mM.

Para o conteúdo de antocianina, a quantidade observada nas plantas sombreadas foi muito menor comparado às plantas em luz natural, sendo os tratamentos semelhantes entre si (Figura 8). Em condição de luz natural, as concentrações mais baixas de MeJA apresentaram redução de 30 e 43%, respectivamente, enquanto que com 0,50 mM redução foi de apenas 16%. Apesar de muitos trabalhos mostrarem a relação positiva entre AJ e acúmulo de antocianina ainda são poucas as informações de como ocorre este efeito especificamente, e de como as condições ambientais podem modular essa relação (Cotado et al., 2018). Nas três concentrações de IBU houve queda no conteúdo de antocianina (Figura 8).

Outro ponto observado foi que nesta época do ano (primavera-verão) a quantidade de antocianina nos tratamentos foi muito superior ao obtido na época de outono-inverno. Isto pode ser devido a maior intensidade da radiação neste período, somado a maior temperatura, e estes fatores interagiram de modo diferenciado com as substâncias aplicadas. De acordo com Comparot et al. (2002), em *Arabidopsis*

pode-se observar que o acúmulo de antocianina é maior sob alta intensidade luminosa.

Figura 8. Conteúdo de antocianina na massa fresca (mg g^{-1}) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.



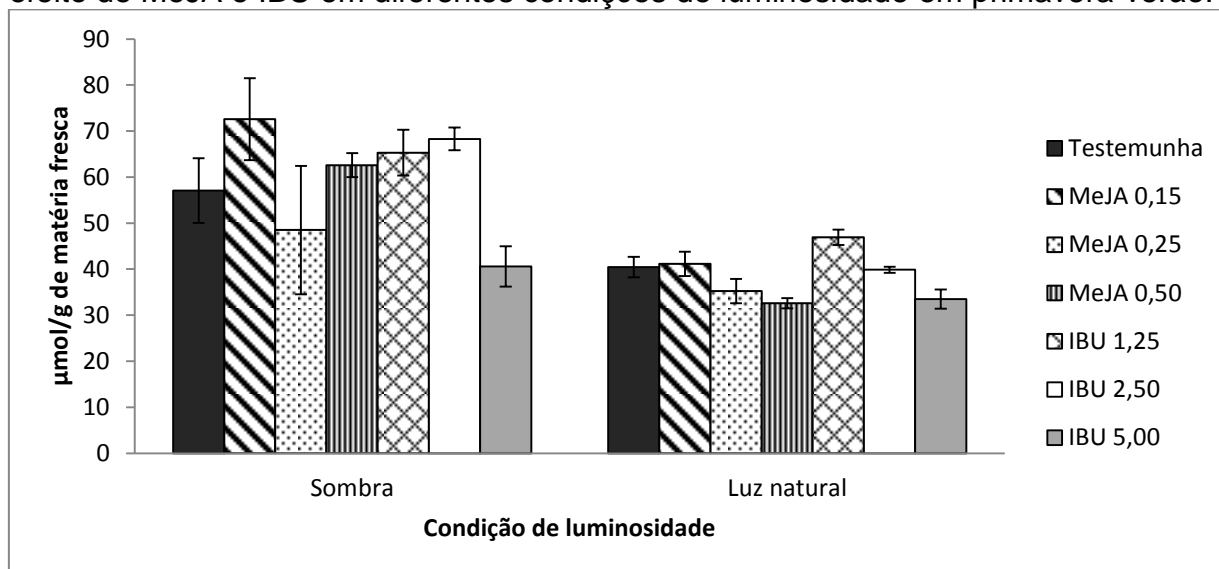
Concentração de MeJA e IBU em mM.

Sobre o conteúdo de H_2O_2 , verificou-se que seu acúmulo foi maior em plantas sombreadas, no qual o efeito da falta de luminosidade foi mais importante para este híbrido (Figura 9). Nas plantas sombreadas as concentrações de 1,25 mM e 2,50 mM de IBU apresentaram maiores valores de H_2O_2 , enquanto que sob luz natural apenas a 1,25 mM de IBU o acúmulo foi maior. Segundo Cotado et al. (2018), os mecanismos de fotoproteção são induzidos como respostas ao estresse como alta radiação solar, afetando assim os conteúdos de clorofilas, carotenoides e antocianinas nas folhas, e vão agir na proteção das células para evitar a formação de EROs.

Da mesma forma que observado no período de outono-inverno, o conteúdo de MDA nos tratamentos mantidos sob luz natural foram maiores que sob sombreamento. Em ambas as condições luminosas, observou-se que as concentrações de 1,25 mM e 2,50 mM de IBU apresentaram maiores conteúdos de MDA, o que indica maior reação da peroxidação lipídica nestes tratamentos, e que o AJ agiu de forma a diminuir a peroxidação (Figura 10). Para Araujo (2015), o AJ tem

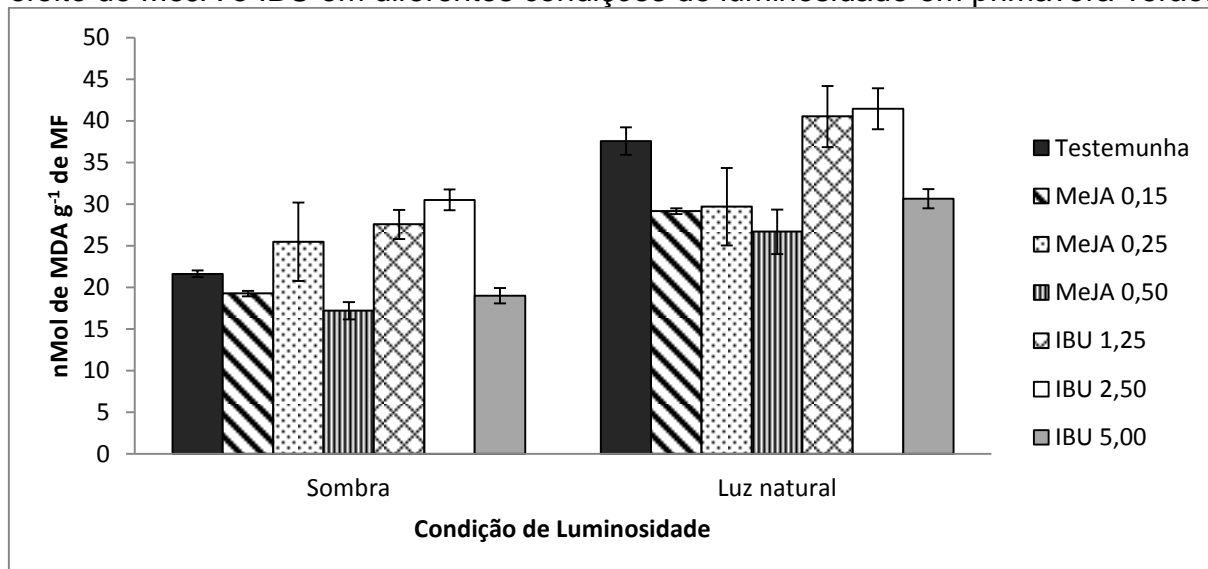
ação de atenuar os danos causados na peroxidação lipídica, pois estimula a produção de enzimas antioxidantes.

Figura 9. Conteúdo de H_2O_2 na massa fresca ($nMol\ g^{-1}$) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.



Concentração de MeJA e IBU em mM.

Figura 10. Conteúdo de MDA na massa fresca ($nMol\ g^{-1}$) do tomateiro H9553 sob efeito de MeJA e IBU em diferentes condições de luminosidade em primavera-verão.



Concentração de MeJA e IBU em mM.

Com este experimento, pode-se dizer que tanto o MeJA quanto o IBU não apresentaram diferenças mais evidentes como aconteceu com a condição luminosa.

As avaliações foram realizadas sempre uma semana após a aplicação das concentrações, ou seja, o tempo para a avaliação foi longo e a planta pode ter reestabelecido seu metabolismo, enquanto que a condição luminosa foi mantida frequentemente. Entretanto, é possível observar que estas substâncias apresentam um potencial de ação para promover alterações bioquímicas no tomateiro híbrido H9553, e novos estudos devem ser realizados para complementar as percepções de participação destas substâncias nas respostas das plantas.

