

Metabolismo fotossintético em mudas de *Pereskia aculeata* Plum. propagadas por estaquia sob diferentes disponibilidades luminosas

Photosynthetic metabolism in *Pereskia aculeata* Plum. seedlings propagated by cutting under different light availabilities

Cleberton Correia Santos*, Neder Martins Lima, Maria do Carmo Vieira, Néstor Antonio Heredia Zárata e Silvana de Paula Quintão Scalon

Faculdade de Ciências Agrárias, Universidade Federal da Grande Dourados – UFGD, Rodovia Itahum, km 12, Cx. Postal 533, 79804-970, Dourados, MS, Brasil
(*E-mail: cleber_frs@yahoo.com.br)

<https://doi.org/10.19084/RCA.17306>
Recebido/received: 2018.06.30
Aceite/accepted: 2019.03.06

RESUMO

Pereskia aculeata Plum. (Ora pro nobis, Cactaceae) é uma planta de interesse medicinal e de valor alimentício por apresentar elevados teores de fibras e proteínas. Porém, são incipientes informações referentes aos aspectos fisiológicos na fase de crescimento inicial de mudas. Assim, objetivou-se com este trabalho conhecer o metabolismo fotossintético de mudas de *P. aculeata* propagadas por estaquia sob contrastes de irradiância. O experimento foi desenvolvido sob duas disponibilidades luminosas (Pleno sol e sombreamento de 50%), avaliando-se os tipos de estaca apical, mediana e basal. O arranjo experimental foi em esquema fatorial 2 x 3, no delineamento blocos casualizados, com quatro repetições. Foram quantificados os pigmentos fotossintéticos, emissão da fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas. Constatou-se que os maiores teores de clorofilas e eficiências fotoquímicas ocorreram nas mudas de estacas apicais cultivadas sob 50% de sombreamento (baixa irradiância). As maiores taxas de assimilação de CO₂, eficiência da Rubisco e de uso da água foram constatadas quando utilizadas estacas medianas e basais sob pleno sol (alta irradiância). A propagação por estacas medianas mantidas em alta ou baixa irradiância e basais em alta irradiância propiciaram maior capacidade fotossintética das mudas e podem ser indicadas para a propagação dessa espécie.

Palavras-chave: Ora pro nobis, compensação luminosa, irradiâncias, planta medicinal.

ABSTRACT

Pereskia aculeata Plum. (Ora pro nobis, Cactaceae) is a plant of medicinal interest and alimentary value to present high contents of fibers and proteins. However, information regarding the physiological aspects in the initial growth stage of seedlings is incipient. Thus, the aim of this work was to know the photosynthetic metabolism of *P. aculeata* seedlings propagated by cuttings under irradiance contrasts. The experiment was conducted under two light conditions (full sun and 50% shading), evaluating the types of apical, median and basal cuttings. The experimental arrangement was in a 2 x 3 factorial scheme, in the randomized complete block design, with four replications. Photosynthetic pigments, chlorophyll-*a* fluorescence emission and gas exchange were quantified. Results showed that the highest levels of chlorophylls and photochemical efficiencies were observed in the apical cuttings cultivated under 50% shading (low irradiance). The highest rates of CO₂ assimilation, Rubisco efficiency and water use were observed when using median and basal cuttings under full sun (high irradiance). The propagation by median cuttings maintained in high or low irradiance, and basal cuttings under high irradiance provided a greater photosynthetic capacity of the seedlings, and may be indicated for the propagation of this species.

Keywords: Ora pro nobis, light compensation, irradiance, medicinal plant.

INTRODUÇÃO

Pereskia aculeata Plum. (Ora pro nobis, Cactaceae) é uma espécie de interesse alimentício e medicinal, pertencente ao grupo das plantas alimentícias não convencionais. As plantas são distribuídas por diversos estados do Brasil, e vem ganhando espaço nas áreas urbanas e rurais (Souza *et al.*, 2016), tornando-se uma alternativa de renda e fonte para biofortificação.

As folhas de *P. aculeata* são carnudas e macias, destacando-se na alimentação humana devido ao elevado teor de fibras e proteínas (Almeida & Corrêa, 2012; Kinupp & Lorenzi, 2014) e por ser rica em minerais (ferro, cálcio, zinco e magnésio) (Souza *et al.*, 2015). Além disso, as folhas apresentam-se como fonte de compostos antioxidantes (Souza *et al.*, 2014), fazendo-se necessário seu cultivo *ex situ*.

