



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



unesp

EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NA ETAPA FOTOQUÍMICA EM *Pereskia aculeata* E *Pereskia grandifolia* (CACTACEAE)

RAFAEL GUERREIRO SERAPHIM

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, área de concentração: Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de mestrado.

BOTUCATU – SP

2022

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“Júlio de Mesquita Filho”

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

EFEITO DO DÉFICE HÍDRICO NA ETAPA FOTOQUÍMICA EM
Pereskia aculeata E *Pereskia grandifolia* (CACTACEAE)

RAFAEL GUERREIRO SERAPHIM

PROF. DR. LUIZ FERNANDO ROLIM DE ALMEIDA

Orientador

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, área de concentração: Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de mestrado.

BOTUCATU – SP

2022

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Seraphim, Rafael Guerreiro.

Efeito do déficit hídrico na etapa fotoquímica em *Pereskia aculeata* e *Pereskia grandifolia* / Rafael Guerreiro Seraphim. - Botucatu, 2022

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Luiz Fernando Rolim de Almeida
Capes: 20303033

1. Ecofisiologia. 2. Desidratação (Hídrica). 3. Fisiologia vegetal. 4. Fotossíntese. 5. *Pereskia*.

Palavras-chave: Ecofisiologia; Estresse hídrico; Fisiologia vegetal; Fotossíntese; Plantas alimentícias não-convencionais.

”Que a biodiversidade seja a biotecnologia da agricultura sustentável.”

(Paulo Kageyama)

Dedico:
aos povos originários dessa terra,
às plantas,
aos animais,
aos fungos,
enfim, à toda rica e exuberante sociobiodiversidade brasileira,
tão ameaçada pela ignorância e pelo egoísmo do capital.

AGRADECIMENTOS

Ao meu marido, Matheus, pelo suporte e pela imensa ajuda nas coletas de dados.

À minha mãe pelas palavras e abraços de conforto. Ao meu irmão pelo companheirismo. Ao meu pai pelo incentivo.

Ao meu orientador, professor Dr. Luiz Fernando Rolim de Almeida, pela oportunidade, ensinamentos, apoio e compreensão.

Ao Victor, que conheci durante o mestrado, pela amizade, apoio e ajuda no processamento das amostras e à Isabelly pelo auxílio nas análises das proteínas.

À UNESP, ao Instituto de Biociências e ao departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia, pela estrutura e possibilidade de desenvolver este trabalho.

À professora Dr^a. Maria Márcia Pereira Sartori pelo grande auxílio nas análises estatísticas.

Sumário

RESUMO	5
ABSTRACT	6
1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	7
1.1. Plantas alimentícias não-convencionais no contexto das mudanças climáticas	7
1.2. Espécies de estudo	10
1.3. Fotossíntese e estresse hídrico	11
2. INTRODUÇÃO	14
2.1. Objetivos	15
3. MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1. Local e condições ambientais	16
3.2. Condução das plantas	16
3.3. Delineamento	17
3.4. Variáveis analisadas, coleta e análise de dados	18
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	20
4.1. Relações hídricas	20
4.2. Etapa fotoquímica da fotossíntese	23
4.3. Análise proteica	27
5. CONCLUSÃO	29
6. REFERÊNCIAS	30

RESUMO

As mudanças climáticas vêm promovendo a diminuição da disponibilidade hídrica e aumento dos eventos de seca. Além disso, a baixa diversidade nos sistemas produtivos e a destruição ecossistêmica colocam em risco a segurança alimentar da população. Frente a tal crise socioambiental, estão ganhando atenção as plantas alimentícias não convencionais (PANC), que recebem este nome pois não são habitualmente consumidas em determinada cultura ou região. Espécies de PANC nativas do Brasil e de relevante importância são as do gênero *Pereskia*, conhecidas popularmente como ora-pro-nobis, as quais são naturalmente resistentes a eventos de restrição hídrica e possuem elevado potencial alimentício. Sendo assim, o principal objetivo deste estudo foi compreender ecofisiologia das espécies *Pereskia aculeata* e *P. grandifolia* (Cactaceae) sob condições de déficit hídrico. O experimento foi realizado com plantas cultivadas em casa de vegetação em um período de 55 dias. Os grupos experimentais foram: 1) controle (C): com disponibilidade de água durante todo o período; 2) déficit moderado (DM): irrigado a cada quatro dias e; 3) déficit severo (DS): irrigado a cada dez dias. Variáveis relacionadas ao metabolismo fotossintético foram medidas durante todo o experimento, sendo elas a condutância estomática, o potencial hídrico do solo e aquelas relacionadas à etapa fotoquímica. Ao final do experimento, folhas foram coletadas para análise da quantidade de proteínas solúveis totais. Os resultados demonstraram que ambas as espécies com déficit hídrico severo apresentaram a transição metabólica do tipo C₃ para o tipo CAM *idling*, sendo essa a forma de tolerância. O estresse hídrico não afetou significativamente a quantidade de proteínas nas folhas, sinalizando um ajuste metabólico em relação ao perfil enzimático das espécies. Conclui-se que as espécies apresentam elevada relevância para o cultivo objetivando a alimentação humana, já que conseguiram manter-se em condições de restrição hídrica, tolerando um contexto de mudança climática.