4.2. Resposta do tomateiro (Heinz 9553) ao ácido jasmônico quando sombreado por nabiça

De modo geral, observou-se durante o experimento que em todos os tratamentos sombreados as plantas de tomateiro sofreram atraso em seu crescimento e desenvolvimento em relação às testemunhas, independente da aplicação do MeJA. Conseqüentemente, houve redução na produção destas plantas.

A densidade da comunidade de plantas infestando uma área cultivada é um dos fatores mais importantes para justificar o manejo e controle destas plantas, pois quanto maior o número de indivíduos, maior será a disputa pelos recursos do meio (Hernandez et al., 2002), como a luz, em que a baixa disponibilidade pode limitar o desenvolvimento da cultura (Merotto et al., 2009; Kazan e Manners, 2011). A diminuição da quantidade e da qualidade da luz, e principalmente da relação V:VD, trazem conseqüências negativas para o desenvolvimento das plantas cultivadas, como o aumento da estatura, baixa relação parte aérea/raiz, alterações morfológicas, e conseqüente queda na produção (Merotto et al., 2009). Esses efeitos são conhecidos como shade avoidance syndrome (SAS – síndrome de evitação à sombra), que são respostas da planta desencadeadas pela condição de sombreamento (Moreno et al., 2009; Ballaré, 2014).

Em seu trabalho, Weaver e Tan (1983) verificaram que os danos causados sobre a produtividade do tomateiro em competição com plantas daninhas foram devido ao sombreamento sofrido pelas plantas, e não por falta de outro recurso. Kim

et al. (2016) observaram que a luz refletida entre plantas daninhas vizinhas à cultura da soja (baixa relação V:VD) representa um papel fundamental no crescimento e desenvolvimento das plantas, uma vez que essa condição promove as respostas ao SAS. Além disso, o sombreamento interfere no ciclo dos fito-hormônios AJ e ácido salicílico (AS), afetando o metabolismo e desenvolvimento da planta, e também a deixa mais suscetível ao ataque de pragas e patógenos (Moreno et al., 2009; Cerrudo et al., 2012).

Em relação aos resultados encontrados neste trabalho, para a altura das plantas (Tabela 18) não se verificou diferença significativa entre os tratamentos com e sem uso de MeJA, sendo somente aos 63 DAT observado que o uso de MeJA proporcionou maior altura para o tomateiro, com acréscimo de 9%. Esta diferença, entretanto, não é relevante uma vez que a planta já está estabelecida.

Observaram-se diferenças significativas entre todas as densidades. Para todos os tratamentos, a testemunha (0 plantas de nabiça m^{-2}) foi diferente das demais densidades, e apenas no final do ciclo, aos 56 e 63 DAA, foi semelhante aos tratamentos de 16 plantas m^{-2} e 11 e 16 plantas m^{-2} , respectivamente (Tabela 18). Também se observou que aos 49 DAT a altura foi inversamente proporcional ao aumento do número de plantas de nabiça, o que mostra que o desenvolvimento da cultura foi prejudicado devido ao crescimento em condição de baixa luminosidade. Inada (1993) estudou diferentes intensidades de luz em plântulas de arroz, e verificou que as plantas sob maior quantidade de luz apresentaram folhas e perfilhos mais rapidamente do que as plantas com baixa luminosidade.

Tabela 18. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre a altura (cm) das plantas de tomateiro em diferentes períodos.

| Tratamentos | Dias após a o transplante | | | | | | |
|----------------------|------------------------------------------------|----------|---------|----------|----------|----------|----------|
| | 21 | 28 | 35 | 42 | 49 | 56 | 63 |
| | Aplicação de MeJA | | | | | | |
| sem | 8,83 | 12,67 | 19,92 | 27,33 | 41,42 | 49,58 | 65,50 b |
| com | 8,13 | 12,79 | 19,96 | 28,58 | 44,04 | 54,67 | 71,92 a |
| | Densidade de nabiça (plantas m ⁻²) | | | | | | |
| 0 | 16,42 a | 27,08 a | 43,33 a | 57,42 a | 60,33 a | 64,83 a | 68,67 ab |
| 11 | 5,17 b | 7,08 b | 11,00 b | 15,75 c | 36,58 bc | 47,25 bc | 76,83 a |
| 16 | 6,83 b | 8,83 b | 14,25 b | 21,83 b | 42,67 b | 56,00 ab | 69,33 ab |
| 22 | 5,50 b | 7,92 b | 11,17 b | 16,83 bc | 31,33 c | 40,42 c | 60,00 b |
| F MeJA | 1,16ns | 0,02ns | 0,00ns | 0,80ns | 1,49ns | 2,42ns | 6,07* |
| F Dens | 66,13** | 145,32** | 87,87** | 200,25** | 34,43** | 10,55** | 6,99** |
| F MeJA x Dens | 4,30* | 3,49* | 2,01ns | 8,89** | 9,04** | 4,83* | 2,04ns |
| CV% | 18,97 | 15,32 | 20,54 | 12,27 | 12,33 | 15,34 | 9,29 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

Quanto ao desdobramento (Tabela 19), quando se fez uso de MeJA, obteve-se diferenças entre as testemunhas aos 21 e 42 DAT. Também se verificou que no tratamento de maior densidade (22 plantas m⁻²), em todos os períodos avaliados as plantas que receberam o MeJA tiveram maior altura do que as plantas sem o hormônio exógeno.

Diversos estudos mostram que as plantas, quando atacadas por pragas e patógenos e estão sombreadas, iniciam um processo chamado de “dilema”, que consiste na decisão de utilizar sua energia para se defender, através das rotas de defesa de AJ e AS, ou utilizar a energia para seu crescimento e superação da condição de baixa luminosidade, e qualquer escolha acarreta no custo da outra (Moreno et al., 2009; Merotto et al., 2009; Ballaré, 2009). No entanto, Kazan e Manners (2011) sugerem que tanto expostas à luz quanto à sombra, algumas espécies evoluíram a ponto de resolver este “dilema” devido à opção de sobrevivência da espécie em longo prazo em ambientes competitivos. Assim, nestas condições, a planta pode optar por manter suas respostas ao SAS, aumentando suas chances de gerar descendentes, ao invés de alocar seus recursos para a defesa.

Neste sentido, pode-se propor que as plantas tratadas com MeJA não tiveram que usar sua energia e recursos para produzir AJ e acionar seus genes de defesa, uma vez que receberam o acréscimo de AJ via exógena. Assim, todos seus recursos puderam ser destinados para superar a condição de sombreamento. Vale ressaltar que este comportamento foi observado somente sob a maior densidade das plantas daninhas (22 plantas m⁻²), ou seja, um nível de sombreamento alto.

Em relação ao desdobramento das densidades, somente aos 56 DAT as testemunhas foram semelhantes aos seus respectivos tratamentos, com a única exceção sendo o tratamento de 22 plantas m⁻² sem aplicação de MeJA. Assim, observa-se que em baixo nível de sombreamento podem ocorrer efeitos negativos no tomateiro. Quanto aos demais períodos, todos os tratamentos foram diferentes de suas testemunhas, podendo-se destacar que aos 21, 42 e 49 DAT a densidade de 22 plantas m⁻² também diferiu das densidades de 11 e 16 plantas m⁻².