A aquisição e padronização de sementes da espécie é difícil, o que inviabiliza a propagação sexuada. Assim, é imprescindível o estudo da propagação vegetativa por estaquia, considerando que é uma técnica de fácil execução, baixo custo e que reduz o período de juvenildade (Gomes *et al.*, 2015), propiciando mudas vigorosas.

Todavia, salienta-se que são incipientes as informações quanto ao tipo de estaca a ser utilizado, fazendo-se necessários estudos nesta área. Existe grande variação de eficiência de propagação quanto ao tipo de estaca que está associada ao grau de lignificação e reservas presentes nas diferentes partes das estacas caulinares (Santos *et al.*, 2016), podendo afetar a capacidade fotossintética das mudas provenientes das diferentes porções do ramo.

O padrão de qualidade das mudas está interligado à capacidade fotossintética da espécie em relação às condições de cultivo devido ao incremento de fotoassimilados. Dentre os fatores ambientais que podem influenciar as trocas gasosas, pode-se citar a irradiância. O conhecimento da exigência luminosa das plantas é necessário (Lenhard *et al.*, 2013), pois a intensidade pode promover alterações no metabolismo fotossintético e, conseqüentemente, no desenvolvimento da planta (Yan *et al.*, 2013), que podem apresentar mecanismos de adaptação aos ambientes contrastantes (Veloso *et al.*, 2017).

Portanto, estudos ecofisiológicos auxiliam na compreensão da flexibilidade das respostas bem como na capacidade de aclimação de espécies vegetais às variantes ambientais (Silva *et al.*, 2011), almejando o aproveitamento da luz, favorecendo a atividade fotossintética e pegamento das mudas.

Entretanto, para a *Pereskia aculeata*, são incipientes os trabalhos quanto à associação do tipo de estaca e irradiâncias nos aspectos fisiológicos. Desta forma, objetivou-se com este trabalho conhecer as respostas do metabolismo fotossintético em mudas de *P. aculeata* propagadas por estaquia sob diferentes disponibilidades luminosas.

MATERIAL E MÉTODOS

Desenvolveu-se o experimento no período de maio à agosto de 2017, em ambientes protegidos no Horto de Plantas Medicinais – HPM (22°11'43.7"S e 54°56'08.5"W, 452 m), da Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados – MS, Brasil.

As características do metabolismo fotossintético das plantas de *P. aculeata* foram avaliadas em mudas propagadas por estacas de diferentes posições no ramo, sendo elas do tipo apical, mediana e basal. As mudas foram produzidas sob duas disponibilidades luminosas: pleno sol e sombreamento (cobertura plástica + tela de polipropileno preto de 50% de retenção do fluxo de radiação solar), cujas características são encontradas no Quadro 1. Os dados de déficit de pressão de vapor de água foram calculados considerando a temperatura e umidade relativa de cada ambiente, segundo proposta de Sandler & Evans (1989).

Quadro 1 - Caracterização dos ambientes protegidos utilizados no desenvolvimento do experimento

Ambientes	Temp. (°C)	HR (%)	DPV (kPa)	PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	CA (ppm)
Pleno sol	29,6	72	2,01	928,33	416,10
Sombreado	28,5	78	1,63	330,20	420,08

HR = umidade relativa; DPV = déficit de pressão de vapor d'água; PAR = radiação fotossinteticamente ativa; CA = concentração atmosférica.

O arranjo experimental foi em esquema fatorial 3 x 2, no delineamento experimental blocos casualizados, com quatro repetições. A unidade experimental constituiu-se de seis recipientes, com uma estaca cada.

A espécie foi identificada, e uma exsicata está depositada no herbário DDMS, sob nº 5226. As estacas foram coletadas no período matutino de plantas matrizes do HPM da UFGD. As estacas foram padronizadas com comprimento de 20 cm, diâmetro médio de 2,27; 3,45 e 4,51 mm e 6, 2, e 2 folhas, para estacas apicais, medianas e basais, respectivamente. A base das estacas foi imersa em recipiente com água para evitar a desidratação do tecido vegetal e/ou oxidação do nó basal.

O substrato base foi composto de mistura de Latossolo Vermelho distroférico + Tropstrato® (1:1, v/v), apresentando os seguintes atributos químicos após a mistura (Silva, 2009): pH CaCl₂ = 5,94; P = 42,65 mg dm⁻³; K = 1,99 cmol_c dm⁻³; Ca = 13,28 cmol_c dm⁻³; Mg = 19,00 cmol_c dm⁻³; H + Al = 2,37 cmol_c dm⁻³; V (%) = 62,88, e os atributos físicos: porosidade total = 61,0% e densidade real = 0,94 g cm⁻³.

Realizou-se o enterrio de 1/3 das estacas em sacos de polietileno de 500 mL preenchidos com o substrato base. Os tratos culturais estabelecidos durante o período experimental, constituíram-se de irrigações diárias visando manter a capacidade de campo do substrato base em 70%, e arranquio das plantas espontâneas quando necessário; não ocorreu ataque de pragas e incidência de doenças.

Aos 80 dias após o enterrio (DAE) a estaquia, quando a porcentagem de sobrevivência das estacas estabilizou-se, nas folhas totalmente expandidas localizadas no terço médio das brotações, foram quantificadas as trocas gasosas das mudas, no período da manhã (08h às 10h), utilizando-se de um sistema portátil de analisador de gás por infravermelho (IRGA). Os parâmetros avaliados foram a taxa de assimilação de CO₂ (*A*), concentração interna de CO₂ (*C_i*), condutância estomática (*g_s*) e transpiração (*E*). A partir dos dados obtidos foram calculados a eficiência do uso da água – (*EUA* = *A/E*), de carboxilação da Rubisco – (*E_iC* = *A/C_i*) e razão *C_i/C_a* (concentração de CO₂ atmosférico/CO₂ intercelular).

Para a determinação da emissão da fluorescência da clorofila *a*, as folhas utilizadas para quantificação das trocas gasosas foram submetidas à condição de escuro por 30 minutos, utilizando-se cliques foliares. Após esse período, sob flash de 1.500 μmol m⁻² s⁻¹, com fluorômetro portátil modelo OS 30P, foram mensuradas as fluorescências inicial, variável e máxima da clorofila *a*. Calcularam-se a eficiência quântica fotoquímica potencial do fotosistema II (FS II) (*F_v/F_m*), da conversão de energia absorvida (*F_v/F₀*), rendimento máximo não fotoquímico (*F₀/F_v*) e taxa de transporte de elétrons (ETR) (Baker, 2008).

A quantificação dos pigmentos fotossintéticos foi realizada aos 81 DAE, coletando-se limbos foliares totalmente expandidos das brotações por planta em função de cada tipo de estaca e ambiente luminoso, considerando-se as repetições; logo após, foi macerado 1 g de folha em 8 mL de acetona (80%), e utilizando-se microcentrífuga à velocidade de 1.500 rpm, durante 10 minutos, obteve-se as soluções. A leitura da absorbância foi realizada nos comprimentos de onda de 470, 645 e 663 nm, utilizando-se espectrofotômetro e os teores de clorofilas *a*, *b*, total e carotenoides foram calculados segundo Lichtenthaler (1987).

Os dados foram submetidos à análise de variância, e quando significativos pelo teste F, as médias foram comparadas pelo teste t de Student, para disponibilidades luminosas, e Tukey para tipos de estacas (*p* ≤ 0,05), utilizando-se o *software* SISVAR.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A concentração interna de CO₂, transpiração e condutância estomática foi influenciada apenas pelo tipo de estaca, independentemente do ambiente luminoso (Quadro 2). A maior *C_i* e razão *C_i/C_a* ocorreram nas mudas provenientes de estacas apicais, as quais na fase inicial de implantação do experimento, já apresentavam maiores quantidades de folhas, o que favoreceu maior entrada de CO₂.

A menor *E* e *g_s* ocorreu nas mudas provenientes de estacas apicais possivelmente devido a menor turgescência hídrica, comparada às demais estacas em detrimento aos maiores diâmetros das estacas, ou

Quadro 2 - Concentração interna de CO₂ (*C_i*), transpiração (*E*), condutância estomática (*g_s*) e razão de concentração interna e externa de CO₂ (*C_i/C_a*) em mudas de *P. aculeata* propagadas por estaquia sob diferentes disponibilidades luminosas

Ambientes	<i>C_i</i> (μmol mol ⁻¹)	<i>E</i> (mmol H ₂ O m ⁻² s ⁻¹)	<i>g_s</i> (mol m ⁻² s ⁻¹)	<i>C_i/C_a</i>
Pleno sol	284,66 a	1,51 a	0,066 a	0,665 a
Sombreado	280,19 a	1,62 a	0,076 a	0,685 a
Estacas				
Apical	302,75 a	1,27 b	0,055 b	0,725 a
Mediana	266,00 b	1,71 a	0,081 a	0,637 b
Basal	278,54 ab	1,69 a	0,080 a	0,665 ab