Tabela 19. Desdobramento da análise de altura das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento.

| Tratamentos | Densidade de nabiça (plantas m ⁻²) | | | |
|--------------------------|------------------------------------------------|-----------|---------------|----------|
| | 0 | 11 | 16 | 22 |
| Aplicação de MeJA | | | | |
| 21 DAT | | | | |
| sem | 17,83 aA | 5,33 aBC | 8,17 aB | 4,00 bC |
| com | 15,00 bA | 5,00 aB | 5,50 aB | 7,00 aB |
| DMS | Coluna – 2,82 | | Linha – 3,82 | |
| 28 DAT | | | | |
| sem | 28,00 aA | 7,33 aB | 9,67 aB | 5,67 bB |
| com | 26,17 aA | 6,83 aB | 8,00 aB | 10,17 aB |
| DMS | Coluna – 3,42 | | Linha – 4,63 | |
| 42 DAT | | | | |
| sem | 60,67 aA | 15,50 aBC | 22,83 aB | 10,33 bC |
| com | 54,17 bA | 16,00 aB | 20,83 aB | 23,33 aB |
| DMS | Coluna – 6,01 | | Linha – 8,14 | |
| 49 DAT | | | | |
| sem | 62,00 aA | 38,33 aB | 45,00 aB | 20,33 bC |
| com | 58,67 aA | 34,83 aB | 40,33 aB | 42,33 aB |
| DMS | Coluna – 9,22 | | Linha – 12,50 | |
| 56 DAT | | | | |
| sem | 65,00 aA | 48,17 aA | 58,00 aA | 27,17 bB |
| com | 64,67 aA | 46,33 aA | 54,00 aA | 53,67 aA |
| DMS | Coluna – 14,01 | | Linha – 18,98 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Coluna – referente às médias do fator aplicação de MeJA, em colunas; Linha – referente às médias do fator densidade de nabiça, em linhas.

Analisando os resultados obtidos para o diâmetro das plantas do tomateiro (Tabela 20), observou-se que não houve diferença significativa para todos os períodos em relação ao uso de MeJA, porém para as densidades das testemunhas foram diferentes de todas as condições de sombreamento, sendo estes semelhantes entre si. Isto mostra que, independente do nível de sombreamento (densidade das plantas daninhas), haverá efeitos negativos no diâmetro da cultura, assim como observado quanto ao parâmetro de altura de plantas.

Em seu trabalho, Vergara (1986) verificou que plantas de arroz sob baixa intensidade luminosa eram mais fracas quando comparadas às plantas mantidas em maior quantidade de luz, e isto pode ser resultado do fato de que estas condições não permitem que a planta realize quantidade suficiente de fotossíntese, prejudicando seu desenvolvimento e crescimento (Lauretti et al., 2001).

Quanto ao desdobramento analisado aos 49 e 56 DAA (Tabela 21), da mesma forma que observado com os dados de altura das plantas, o diâmetro no tratamento de 22 plantas m^{-2} sem MeJA foi menor do que as plantas tratadas com o produto no mesmo tratamento. Segundo Bixenmann et al. (2010), a planta aloca seus recursos para as rotas de defesa após a indução da praga ou patógeno em condições de clima temperado. Já plantas de clima tropical, que precisam se adaptar a diversas circunstâncias simultâneas do ambiente, são capazes de expressar a defesa contra herbívoros e patógenos e ao mesmo tempo expressar suas defesas contra a competição e sombreamento (Kazan e Manners, 2011).

Quando as densidades são comparadas dentro da mesma condição de MeJA, observou-se que as testemunhas diferem das demais condições em ambos os períodos. Sem a aplicação de MeJA, o tratamento de 22 plantas m^{-2} apresenta os valores mais baixos em relação às outras densidades sombreadas, com 4,79 cm aos 49 DAA e 4,86 cm aos 56 DAA, e também quando comparados com suas testemunhas, de 13,46 cm e 13,78 cm, respectivamente (Tabela 21).

Tabela 20. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre o diâmetro (cm) das plantas de tomateiro em diferentes períodos.

| Tratamentos | Dias após a o transplante | | | | | | |
|----------------------|-----------------------------------------------------|----------|----------|----------|---------|---------|---------|
| | 21 | 28 | 35 | 42 | 49 | 56 | 63 |
| | Aplicação de MeJA | | | | | | |
| sem | 3,11 | 4,35 | 5,12 b | 6,32 | 8,74 | 9,25 | 10,72 |
| com | 3,44 | 3,97 | 5,67 a | 6,42 | 9,22 | 10,09 | 11,07 |
| | Densidade de nabiça (plantas m⁻²) | | | | | | |
| 0 | 6,39 a | 8,52 a | 12,10 a | 13,72 a | 14,00 a | 14,24 a | 14,12 a |
| 11 | 2,16 b | 2,53 b | 2,87 b | 3,48 b | 7,14 b | 8,06 b | 10,29 b |
| 16 | 2,43 b | 2,85 b | 3,58 b | 4,45 b | 8,29 b | 9,12 b | 9,90 b |
| 22 | 2,11 b | 2,73 b | 3,01 b | 3,82 b | 6,48 b | 7,25 b | 9,28 b |
| F MeJA | 2,58ns | 2,68ns | 4,60* | 0,09ns | 1,12ns | 2,50ns | 0,32ns |
| F Dens | 101,01** | 159,91** | 307,86** | 219,10** | 57,79** | 35,29** | 12,90** |
| F MeJA x Dens | 1,43ns | 0,16ns | 3,27ns | 2,21ns | 6,58** | 6,99** | 1,23ns |
| CV% | 15,52 | 13,56 | 11,62 | 12,79 | 12,31 | 13,43 | 13,69 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

Tabela 21. Desdobramento da análise do diâmetro das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento.

| Tratamentos | Densidade de nabiça (plantas m ⁻²) | | | |
|--------------------------|------------------------------------------------|---------|--------------|---------|
| | 0 | 11 | 16 | 22 |
| Aplicação de MeJA | 49 DAT | | | |
| sem | 13,46 aA | 7,44 aB | 9,29 aB | 4,79 bC |
| com | 14,55 aA | 6,85 aB | 7,30 bB | 8,18 aB |
| DMS | Coluna – 1,94 | | Linha – 2,62 | |
| | 56 DAT | | | |
| sem | 13,78 aA | 8,59 aB | 9,76 aB | 4,86 bC |
| com | 14,72 aA | 7,53 aB | 8,47 aB | 9,63 aB |
| DMS | Coluna – 2,27 | | Linha – 3,08 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. Coluna – referente às médias do fator aplicação de MeJA, em colunas; Linha – referente às médias do fator densidade de nabiça, em linhas.

Em relação à massa seca do material vegetal (Tabela 22), houve diferenças significativas somente entre as densidades, tanto para a massa da matéria seca de folhas quanto para o caule. A aplicação de MeJA não causou diferença estatísticas para estes parâmetros, apesar da diferença observada na altura e diâmetro das plantas.

Assim, quanto ao fator densidade de plantas de nabiça, na análise da massa das folhas secas do tomateiro a testemunha diferiu dos demais tratamentos (13,04

g), enquanto que a densidade de 11 plantas m^{-2} (7,27 g) foi semelhante aos tratamentos de 16 e 22 plantas m^{-2} (8,20 g e 5,10 g, respectivamente). Já os resultados de biomassa seca de caule mostraram que a testemunha (28,17 g) diferiu de todos os demais tratamentos de 11 (11,42 g), 16 (12,02 g) e 22 plantas m^{-2} (8,63 g).

A luz está ligada ao acúmulo de matéria seca pelas plantas e, de acordo com Voll (1993), outro efeito negativo que pode ocorrer devido à baixa luminosidade é a redução da massa da parte aérea, pois pode deixar a planta suscetível à quebra do caule.

Tabela 22. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre a matéria seca (g) da parte aérea das plantas de tomateiro.

| Tratamentos | Folhas | Caule |
|----------------------|-----------------------------------------|---------|
| | Aplicação de MeJA | |
| sem | 7,77 | 15,57 |
| com | 9,04 | 14,55 |
| | Densidade de nabiça (plantas m^{-2}) | |
| 0 | 13,04 a | 28,17 a |
| 11 | 7,27 bc | 11,42 b |
| 16 | 8,20 b | 12,02 b |
| 22 | 5,10 c | 8,63 b |
| F MeJA | 3,90ns | 0,29ns |
| F Dens | 27,20** | 22,15** |
| F MeJA x Dens | 1,93ns | 1,22ns |
| CV% | 18,74 | 30,63 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

Outro parâmetro analisado foi o número de folhas das plantas, avaliado até 49 DAT (Tabela 23). Observou-se que somente aos 35 DAT houve diferença significativa entre os tratamentos com e sem a aplicação de MeJA, sendo que nas plantas aplicadas o resultado foi 16% a mais do que nas plantas não aplicadas. Porém, com o passar do tempo, esta diferença deixou de existir e as plantas igualaram o número de folhas.