Médias seguidas por letras iguais nas colunas, para estacas e irradiâncias, não diferem entre si pelos testes de Tukey e t de Student, respectivamente (p>0,05).

seja, maior quantidade de reservas possivelmente. Esta observação pode ser justificada no facto de as estacas de ponteiro terem apresentado menor grau de lignificação e reservas, desidratando-se facilmente (Rosa *et al.*, 2017). Assim, as folhas da maioria das plantas fecham os estômatos para evitar perda excessiva de água por transpiração (Bertolli *et al.*, 2015); redirecionando a água para manutenção da turgescência da estaca. Com a desidratação das células foliares o aparelho estomático tende a reduzir a condutância, o que minimiza a perda de água por transpiração, mas em consequência, pode reduzir também a entrada de CO₂.

A menor eficiência de carboxilação da Rubisco leva à menor assimilação de CO₂ representada pela elevação do Carbono interno (*C_i*) (Quadro 2), reduzindo a capacidade fotossintética (Quadro 3) das mudas de *P. aculeata*. Assim, observa-se que as estacas medianas apresentam maior eficiência de carboxilação (*E_iC*) e capacidade fotossintética (*A*) tanto no cultivo a pleno sol quanto sob sombreamento, com valores que não variaram significativamente das estacas basais nos dois regimes de luz. Ressalta-se que maior capacidade fotossintética é uma característica desejável uma vez que a maior produção de fotoassimilados garante maior crescimento e desenvolvimento das mudas.

Em plantas de *Solanum melongena* L. (berinjela), estudando-se lâminas de irrigação, também foi observado que a menor disponibilidade hídrica para as plantas (33% da evapotranspiração), reduziu a condutância estomática e a eficiência de carboxilação (Silva *et al.*, 2015). De maneira semelhante,

Quadro 3 - Eficiência fotoquímica do fotossistema II (*F_v/F_m*), assimilação de CO₂ (*A*), eficiência instantânea de carboxilação da Rubisco (*E_iC*) e do uso da água (*EUA*) em mudas de *P. aculeata* propagadas por estaquia sob diferentes disponibilidades luminosas

Estacas	Eficiência do FS II (<i>F_v/F_m</i>)		<i>A</i> (μmol m ⁻² s ⁻¹)	
	Ambientes			
	Pleno sol	Sombreado	Pleno sol	Sombreado
Apical	0,703 aB	0,782 aA	2,36 bB	4,14 bA
Mediana	0,729 aA	0,701 bA	6,41 aA	6,38 aA
Basal	0,718 aA	0,749 abA	6,67 aA	5,69 aB
Estacas	<i>E_iC</i> (mol m ⁻² s ⁻¹ /mol mol ⁻¹)		<i>EUA</i> (μmol CO ₂ /mmol ⁻¹ H ₂ O)	
	Ambientes			
	Pleno sol	Sombreado	Pleno sol	Sombreado
Apical	0,0076 bB	0,0152 bA	1,89 bB	3,32 aA
Mediana	0,0242 aA	0,0239 aA	3,99 aA	3,87 aA
Basal	0,0254 aA	0,0197 abB	4,43 aA	3,16 aB

Médias seguidas por letras minúsculas iguais, nas colunas, para estacas, e maiúsculas nas linhas, para irradiâncias, não diferem entre si pelos testes de Tukey e t de Student, respectivamente (p>0,05).

em mudas de *Campomanesia adamantium* O. Berg. (Guavira), constatou-se que a menor condutância estomática e redução da eficiência da Rubisco limitaram a capacidade fotossintética (Junglos *et al.*, 2016).

A eficiência do uso da água foi menor nas folhas das mudas provenientes de estacas apicais expostas a alta irradiância (Quadro 3), o que pode ser atribuído à maior desidratação do tecido vegetal em função do menor diâmetro da estaca, isto é, de material de reserva para manutenção da turgescência.

Os parâmetros da fluorescência da clorofila *a* e eficiência fotoquímica, exceto a fluorescência inicial, foram influenciadas pela interação entre os fatores em estudo. A fluorescência máxima (*F_m*) da clorofila *a* foi menor nas mudas de estacas apicais sob alta irradiância, quando comparado as sob ambiente sombreado utilizando-se esse mesmo tipo de estaca. Esse resultado deve-se ao excesso de energia luminosa, ou seja, atingindo o ponto de saturação (Quadro 4), fazendo com que as folhas sob condições de pleno sol apresentam maior *quenching* não fotoquímico (Casierra-Posada & Ávila-León, 2015) e redução do teor de clorofila (Naschitz

Quadro 4 - Fluorescências máxima e variável, eficiência de conversão de energia absorvida (F_v/F_0) e rendimento máximo não fotoquímico (F_0/F_v) em folhas de mudas de *P. aculeata* propagadas por estaquia sob diferentes disponibilidades luminosas

Estacas	$F_{máxima}$		$F_{variável}$	
	(elétrons quantum ⁻¹)			
	Ambientes			
	Pleno sol	Sombreado	Pleno sol	Sombreado
Apical	0,716 aB	0,998 aA	0,484 aB	0,776 aA
Mediana	0,831 aA	0,798 aA	0,608 aA	0,576 aA
Basal	0,818 aA	0,875 aA	0,590 aA	0,656 aA

Estacas	F_v/F_0		F_0/F_v	
	Ambientes			
	Pleno sol	Sombreado	Pleno sol	Sombreado
Apical	2,106 aB	3,670 aA	0,487 aA	0,287 aB
Mediana	2,726 aA	2,582 bA	0,370 aA	0,404 aA
Basal	2,605 aA	3,006 abA	0,395 aA	0,334 aA

Médias seguidas por letras minúsculas iguais, nas colunas, para estacas, e maiúsculas nas linhas, para irradiâncias, não diferem entre si pelos testes de Tukey e t de Student, respectivamente ($p>0,05$).

et al., 2015), o que pode comprometer as atividades no fotossistema II, tal como observado.

A redução da F_m aponta debilidade no FS II, pois essa característica representa a intensidade da fluorescência quando toda a quinona é reduzida e os centros de reação atingem a capacidade máxima das reações fotoquímicas (Suassuna *et al.*, 2010). No que concerne à alta irradiância, esse resultado pode ser explicado em função de que a planta apresenta um limite de capacidade de absorção de energia luminosa (Gonçalves *et al.*, 2012), isto é, ocorre saturação da maquinaria fotossintética, causando fotoinibição dinâmica.

Quanto à fluorescência variável, eficiência efetiva de conversão de energia absorvida (F_v/F_0) e quântica potencial fotoquímica do FS II (F_v/F_m), verificou-se menores valores nas mudas de estacas apicais sob alta irradiância (Quadro 5), diferindo-se estatisticamente das mudas sombreadas, utilizando-se o mesmo tipo de estaca. Os maiores valores em ambiente sombreado devem-se a maior quantidade de clorofilas, isto é, ocorre transporte de forma sincronizada e eficiente, considerando-se como mecanismo de estratégia para evitar valores muito baixos de fotossíntese diária por área foliar (Díez *et al.*, 2017).

Algumas espécies vegetais realizam adaptações visando otimizar o aproveitamento da luz solar. Essas adaptações sob diferentes condições de irradiâncias estão relacionadas com a eficácia e a rapidez com que os padrões de alocação de biomassa e comportamento fisiológico são ajustados (Mota *et al.*, 2012).

Os teores de pigmentos fotossintéticos foram influenciados apenas pelos contrastes de irradiância. Independente do tipo de estaca constatou-se maiores teores de clorofila *a*, *b* e total nas mudas sombreadas (Quadro 5), e os carotenoides e a taxa de transporte de elétrons apresentaram-se em maior concentração nas folhas das plantas cultivadas a pleno sol.

Quadro 5 - Teores de clorofila *a*, *b*, total, carotenoides e taxa de transporte de elétrons (ETR) em folhas de mudas de *P. aculeata* propagadas por estaquia sob diferentes disponibilidades luminosas

Ambientes	Clorofila <i>a</i>	Clorofila <i>b</i>	Clorofila total	Carotenoides	ETR
	μg cm ²				(mmol m ⁻² s ⁻¹)
Pleno sol	13,78 b	14,99 b	28,77 b	5,17 a	279,65 a
Sombreado	22,79 a	19,06 a	41,85 a	2,16 b	103,20 b
Estacas					
Apical	20,33 a	18,10 a	38,43 a	5,44 a	191,45 a
Mediana	16,03 a	15,58 a	31,61 a	3,24 b	190,82 a
Basal	16,96 a	18,95 a	35,91 a	2,77 b	192,00 a

Médias seguidas por letras iguais nas colunas, para estacas e irradiâncias, não diferem entre si pelos testes de Tukey e t de Student, respectivamente ($p>0,05$).