Quanto às densidades, foi obtida diferença significativa entre todas as densidades em relação às testemunhas. Entre os fatores de sombreamento, todos foram semelhantes entre si, e somente aos 42 DAT observou-se que o tratamento

de 22 plantas m^{-2} (7,00 folhas) foi semelhante aos de 11 (6,33 folhas) e 16 plantas m^{-2} (7,67 folhas), mas entre estas duas densidades houve diferença significativa.

Segundo Lima et al. (2010), ocorrendo o acréscimo da condição de sombreamento, a planta promove alterações morfológicas e fisiológicas nas folhas, para aumentar a absorção de luz e de carbono, alterando assim a área foliar, a alocação de biomassa para as folhas e o número de folhas da planta.

Quando analisado o desdobramento dos dados (Tabela 24), observou-se que com 22 plantas m^{-2} , quando o tomateiro foi tratado com MeJA, ocorreu maior número de folhas aos 21, 42 e 49 DAT.

Analisando o número de folhas entre as densidades para cada condição de MeJA (Tabela 24), todas as densidades diferiram de suas testemunhas, sendo que aos 42 e 49 DAT a maior densidade também se mostrou diferente das demais (6,33 e 7,33 folhas, respectivamente).

Tabela 23. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre o número de folhas das plantas de tomateiro em diferentes períodos.

| Tratamentos | Dias após a o transplante | | | | |
|----------------------|-----------------------------------------|---------|----------|-----------|----------|
| | 21 | 28 | 35 | 42 | 49 |
| | Aplicação de MeJA | | | | |
| sem | 4,50 | 7,17 | 9,58 b | 12,08 | 15,50 |
| com | 4,67 | 7,00 | 11,42 a | 11,67 | 15,33 |
| | Densidade de nabiça (plantas m^{-2}) | | | | |
| 0 | 8,00 a | 14,17 a | 25,00 a | 26,50 a | 29,50 a |
| 11 | 3,50 b | 4,50 b | 5,00 b | 6,33 c | 9,83 b |
| 16 | 3,50 b | 4,83 b | 6,67 b | 7,67 b | 12,17 b |
| 22 | 3,33 b | 4,83 b | 5,33 b | 7,00 bc | 10,17 b |
| F MeJA | 0,41ns | 0,04ns | 8,80* | 2,11ns | 0,05ns |
| F Dens | 77,00** | 30,95** | 246,01** | 1158,09** | 156,94** |
| F MeJA x Dens | 5,08* | 0,55ns | 8,02** | 5,71** | 7,48** |
| CV% | 13,88 | 29,37 | 14,42 | 5,92 | 11,98 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

Tabela 24. Desdobramento da análise do número de folhas das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento.

| Tratamentos | Densidade de nabiça (plantas m ⁻²) | | | |
|--------------------------|------------------------------------------------|-----------|--------------|----------|
| | 0 | 11 | 16 | 22 |
| Aplicação de MeJA | | | | |
| 21 DAT | | | | |
| sem | 8,33 aA | 3,00 aB | 4,00 aB | 2,67 bB |
| com | 7,67 aA | 4,00 aB | 3,00 aB | 4,00 aB |
| DMS | Coluna – 1,11 | | Linha – 1,51 | |
| 28 DAT | | | | |
| sem | 21,67 bA | 5,00 aB | 7,33 aB | 4,33 aB |
| com | 28,33 aA | 5,00 aB | 6,00 aB | 6,33 aB |
| DMS | Coluna – 2,65 | | Linha – 3,59 | |
| 42 DAT | | | | |
| sem | 26,67 aA | 6,67 aC | 8,67 aB | 6,33 bC |
| com | 26,33 aA | 6,00 aB | 6,67 bB | 7,67 aB |
| DMS | Coluna – 1,23 | | Linha – 1,67 | |
| 49 DAT | | | | |
| sem | 30,67 aA | 10,00 aBC | 14,00 aB | 7,33 bC |
| com | 28,33 aA | 9,67 aB | 10,33 bB | 13,00 aB |
| DMS | Coluna – 3,23 | | Linha – 4,38 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAT: Dias Após o Transplante; Coluna – referente às médias do fator aplicação de MeJA, em colunas; Linha – referente às médias do fator densidade de nabiça, em linhas.

Através da contagem do número de botões florais das testemunhas de tomateiro com e sem MeJA, observou-se que a maior incidência ocorreu aos 42 DAT (Tabela 25). Esse resultado era esperado, uma vez que entre as funções dos jasmonatos está a participação na fase reprodutiva das plantas, como a formação de flores, frutos e sementes (Linares et al., 2010).

Tabela 25. Incidência dos botões florais nas testemunhas de tomateiro com e sem a aplicação de MeJA.

| Tratamentos | Dias após a o transplante | | | | | |
|----------------------|-----------------------------------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | 28 | 35 | 42 | 49 | 56 | 63 |
| | Aplicação de MeJA | | | | | |
| sem | 0,83 | 4,17 | 5,92 | 5,25 | 8,58 | 5,92 |
| com | 0,83 | 3,83 | 5,00 | 4,33 | 7,33 | 5,58 |
| | Densidade de nabiça (plantas m⁻²) | | | | | |
| 0 | 3,33 a | 16,0 a | 21,33 a | 11,67 a | 11,33 a | 0,00 c |
| 11 | 0,00 b | 0,00 b | 0,50 b | 3,50 b | 3,33 b | 9,83 a |
| 16 | 0,00 b | 0,00 b | 0,00 b | 2,00 b | 11,00 a | 9,17 a |
| 22 | 0,00 b | 0,00 b | 0,00 b | 2,00 b | 6,17 ab | 4,00 b |
| F MeJA | 0,00ns | 0,06ns | 0,36ns | 1,46ns | 0,47ns | 0,15ns |
| F Dens | 22,76** | 34,12** | 47,52** | 37,38** | 4,57* | 28,92** |
| F MeJA x Dens | 0,00ns | 0,06ns | 0,17ns | 5,52* | 1,36ns | 2,27ns |
| CV% | 102,68 | 83,88 | 68,91 | 38,78 | 55,92 | 36,72 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

Tabela 26. Desdobramento da análise dos botões florais das plantas de tomateiro submetidas ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento.

| Tratamentos | Densidade de nabiça (plantas m ⁻²) | | | |
|-------------|------------------------------------------------|----------|---------------|---------|
| | 0 | 11 | 16 | 22 |
| | Aplicação de MeJA | | 49 DAT | |
| sem | 12,00 aA | 4,00 aBC | 5,00 aB | 0,00 bC |
| com | 11,33 aA | 0,00 bB | 2,00 aB | 4,00 aB |
| DMS | Coluna – 3,25 | | Linha – 4,41 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAT: Dias Após o Transplante; Coluna – referente às médias do fator aplicação de MeJA, em colunas; Linha – referente às médias do fator densidade de nabiça, em linhas.

Apesar deste resultado, não foi observada diferenças significativas no número total de frutos (maduros + verdes) quando comparados os tratamentos com e sem a aplicação de MeJA, da mesma forma que a massa da matéria fresca e seca dos frutos também não divergiram estatisticamente (Tabela 27). Como as mudas do tomateiro tiveram todo seu crescimento e desenvolvimento inicial em ambiente sombreado, a percepção da condição de competição com plantas vizinhas pode ter sido detectada precocemente (Aspiazú et al., 2010), e os estímulos para superar tal condição serem prioridade na planta.

Já em relação às densidades de nabiça, obteve-se a redução dos valores nestes três parâmetros, sendo que o tratamento de 22 plantas m⁻² apresentou as

respostas de 5,5 frutos, 118,94 g de matéria fresca e 4,13 g de matéria seca, enquanto que a testemunha (0 plantas m^{-2}) estes resultados foram de 16 frutos, 417,27 g e 15,01 g, respectivamente.

Durante a execução do experimento, observou-se um atraso no desenvolvimento das plantas sombreadas, o que também refletiu na queda de produtividade. Hernandez et al. (2007) também verificaram um atraso na maturação de frutos conforme o aumento do tempo de convivência do tomateiro e a maria-pretinha. A partir do momento em que as plantas daninhas são retiradas, a cultura tenta restabelecer seu ciclo, iniciando mais tardiamente sua frutificação, o que gera frutos desiguais em maturação. Segundo Hernandez et al. (2007), o convívio do tomateiro com plantas daninhas resultou na redução do tamanho, peso e número de frutos, além de causar atraso na maturação.