Os maiores teores de clorofilas nas folhas das mudas sombreadas é uma estratégia da planta a essa condição limitante, isto é, de menor radiação fotossinteticamente ativa incidente (Quadro 1). Isso porque, geralmente, plantas cultivadas sob baixa irradiância tendem a aumentar a quantidade de clorofilas como mecanismo de compensação à condição de menor energia no aparato fotossintético (Dutra *et al.*, 2012), tal como observado nas mudas de *P. aculeata*.

A maior quantidade de clorofila *b* nos cloroplastos das mudas cultivadas sob baixa irradiância é desejável, tendo em vista que esse pigmento é considerado acessório, isto é, responsável pela captação da energia luminosa, além de ser convertido em

clorofila *a* por meio da enzima clorofila *a* oxigenase (Xu *et al.*, 2001; Taiz & Zeiger, 2013), fazendo com que haja sincronismo entre os aceptores na cadeia de transporte de elétrons dos fotossistemas. Além disso, a clorofila *b* realiza a captação da luz em outros comprimentos de onda, transferindo a energia para a clorofila *a*, favorecendo aproveitamento de luz mais eficiente em condições ambientais de baixa intensidade luminosa (Lima *et al.*, 2011).

Resultados similares quanto à irradiância foram observados por Nery *et al.* (2016), em plantas jovens de *Calophyllum brasiliense* Cambess. (Guanandi) cultivadas sob níveis de irradiância (0, 30, 50 e 70%) que apresentaram menores teores de clorofila *b* nas folhas sob alta irradiância. Quanto aos carotenoides, pode-se destacar que os maiores valores nas mudas sob alta irradiância, devem-se à sua ação como agente mitigador da foto-oxidação das clorofilas (Wondracek *et al.*, 2011).

A partir desses resultados, observou-se que mudas de *P. aculeata* apresentaram respostas diferenciadas quanto ao metabolismo fotossintético em função do tipo de estaca e irradiância incidente no

ambiente de cultivo. Assim, as informações obtidas são relevantes no momento de coleta do material a ser propagado e aclimatização na fase inicial, ou seja, de obtenção de mudas, visando seu cultivo *ex situ*.

CONCLUSÃO

A propagação por estacas medianas e basais sob alta ou baixa irradiância propiciaram maior capacidade fotossintética das mudas e podem ser indicadas para a propagação vegetativa da *Pereskia aculeata* Plum.

CONFLITO DE INTERESSES

Não existe conflito de interesses.

AGRADECIMENTOS

À CAPES e CNPq, pela concessão das bolsas, e à FUNDECT, pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, M.E.F. & Corrêa, A. D. (2012) – Utilização de cactáceas do gênero *Pereskia* na alimentação humana em um município de Minas Gerais. *Ciência Rural*, vol. 42, n. 4, p. 751-756. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782012000400029>
- Baker, B. (2008) – Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis *in Vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, vol. 59, p. 89-113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Bertolli, S.C.; Souza, J. & Souza, G.M. (2015) – Caracterização fotossintética da espécie isohídrica pata-de-elefante em condições de deficiência hídrica. *Revista Caatinga*, vol. 28, n. 3, p. 196-205. <https://doi.org/10.1590/1983-21252015v28n322rc>
- Casierra-Posada, F. & Ávila-León, O.F. (2015) – Shade tolerance of marigold plants (*Calendula officinalis*). *Revista U.D.C.A. Actualidad & Divulgación Científica*, vol. 18, n. 1, p. 119-126.
- Díez, M.C.; Moreno, F. & Gantiva, E. (2017) – Effects of light intensity on the morphology and CAM photosynthesis of *Vanilla planifolia* Andrews. *Revista Facultad Nacional de Agronomía*, vol. 70, n. 1, p. 8023-8033. <https://doi.org/10.15446/rfna.v70n1.61736>
- Dutra, T.R.; Massad, M.D. & Santa, R.C. (2012) – Parâmetros fisiológicos de mudas de copaíba sob diferentes substratos e condições de sombreamento. *Ciência Rural*, vol. 42, n. 7, p. 1212-1218. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782012005000048>
- Gomes, J.A.O.; Teixeira, D.A.; Marques, A.P.S. & Bonfim, F.P.G. (2015) – Diferentes substratos por estaquia de assa peixe (*Vernonia polyanthes* Less.). *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, vol. 17, n. 4, p. 1177-1181. https://doi.org/10.1590/1983-084x/15_008
- Gonçalves, J.F.C.; Melo, E.G.F.; Silva, C.E.M.; Ferreira, M.J. & Justino, G.C. (2012) – Estratégias no uso da energia luminosa por plantas jovens de *Genipap pruceana* Steyererm submetidas ao alagamento. *Acta Botanica Brasílica*, vol. 26, n. 2, p. 391-398. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062012000200014>

- Junglos, F.S.; Junglos, M.S.; Dresch, D.M.; Pereira, N.S.; Kodama, F.M. & Scalon, S.P.Q. (2016) – Recovery of the photosynthetic capacity of *Campomanesia adamantium* (Myrtaceae) after water deficit. *Brazilian Journal of Botany*, vol. 39, n. 2, p. 541-546. <https://doi.org/10.1007/s40415-016-0275-x>
- Kinupp, V.F. & Lorenzi, H. (2014) – *Plantas Alimentícias Não Convencionais (PANC) no Brasil: Guia de Identificação, Aspectos Nutricionais e Receitas Ilustradas*. Instituto Plantarum de Estudos da Flora. São Paulo, Brasil. 768 p.
- Lenhard, N.R.; Paiva Neto, V.B.; Scalon, S.P.Q. & Alvarenga, A.A. (2013) – Crescimento de mudas de pau-ferro sob diferentes níveis de sombreamento. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, vol. 43, n. 2, p. 178-186. <https://doi.org/10.1590/S1983-40632013000200012>
- Lichtenthaler, H.K. (1987) – Chlorophylls and carotenoids: pigment photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, vol. 148, p. 362-385. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
- Lima, M.C.; Amarante, L.; Mariot, M.P. & Serpa, R. (2011) – Crescimento e produção de pigmentos fotossintéticos em *Achillea millefolium* L. cultivada sob diferentes níveis de sombreamento e doses de nitrogênio. *Ciência Rural*, vol. 41, n. 1, p. 45-50. <https://doi.org/10.1590/S0103-84782011000100008>
- Mota, L.H.S.; Scalon, S.P.Q. & Heinz, R. (2012) – Sombreamento na emergência de plântulas e no crescimento inicial de *Dipteryx alata* Vog. *Ciência Florestal*, vol. 22, n. 3, p. 423-431. <https://doi.org/10.5902/198050986611>
- Naschitz, S.; Naor, A.; Sax, Y.; Shahak, Y. & Rabinowitch, H.D. (2015) – Photo-oxidative sunscald of apple: effects of temperature and light on fruit peel photoinhibition, bleaching and short-term tolerance acquisition. *Scientia Horticulturae*, vol. 197, p. 5-16. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.11.003>
- Nery, F.C.; Prudente, D.O.; Alvarenga, A.A.; Paiva, R. & Nery, M.C. (2016) – Desenvolvimento de mudas de guanandi (*Calophyllum brasiliense* Cambess.) sob diferentes condições de sombreamento. *Revista Brasileira de Biociências*, vol. 14, n. 3, p. 187-192.
- Rosa, G.G.; Zanandrea, I.; Mayer, N.A. & Bianchi, V.J. (2017) – Propagação de porta-enxerto de *Prunus spp.* por estaquia: efeito do genótipo, do estágio de desenvolvimento do ramo e tipo de estaca. *Revista Ceres*, vol. 64, n. 1, p. 090-097. <https://doi.org/10.1590/0034-737x201764010013>
- Sadler, E.J. & Evans, D.E. (1989) – Vapor pressure deficit calculations and their effect on the equation combination equation. *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 49, n. 1, p. 55-80. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(89\)90062-2](https://doi.org/10.1016/0168-1923(89)90062-2)
- Santos, R.G.; Sousa, I.M.; Albuquerque, C.C. & Silva, K.M.B. (2016) – Tipo de estaca e substrato na propagação vegetativa de *Lippia gracilis* Schauer. *Arquivos do Instituto Biológico*, vol. 83, n. e0012014, p. 1-4. <https://doi.org/10.1590/1808-1657000012014>
- Silva, F.C. (2009) – *Manual de análises químicas do solo, plantas e fertilizantes*. 2. ed. rev. Ampliada. Brasília, DF: Embrapa Informação Tecnológica, 627 p.
- Silva, F.G.; Dutra, W.F.; Dutra, A.F.; Oliveira, I.M.; Filgueiras, L.M.B. & Melo, A.S. (2015) – Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em plantas de berinjela sob lâminas de irrigação. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, vol. 19, n. 10, p. 946-952. <https://doi.org/10.1590/1807-1929/agriambi.v19n10p946-952>
- Silva, P.E.M.; Santiago, E.F.; Silva, E.M.; Suárez, Y.R. & Daloso, D.M. (2011) – Fluorescência da clorofila-*a* e variação da simetria como ferramentas de investigação de plantas sob estresse. *IDESIA*, vol. 29, n. 3, p. 45-52. <https://doi.org/10.4067/S0718-34292011000300007>
- Souza, M.R.M.; Pereira, P.R.G.; Magalhães, I.P.B.; Sediya, M.A.N.; Vidigal, S.M.; Milagres, C. S.F. & Baracat-Pereira, M.C. (2016) – Mineral, protein and nitrate contents in leaves of *Pereskia aculeata* subjected to nitrogen fertilization. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, vol. 46, n. 1, p. 43-50. <https://doi.org/10.1590/1983-40632016v46i37959>
- Souza, M.S.S.; Barbalho, S.M.; Guiguer, E.L.; Araújo, A.C.; Bueno, P.C.S.; Farinazzi-Machado, F.M.V.; Lima, L.M.L.; Silva, B.C. & Mendes, C.G. (2015) – Effects of *Pereskia aculeata* Miller on the biochemical profiles and body composition of wistar rats. *Journal of Biosciences and Medicines*, vol. 3, n. 7, p. 82-89. <https://doi.org/10.4236/jbm.2015.37010>
- Souza, R.M.F.; Lira, C.S.; Rodrigues, A.O.; Morais, S.A.L.; Queiroz, C.R.A.A.; Chang, R.; Aquino, F.J.T.; Muñoz, R.A.A. & Oliveira, A. (2014) – Atividade antioxidante de extratos de folhas de Ora pro nobis (*Pereskia aculeata* Mill.) usando métodos espectrofotométricos e voltamétricos *in vitro*. *Bioscience Journal*, vol. 30, n. 1, p. 448-457.
- Suassuna, J.F.; Melo, A.S.; Sousa, M.S.S.; Costa, F.S.; Fernandes, P.D.; Pereira, V.M. & Brito, M.E.B. (2010) – Desenvolvimento e eficiência fotoquímica em mudas de híbrido de maracujazeiro sob lâminas de água. *Bioscience Journal*, vol. 26, n. 4, p. 566-571.