Quanto ao desdobramento da massa da matéria fresca (Tabela 28), observou-se diferença significativa apenas entre as testemunhas com e sem a aplicação de MeJA. Em relação às densidades, a testemunha com aplicação de MeJA foi estatisticamente diferente dos demais tratamentos, apresentando um valor bem mais alto (532,32g) comparado com a densidade de 11 plantas m^{-2} (59,08g). Sobre a massa da matéria seca, apenas na densidade de 16 plantas m^{-2} houve diferenças entre as plantas com MeJA (5,76g) e sem o fito-hormônio (11,16g). Em relação às densidades, os tratamentos sem MeJA de 0, 11 e 16 plantas m^{-2} foram semelhantes entre si, enquanto que o valor mais baixo foi obtido com 22 plantas m^{-2} (2,88g), semelhante ao encontrado a 11 plantas m^{-2} (7,81g). Quando foi feita a comparação dos tratamentos com o uso de MeJA, todas as densidades de nabiça foram semelhantes, e diferiram apenas da testemunha.

Tabela 27. Análise da aplicação exógena de MeJA e do sombreamento sobre o número, matéria fresca e seca de frutos do tomateiro.

| Tratamentos | Número de Frutos | Massa da matéria fresca (g) | Massa da matéria seca (g) |
|----------------------|------------------|-----------------------------|---------------------------|
| | | Aplicação de MeJA | |
| sem | 9,08 | 218,04 | 8,79 |
| com | 9,83 | 218,40 | 7,85 |
| 0 | 16,00 a | 417,27 a | 15,01 a |
| 11 | 7,17 b | 130,91 b | 5,68 b |
| 16 | 9,17 b | 205,77 b | 8,46 b |
| 22 | 5,50 b | 118,94 b | 4,13 b |
| F MeJA | 0,34ns | 0,00ns | 0,57ns |
| F Dens | 12,94** | 16,46** | 15,00** |
| F MeJA x Dens | 3,33ns | 6,88** | 3,35* |
| CV% | 33,19 | 38,22 | 36,54 |

Letras iguais minúsculas na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%.

Tabela 28. Desdobramento da análise da matéria fresca e seca de frutos do tomateiro submetidos ao MeJA e diferentes intensidades de sombreamento.

| Tratamentos | Densidade de nabiça | | | |
|--------------------------|---------------------|---------------------------|----------------|-----------|
| | 0 | 11 | 16 | 22 |
| Aplicação de MeJA | | Matéria fresca (g) | | |
| sem | 302,21 bA | 202,74 aAB | 275,14 aAB | 92,06 aB |
| com | 532,32 aA | 59,08 aB | 136,39 aB | 145,82 aB |
| DMS | Coluna – 146,07 | | Linha – 197,95 | |
| | | Matéria seca (g) | | |
| sem | 13,29 aA | 7,81 aAB | 11,16 aA | 2,88 aB |
| com | 16,72 aA | 3,54 aB | 5,76 bB | 5,38 aB |
| DMS | Coluna – 5,32 | | Linha – 7,21 | |

Letras iguais minúsculas na coluna e maiúsculas na linha não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5%. DAT: Dias Após o Transplante; Coluna – referente às médias do fator aplicação de MeJA, em colunas; Linha – referente às médias do fator densidade de nabiça, em linhas.

5. CONCLUSÃO

Com este trabalho conclui-se que:

- O MeJA e o IBU não alteraram as respostas do tomateiro híbrido H9553 ao sombreamento quanto às características morfofisiológicas;
- O MeJA e o IBU exercem efeito sobre metabolismo bioquímico das plantas de tomateiro H9553, mostrando potencial para futuros estudos quanto ao efeito na produtividade;
- Em condições de alto nível de sombreamento, o aumento da quantidade de AJ na planta não estimula a planta a alocar seus recursos para superar a sombra;
- A baixa luminosidade teve maior efeito sobre as plantas que a presença exógena de MeJA;
- A alta densidade de plantas daninhas de nabiça causou redução no crescimento e desenvolvimento do tomateiro, devido principalmente ao sombreamento provocado pelas plantas.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agostinetto D, Perboni LT, Langaro AC, Gomes J, Fraga DS, Franco JJ (2016) Changes in photosynthesis and oxidative stress in wheat plants submitted to herbicides application. **Planta Daninha** 34:1-9.

Alexieva V, Sergiev I, Mapelli S, Karanov E (2001) The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant, Cell and Environment** 24:1337-1344.

Alves FRR (2015) **Respostas bioquímicas e fisiológicas de mutantes fotomorfo genético de tomateiro (*Solanum lycopersicum* L. cv. Micro-Tom) sob deficiência hídrica**. 75p. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal). UFG, Goiânia-GO.

Araujo JRG, Araujo Jr. MM, Menezes RHN, Martins MR, Lemos RNS, Cerqueira MCM (2006) Efeito do recipiente e ambiente de cultivo sobre o desenvolvimento de mudas de mamoeiro cv. Sunrise Solo. **Revista Brasileira de Fruticultura** 28:526-529.

Araujo SC (2015) **Participação do ácido jasmônico nas respostas bioquímicas e fisiológicas de plantas de *Lenna valdiviana* expostas ao arsênio**. 54p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal). UFV, Viçosa-MG.

Aspiazú I, Sediyaama T, Ribeiro Jr JI, Silva AA, Concenco G, Ferreira EA, Galon L, Silva AF, Borges ET, Araujo WF (2010) Photosynthetic activity of cassava plants under weed competition. **Planta Daninha** 28:963-968.

Baldwin IT, Halitschke R, Kessler A, Schittko U (2002) Emerging molecular and ecological approaches in plant-insect interactions. **Current Opinion in Plant Biology** 4:351-358.

Ballaré CL (2009) Illuminated behaviour: phytochrome as a key regulator of light foraging and plant anti-herbivore defence. **Plant, Cell and Environment** 32:713-725.

Ballaré CL (2014) Light regulation of plant defense. **Annual Review Plant Biology** 65:335-363.

Ballaré CL (1992) **Photomorphogenic Processes in the Agricultural Environment**. 189p. Thesis (Doctor of Philosophy in Crop Science). Oregon State University.

Barroso AAM, Yamauti MS, Nepomuceno MP, Alves PLCA (2012) Efeito da densidade e da distância de caruru-de-mancha e amendoim-bravo na cultura do feijoeiro. **Planta Daninha** 30:47-53.

Bezerra FT, Dutra AS, Bezerra MAF, Oliveira Filho AF, Barros GL (2014) Comportamento vegetativo e produtividade de girassol em função do arranjo espacial das plantas. **Revista Ciência Agronômica** 45:335-343.

Bianchi MA, Fleck NG, Lamego FP (2006) Proporção entre plantas de soja e plantas competidoras e as relações de interferência mútua. **Ciência Rural** 36:1380-1387.

Biasi LA (1996) Emprego do estiolamento na propagação de plantas. **Ciência Rural** 26:309-314.

Bixenmann RJ, Coley PD, Kursar TA (2010) Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant-plant mutualism? **Oecologia** 165:417-425.

Blanco FMG (2014) Classificação e mecanismos de sobrevivência das plantas daninhas. In: Monquero, P. A. (coord.) (2014) Aspectos da Biologia e Manejo de Plantas Daninhas. São Carlos: Rima, p.33-60.

Brito Jr FP (2012) **Produção de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) reutilizando substratos sob cultivo protegido no município de Iranduba-AM**. Dissertação. Manaus: Universidade Federal do Amazonas.

Bruce TJA, Martin JL, Pickett JA, Pye BJ, Smart LE, Wadhams LJ (2003) *cis*-Jasmone treatment induces resistance in wheat plants against the grain aphid, *Sitobion avenae* (Fabricius) (Homoptera: Aphididae). **Pest Management Science** 59:1031-1036.

Buriol GA, Streck NA, Gimenes ES, Schneider FM (1994) Alterações micrometeorológicas causadas por túneis baixos de tela plástica preta cultivados com alface. **Ciência Rural** 24:1-6.