- Taiz, L. & Zeiger, E (2013) – *Fisiologia Vegetal*. 5ª ed. Porto Alegre: Artmed. 918 p.
- Veloso, A.C.R.; Silva, P.S.; Siqueira, W.K.; Duarte, K. L.R.; Gomes, I.L.V.; Santos, T. & Fagundes, M. (2017) – Intraspecific variation in seed size and light intensity affect seed germination and initial seedling growth of a tropical shrub. *Acta Botanica Brasilica*, vol. 31, n. 4, p. 736-741. <https://doi.org/10.1590/0102-33062017abb0032>
- Wondracek, D.C.; Faleiro, F.G.; Sano, S.M.; Vieira, R.F. & Agostini-Costa, T.S. (2011) – Composição de carotenoides em passifloras do Cerrado. *Revista Brasileira de Fruticultura*, vol. 33, n. 4, p. 1222-1228. <https://dx.doi.org/10.1590/S0100-29452011000400022>
- Xu, H.; Vavilin, D. & Vermaas, W. (2001) – Chlorophyll b can serve as the major pigment in functional photosystem II complexes of cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, vol. 98, n. 24, p. 14168-14173. <https://dx.doi.org/10.1073/pnas.251530298>
- Yan, N.; Xu, X.F.; Wang, Z.D.; Huang, J.Z. & Guo, D.P. (2013) – Interactive effects of temperature and light intensity on photosynthesis and antioxidant enzyme activity in *Zizania latifolia* Turcz. plants. *Photosynthetica*, vol. 51, n. 1, p. 127-138. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0009-2>