Carvalho RF (2003) **Uso de mutantes fotomorfo genético no estudo da competência para regeneração *in vitro* em micro-tomateiro (*Lycopersicon esculentum* cv. Micro-Tom)**. 69p. Dissertação (Mestrado em Ciência – Fisiologia e Bioquímica de Plantas). USP, Piracicaba.

Carvalho RF (2007) **Estudo da interação entre fitocromo e hormônios vegetais no controle do desenvolvimento**. 106p. Tese (Doutorado em Ciência – Fisiologia e Bioquímica de Plantas). USP, Piracicaba.

Carvalho RF, Monteiro CC, Caetano AC, Dourado MN, Gratão PL, Haddad CRB, Peres LEP, Azevedo RA (2013) Leaf senescence in tomato mutants as affected by irradiance and phytohormones. **Biologia Plantarum** 57:749-757.

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

Carvalho SJP, Christoffoleti PJ (2008) Competition of *Amaranthus* species with dry bean plants. **Scientia Agricola** 65:239-245.

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

Caverzan A (2012) **Inter-relações entre estresse oxidativo e estresses abióticos em arroz (*Oryza sativa* L.): o papel das ascorbato peroxidases nas respostas de defesa**. Tese. Porto Alegre: Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Cerrudo I, Keller MK, Cargel MD, Demkura PV, Wit M, Patitucci MS, Pierik R, Pieterse CMJ, Ballaré CL (2012) Low red/far-red ratios reduce Arabidopsis resistance to *Botrytis cinerea* and jasmonate responses via a COI1-JAZ10-dependent, salicylic acid-independent mechanism. **Plant Physiology** 158:2042-2052.

Chen QF, Dai LY, Xiao S, Wang YS, Liu XL, Wang GL (2007) The COI1 and DFR genes are essential for regulation of jasmonate induced anthocyanin accumulation in Arabidopsis. **Journal of Integrative Plant Biology** 49:1370-1377.

Chen XL, Xue XZ, Guo WZ, Wang LC, Qiao XJ (2016) Growth and nutritional properties of lettuce affected by mixed irradiation of white and supplemental light provided by light-emitting diode. **Scientia Horticulturae** 200:111-118.

Comparot SM, Graham CM, Reid DM (2002) Methyl jasmonate elicits a differential antioxidant response in light- and dark-grown canola (*Brassica napus*) roots and shoots. **Plant Growth Regulation** 38:21–30.

Cotado A, Müller M, Morales M, Munné-Boch S (2018) Linking jasmonates with pigment accumulation and photoprotection in a high-mountain endemic plant, *Saxifraga longifolia*. **Environmental and Experimental Botany**, 10p.

Couto EB (2006) **Avaliação de metil jasmonato na indução de resistência de plantas de *Eucalyptus* spp. ao psílideo-de-concha *Glycaspis brimblecombei* Moore (Hemiptera: Psyllidae)**. 52p. Dissertação (Mestrado em Agronomia – Proteção de Plantas). Unesp – Botucatu.

Deuner C, Borges CT, Almeida AS, Meneghello GE, Tunes LVM (2015) Ácido jasmônico como promotor de resistência em plantas. **Revista de Ciências Agrárias** 38:275-281.

Dossa D, Fuchs F (2017)_Tomate: análise técnico-econômica e os principais indicadores da produção nos mercados mundial, brasileiro e paranaense. Boletim Técnico 03, Paraná: CEASA. 7p. Disponível em: http://www.ceasa.pr.gov.br/arquivos/File/BOLETIM/Boletim_Tecnico_Tomate1.pdf. Acesso em 21 de abril de 2018.

Dousseau S; Alvarenga AA; Santos MO; Arantes LO (2007) Influência de diferentes condições de sombreamento sobre o crescimento de *Tapirira guianensis* Alb. **Revista Brasileira de Biociências** 5:477-479.

EMBRAPA 1993: A Cultura do Tomateiro (para mesa). Coleção Plantar. Brasília: EMBRAPA-SPI, 1993. 92p.

Fagan EB, Ono EO, Rodrigues JD, Chalfun JR A, Dourado Neto D (2015) Fisiologia vegetal: reguladores vegetais. Editora Andrei. 302p.

Fernandez-Calvo P, Chini A, Fernandez-Barbero G, Chico JM, Gimenez-Ibanez S (2011) The *Arabidopsis* bHLH-transcription factors MYC3 and MYC4 are targets of JAZ repressors and act additively with MYC2 in the activation of jasmonate responses. **Plant Cell** 23:701–15.

Filgueira FAR (2008) **Novo manual de olericultura: agrotecnologia moderna na produção e comercialização de hortaliças**. Viçosa: Ed UFV.

Formagio ASN, Masetto TE, Vieira MC, Zárata NAH, Costa WF, Trevizan LNF Sarragiotto MH (2012) Potencial alelopático de *Tropaeolum majus* L. na germinação e crescimento inicial de plântulas de picão-preto. **Ciência Rural** 42:83-89.

Franco MAS; Dillenburgl LR (2007) Ajustes morfológicos e fisiológicos em plantas jovens de *Araucaria angustifolia* (Bertol.) em resposta ao sombreamento. **Hoehnea** 34:135-144.

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

Freitas JCO, Almeida AAF, Lago MF, Souza MM, Souza Jr. JOS (2012) Características morfofisiológicas de plantas clonais de *Passiflora alata* crescidas em diferentes doses de nitrogênio e níveis de sombreamento. **Revista Brasileira de Fruticultura** 34:859-872.

Galati VC (2016) **Respostas morfofisiológicas no mutante *aurea* de tomateiro deficiente na biossíntese dos fitocromos**. 54p. Dissertação (Mestre em Agronomia-Produção Vegetal). Unesp – Jaboticabal.

Garvey Jr PV, Meyers SL, Monks DW, Coble HD (2013) Influence of palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) on the critical period for weed control in plasticulture-grown tomato. **Weed Technology** 27:165-170.

Ghassemi-Golezani K, Farhangi-Abriz S (2018) Changes in oil accumulation and fatty acid composition of soybean seeds under salt stress in response to salicylic acid and jasmonic acid. **Russian Journal of Plant Physiology** 65:229-236.

Giordano LB, Silva JBC, Barbosa V (2000) Escolha de cultivares e plantio. In: Silva JBC, Giordano LB (Eds.) (2000) Tomate para processamento industrial. Brasília: EMBRAPA (Comunicação para transferência de tecnologia), p. 36-59.

Giuli JSA (2006) **Avaliação dos efeitos provocados por metil jasmonato em *Ricinus communis* através de análises do perfil protéico e rendimento fotossintético**. 97p. Dissertação (Mestrado em Biociências e Biotecnologia). Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro – Campos dos Goytacazes.

Gonçalves KS (2013) **Aplicação de reguladores vegetais e de fosfito de potássio em mudas de eucalipto submetidas à deficiência hídrica**. 66p. Tese (Doutorado em Agronomia – Irrigação e Drenagem). Unesp – Botucatu.

Heath RL, Packer L (1968) Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives in Biochemistry and Biophysics** 125:189-198.

Hernandez DD, Alves PLCA, Pavani MCMD, Parreira MC (2007) Períodos de interferência de maria-pretinha sobre tomateiro industrial. **Horticultura Brasileira** 25:199-204.

Hernandez DD, Alves PLCA, Salgado TP (2002) Efeito da densidade e proporção de plantas de tomate industrial e de maria-pretinha em competição. **Planta Daninha** 20:229-236.

Hirata ACS, Ferreira FA, Ferreira LR (2014) Manejo de Plantas Daninhas em Hortaliças. In: Monquero PA (coord.) (2014) Manejo de Plantas Daninhas nas Culturas Agrícolas. São Carlos: Rima, p. 155-178.

Hoagland DR, Arnon DI (1950) The water culture method for growing plants without soils. Berkeley: California Agricultural Experimental Station, 347p.

HORTIFRUTI BRASIL (2018) Anuário 2017-2018. Ano 16 (174). 54p. Disponível em: <http://www.hfbrasil.org.br/br/revista/acessar/completo/anuario-2017-2018.aspx>. Acesso em 21 de abril de 2018.

Howe GA (2010) The roles of hormones in defense against insects and disease. In: Davies PJ (2010) Plant hormones – biosynthesis, signal transduction, action! Springer Netherlands, p. 646-680.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. LSPA: Levantamento Sistemático da Produção Agrícola (2017). 108p. Disponível em: ftp://ftp.ibge.gov.br/Producao_Agricola/Levantamento_Sistematico_da_Producao_Agricola_%5Bmensal%5D/Fasciculo/2017/lspa_201701.pdf. Acesso em 10 de junho de 2018.

IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. SIDRA: Sistema IBGE de Recuperação Automática (2006). Disponível em: <https://sidra.ibge.gov.br/tabela/825#resultado>. Acesso em 06 de junho de 2018.

Inada K (1993) Morphological responses to the light intensity. In: Matsuo, T.; Hoshikawa, K. **Science of the rice plant: morphology**. Tokyo: Food and Agriculture Policy Research Center.

Inada K, Nishiyama F (1987) Growth responses of plants to sun and shade treatments in both simulated and neutral conditions. **Crop Science** 56:99-108.

Izaguirre MM, Mazza CA, Astigueta MS, Ciarla AM, Ballaré CL (2013) No time for Candy: passionfruit (*Passiflora adulis*) plants down-regulate damage-induced extra floral nectar production in response to light signals of competition. **Oecologia** 173:213-221.

Izaguirre MM, Mazza CA, Biondini M, Baldwin IT, Ballaré CL (2006) Remote sensing of future competitors: impacts on plant defenses. **Proceeding of the National Academy of Sciences** 103:7170-7174.

Kazan K, Manners JM (2011) The interplay between light and jasmonate signalling during defence and development. **Journal of Experimental Botany** 14p.

Kerbauy GB (2012) *Fisiologia Vegetal*. Guanabara: Koogan. 452p.

Kim HW, Amirsadeghi S, Mckenzie-Gopsill A, Afifi M, Bozzo G, Lee EA, Lukens L, Swanton CJ (2016) Changes in light quality alter physiological responses of soybean to thiamethoxam. **Planta** 244:639-650.

Kissmann KG, Groth D (1992) **Plantas Infestantes e Nocivas**: tomo II.

Larcher W (2006) *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos: RIMA. 550 p.

Lauretti RLB, Machado JR, Crusciol CAC, Andreotti M (2001) Efeitos de diferentes manejos de água no estabelecimento de plantas de arroz no sistema pré-germinado. **Pesquisa Agropecuária Brasileira** 36:1093-1099.

Lessenger JE (2006) *Agricultural medicine: A practical guide*. Porterville: Springer. 541p.

Lichtenthaler HK (1987) Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. **Methods. Enzymol** 148:350-382.

Lima ALS, Zanella F, Castro LDM (2010) Crescimento de *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Hayne) Lee et Lang. E *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae) sob diferentes níveis de sombreamento. **Acta Amazonica** 10:43-48.

Lima JD, Silva BMS, Moraes WS, Dantas VAV, Almeida CC (2008) Efeitos da luminosidade no crescimento de mudas de *Caesalpinia ferrea* Mart. ex Tul. (Leguminosae, Caesalpinoideae). **Acta Amazônica** 38:5-10.

Linares AMP, Hernandez C, França SC, Lourenço MV (2010) Atividade fitorreguladora de jasmonatos produzidos por *Botryosphaeria rhodina*. **Horticultura Brasileira** 28:430-434.

Luz JMQ, Bittar CA, Oliveira RC, Nascimento AR, Chagas RCS, Nogueira APO (2016) Desempenho e divergência genética de genótipos de tomate para processamento industrial. **Horticultura Brasileira** 34: 483-490.

Maciel CDG (2014) Métodos de Controle de Plantas Daninhas. In: Monquero, P. A. (coord.) (2014) Aspectos da Biologia e Manejo de Plantas Daninhas. São Carlos: Rima. p. 129-144.

Marcolini LW, Carvalho LB, Cruz MB, Alves PLCA, Cecílio Filho AB (2010) Interferência de caruru-de-mancha sobre características de crescimento e produção da beterraba. **Planta Daninha** 28:41-46.

Martins JR, Alvarenga AA, Castro EM, Silva APO, Alves E (2009) Teores de pigmentos fotossintéticos e estrutura de cloroplastos de Alfavaca-cravo cultivadas sob malhas coloridas. **Ciência Rural** online.

Melo HC, Castro EM, Soares AM, Oliveira C, Ramos SJ (2009) Características fisiológicas de microtomateiros fitocromo-mutantes. **Ciência e Agrotecnologia** 33:1213-1219.

Mereb EL (2017) **Morfofisiologia de tomateiros mutantes fotomorfogenético *fri*, *tri*, *phyb2* cultivados e condições de sol e sombra**. 87p. Dissertação (Mestre em Biodiversidade Vegetal). Universidade Federal de Goiás.

Merotto Jr A, Fischer AJ, Vidal RA (2009) Perspectives for using light quality knowledge as an advanced ecophysiological weed management tool. **Planta Daninha** 27:407-419.

Moraes MCB, Birkett MA, Gordon-Weeks R, Smart LE, Martin JL, Pye BJ, Bromilow R, Pickett JA (2008) *cis*-Jasmone induces accumulation of defence compounds in wheat, *Triticum aestivum*. **Phytochemistry** 69:9-17.

Morais MB, Camara TR, Ulisses C, Carvalho Filho JLS, Willadin L (2018) Multiple stresses on the oxidative metabolism of sugarcane varieties. **Ciência Rural** 48:1-8.

Moreno JE, Tao Y, Chory J, Ballaré CL (2009) Ecological modulation of plant defense via phytochrome control of jasmonate sensitivity. **Pnas/Plant Biology** 106:4935-4940.

Nafie E, Hathout T, Shyma A, Mokadem A (2011) Jasmonic acid elicits oxidative defense and detoxification systems in *Cucumis melo* L. cells. **Brazilian Society of Plant Physiology** 23:161-174.

Naika S, Jeude J van L, Goffau M, Hilmi M, Dam B van (2006) A Cultura do Tomate: produção, processamento e comercialização. Agromisa: Séries Agrodok. 104p.

Nascente AS, Pereira W, Medeiros MA (2004) Interferência das plantas daninhas na cultura do tomate para processamento. **Horticultura Brasileira** 22:602-606.

Nozue K, Tat AV, Devisetty UK, Robinson M, Mumbach MR, Ichihashi Y, Lekkala S, Maloof JN (2015) Shade avoidance components and pathways in adult plants revealed by phenotypic profiling. **Plos Genetics** 11:1-26.

O'Donnell PJ, Schmelz E, Block A, Miersch O, Wasternack C, Jones JBE, Klee HJ (2003) Multiple hormones act sequentially to mediate a susceptible tomato pathogen defense response. **Plant Physiology** 133:1181-1189.

Östin A, Kowalczyk M, Bhalerao RP, Sandberg G (1998) Metabolism of indole-3-acetic acid in *Arabidopsis*. **Plant Physiol** 118:285-296.

Oney MA, Bingham RA (2014) Effects of simulated and natural herbivory on tomato (*Solanum lycopersicum* var. *Esculentum*) leaf trichomes. **BIOS** 85:192-198.

Parreira MC, Hernandez DD, Giancotti PRF, Alves PLCA (2010) Efeitos da densidade e do espaçamento de maria-pretinha (*Solanum americanum* Mill.) sobre a cultura do tomate. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias** 5:474-478.

Pereira W (2004) Manejo e controle de plantas daninhas em áreas de produção de sementes de hortaliças. In: EMBRAPA Hortaliças (Ed.). (2004) IV Curso sobre tecnologia de produção de sementes de hortaliças. Brasília-DF: EMBRAPA Hortaliças, 20p.

Pinto MST, Ribeiro JM, Oliveira EAG (2011) O estudo de genes e proteínas de defesa em plantas. **Revista Brasileira de Biociências** 9:241-248.

Pitelli RA (2014) Competição entre Plantas Daninhas e Plantas Cultivadas. In: Monquero PA (coord.) (2014) **Aspectos da Biologia e Manejo de Plantas Daninhas**. São Carlos: Rima, p. 61-82.

Pitelli RA (1985) Interferência de plantas daninhas em culturas agrícolas. **Informe Agropecuário** 11:16-27.

Pitelli R, Pitelli RLCM (2008) Biologia e ecofisiologia das plantas daninhas. In: Vargas L, Roman ES (Org.) (2008) Manual de Manejo e Controle de Plantas Daninhas. Passo Fundo: EMBRAPA Trigo, p. 11-38.

Pontes NC, Moita AW, Quezado-Duval AM (2012) Estabilidade da resistência de 'Ohio 8245' e 'Heinz 9553' à mancha bacteriana do tomateiro. **Horticultura Brasileira** 30:99-105.

Porto JS, Rebouças TNH, Moraes MOB, Bomfim MP, Lemos OL, Luz JMQ (2016) Quality and antioxidant activity of tomato cultivated under diferente sources and doses of nitrogen. **Revista Caatinga** 29:780-788.

Portugal JM, Vidal RA (2009) Níveis econômicos de prejuízos de plantas infestantes nas culturas agrícolas: conceitos, definições e formas de cálculo. **Planta Daninha** 27: 869-877.

Portugal J, Rego FC, Moreira I, Vidal RA (2015) Quality of processing tomato fruits in competition with *Solanum americanum*. **Planta Daninha** 33:689-697.

Qiu T, Wu Y, Shen Z, Wu Y, Lu D, He J (2018) Effects of shading on leaf physiology and morphology in the 'Yinhong' grape plants. **Revista Brasileira de Fruticultura** 40:1-10.

Quezado-Duval AM, Inoue-Nagata AK (2009) Mancha bacteriana e geminivirose avançam sobre tomate industrial. **Revista Campo & Negócios HF** 54:44-47.

Quail PH (1994) Phytochrome genes and their expression. In: Kendrick RE, Kronenberg GHM (1994) Photomorphogenesis in plants. Dordrecht: Kluwer, p. 71–104.

Raij B van, Cantarella H, Quaggio JA, Furlani AMC (1997) **Boletim Técnico 100** – Recomendações de adubação e calagem para o Estado de São Paulo. Campinas: Instituto Agrônomo/Fundação IAC. 258p.

Riemann M, Bouyer D, Hisada A, Müller A, Yatou O, Weiler EW, Takano M, Furuya M, Nick P (2009) Phytochrome A requires jasmonate for photodestruction. **Planta** 229:1035-1045.

Riemann M, Riemann M, Takano M (2008) Rice *JASMONATE RESISTANT 1* involved in phytochrome and jasmonate signalling. **Plant, Cell and Environment** 31:783-792.

Rigoli RP, Agostinetto D, Schaedler CE, Dal Magro T, Tironi S (2008) Habilidade competitiva relativa do trigo (*Triticum aestivum*) em convivência com azevém (*Lolium multiflorum*) ou nabo (*Raphanus raphanistrum*). **Planta Daninha** 26:93-100.

Ronchi CP, Serrano LAL, Silva AA, Guimarães OR (2010) Manejo de Plantas Daninhas na Cultura do Tomateiro. **Planta Daninha** 28:215-228.

Sánchez F (2008) Jasmonatos: compuestos de alto valor para la agricultura. Parte I – Actividad biológica y ruta biosintética del ácido jasmônico en plantas. Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar – ICIDCA 42:51-59.

Santino A, Taurino M, Domenico S, Bonsegna S, Poltronieri P, Pastor V, Flors V (2013) Jasmonate signaling in plant development and defense response to multiple (a)biotic stresses. **Plant Cell** 32:1085–1098.

Santos JB, Procópio SO, Silva AA, Costa LC (2003) Captação e aproveitamento da radiação solar pelas culturas da soja e do feijão e por plantas daninhas. **Bragantia** 62:147-153.

Scalon SPQ, Mussury RM, Rigoni MR, Veraldo F (2002) Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento. **Revista Árvore** 26:1-5.

Shan C, Liang Z (2010) Jasmonic acid regulates ascorbate and glutathione metabolism in *Agropyron cristatum* leaves under water stress. **Plant Science** 178:130-139.

Silva BP, Carvalho LB, Alves PLCA, Souza MC, Magário FB (2010) Interferência de caruru-de-mancha, maria-pretinha, picão-preto e tiririca em tomateiro industrial. **Bragantia** 69:313-318.

Silva RV, Parma DF, Tostes RB, Arruda VM, Werneck MV (2017) Importance of bees in pollination of *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae) in open-field of the Southeast of Minas Gerais State, Brazil. **Hoehnea** 44:349-360.

Soares AMS, Machado OLT (2007) Defesa de plantas: sinalização química e espécies reativas de oxigênio. **Revista Tropica – Ciências Agrárias e Biológicas** 1:9-19.

Swanton CJ, Nkoa R, Blackshaw RE (2015) Experimental methods for crop-weed competition studies. **Weed Science** 63:2-11.

Taiz L, Zeiger E (2009) Fisiologia Vegetal. Porto Alegre: ARTMED. 848 p.

TOMATE, 2018. CEASA Campinas. Disponível em: http://www.ceasacampinas.com.br/novo/Serv_Hortifrutis_Tomate.asp. Acesso em 15 de maio de 2018.

Velini ED, Meschede DK, Carbonari CA, Trindade MLB (2009) Glyphosate. Botucatu: FEPAF. 496 p.

Vergara BS (1986) **Manual para o novo rizicultor**. Brasília: Codevasf. 221 p.

Vidal RA (2010) Interação negativa entre plantas: inicialismo, alelopatia e competição. Porto Alegre: Evangraf. 130p.

Vilà M, Williamson M, Lonsdale M (2004) Competition experiments on alien weeds with crops: lessons for measuring plant invasion impact? **Biology Invasions** 6:59-69.

Voll E (1993) Efeitos da interação de ácido ferúlico e glifosate em soja. **Planta Daninha** 11:5-8.

Weaver SE, Tan CS (1983) Critical period of weed interference in transplanted tomatoes (*Lycopersicon esculentum*): growth analysis. **Weed Science** 31:476-481.

Weber H (2002) Fatty acid-derived signals in plants. **Trends in Plant Science** 7:217-224.

Zanatta JF, Figueredo S, Fontana LC, Procópio SO (2006) Interferência de Plantas Daninhas em Culturas Olerícolas. **Revista da FZVA** 13:39-57.

Zhai Q, Li CB, Zheng W, Wu X, Zhao J, Zhou G, Jiang H, Sun J, Lou Y, Li C (2007) Phytochrome Chromophore Deficiency Leads to Overproduction of Jasmonic Acid and Elevated Expression of Jasmonate-Responsive Genes in Arabidopsis. **Plant Cell Physiology** 48:1061-1071.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Pode-se ver com este trabalho a importância da relação entre a luz, sombreamento e o ácido jasmônico. A interação entre estes fatores acarreta em modificações nas plantas, alterando assim suas respostas aos demais fatores no ambiente, além de deixar a planta mais saudável ou vulnerável.

Poucos são os trabalhos que analisam estas interações nas plantas cultivadas, pois plantas modelos e seus mutantes apresentam maior facilidade de trabalho e análise, gerando uma vasta gama de conhecimentos biológicos. Mas no ponto de vista agrônomo a realização destes estudos diretamente com as culturas torna-se muito válido, uma vez que possibilita entender os processos de interação planta-planta e planta-ambiente diretamente, podendo gerar informações que facilitem o manejo das culturas. Estes novos estudos possibilitam a descoberta de potenciais soluções de defesa das plantas quanto ao manejo das culturas nas áreas agrícolas, como novas ferramentas para o manejo e controle de plantas daninhas, insetos e patógenos.

Muitos estudos ainda devem ser feitos neste seguimento, pois é preciso mais informações dos produtos MeJA e IBU, e sua acessibilidade ainda é difícil e de alto custo. Assim, este trabalho teve a intenção de colaborar com os conhecimentos sobre aspectos biológicos e agrônômicos na cultura do tomateiro e sua interação com as plantas daninhas, buscando novos caminhos e alternativas para o controle destas plantas que proporcione menor impacto no ambiente, benefício para a cultura e seja rentável ao produtor.