Palavras-chave: ecofisiologia; fisiologia vegetal; fotossíntese; estresse hídrico; plantas alimentícias não-convencionais

ABSTRACT

Climate change will promote a decrease in water availability and an increase in drought events. The low diversity in production systems and ecosystem destruction puts global food security at risk. Faced with such a socio-environmental crisis, unconventional food plants (PANC) are gaining attention. They receive this name because they are not habitually consumed in a particular culture or region. PANC species native to Brazil and of relevant importance are those of the *Pereskia* genus (Cactaceae), popularly known as lemonvine, which are naturally resistant to water restriction events and have high food potential. Therefore, the main objective of this study was to understand the ecophysiology of the species *Pereskia aculeata* and *P. grandifolia* under water deficit conditions, relating to nutritional quality with regard to the protein content of the leaves. The experiment was carried out with plants grown in a greenhouse for a period of 55 days. The experimental groups were: 1) control (C): with water availability throughout the period; 2) moderate deficit (DM): irrigated every four days and; 3) severe deficit (DS): irrigated every ten days. Variables related to photosynthetic metabolism were measured throughout the experiment, namely stomatal conductance, soil water potential and those related to the photochemical. At the end of the experiment, leaves were collected for analysis of the amount of total soluble proteins. The results showed that both species with severe water deficit showed the metabolic transition from the C3 type to the CAM idling type, which is the form of tolerance. Water stress did not significantly affect the amount of proteins in the leaves, signaling a metabolic adjustment in relation to the enzymatic profile of the species. It is concluded that the species have high relevance for cultivation aiming at human food, since they were able to remain in conditions of water restriction, tolerating a context of climate change.

Keywords: ecophysiology; plant physiology; photosynthesis; drought stress; unconventional food plants

1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

1.1. Plantas alimentícias não-convencionais no contexto das mudanças climáticas

As mudanças climáticas são componentes da crise socioambiental vivida atualmente. Uma das grandes causas de tal crise é o modelo predatório de agropecuária praticado hegemonicamente ao redor do planeta (MORAND, 2020). Este modelo, que teve suas origens na Revolução Verde¹, caracteriza-se pela substituição – leia-se também destruição – de ecossistemas complexos e diversos por ecossistemas agrícolas de baixíssima diversidade: as monoculturas. A minimização da agrobiodiversidade² teve como argumento maximizar a produção em condições favoráveis e aumentar o controle e previsibilidade do sistema. Dessa forma, para que tais sistemas consigam se manter e apresentar sua elevada produção, é necessário um enorme aporte energético na forma de tecnologias dependentes de petróleo e de agroquímicos, além de um elevado consumo hídrico. A agricultura em larga escala é a atividade que mais utiliza água em todo o mundo (FAO, 2020), podendo chegar a 72% da água utilizada no Brasil. Ao mesmo tempo, ela é a atividade que mais desperdiça água: segundo o Fundo das Nações Unidas para Agricultura e Alimentação (FAO), quase metade de toda a água empregada no campo é desperdiçada e, caso o meio rural diminuísse o consumo em 10%, o volume seria suficiente para abastecer duas vezes a população mundial (FAO, 2020).

Existe consenso na comunidade científica acerca do crescente declínio da biodiversidade no planeta e que esse declínio pode prejudicar o funcionamento e os serviços ecossistêmicos (HOOPER et al., 2005; BUTCHART, 2010). As tecnologias propostas pela engenharia genética, muitas vezes, defendidas como a solução para aumento da produtividade (CARDONA et al., 2018; BASLAM et al., 2020; HUSSAIN et al., 2021), pressupõem a manutenção da baixa diversidade, já que as plantas geneticamente modificadas são clones que não apresentam variabilidade genética capaz de subsidiar a adaptação natural neste contexto em mudança. Além disso, a dependência dos produtores de alimentos sobre a alta tecnologia

¹ Processo histórico iniciado entre as décadas de 1950 e 1960 que consistiu na transferência da tecnologia bélica para a produção agrícola. Como resultado, temos o modelo da “agricultura convencional”, caracterizado pelo abusivo gasto energético e hídrico, pela dependência química na forma de fertilizantes sintéticos e agrotóxicos e, mais recentemente, pela transgenia. Este modelo, cada vez mais, tem mostrado inúmeros impactos socioambientais negativos, seja na qualidade ambiental ou na saúde humana, apesar de ter proporcionado o aumento da produtividade agrícola.

² Diversidade biológica, considerada nos mais diversos aspectos – genético, interespecífico, ecológico, paisagístico, entre outros - presente nos agroecossistemas (ou ecossistemas agrícolas). A agrobiodiversidade consiste na biodiversidade inserida de forma antrópica e, também, àquela que se associa ao agroecossistema, dada a Ecologia da paisagem.

monopolizada por grandes corporações coloca-se como mais um impacto social a ser considerado.

Neste estudo, é adotada outra perspectiva: a diversificação dos agroecossistemas³ pela valorização de espécies nativas, o que pode ser necessário para garantir e estabilizar os rendimentos em um clima cada vez mais imprevisível (ISBELL, 2015).

Segundo dados do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE, 2018), aproximadamente 78% (61.434.033 ha) da área cultivada no Brasil destina-se a somente três espécies vegetais, em ordem de predominância: soja, milho e cana-de-açúcar. Nenhuma delas é nativa e todas passaram por um intenso processo de erosão genética⁴ e/ou transgenia, fazendo com que haja grande redução na biodiversidade intraespecífica. Apesar da grande área ocupada, a menor parte da produção dessas espécies é destinada à alimentação humana. Se considerarmos somente as espécies para alimentação humana e excluindo a área destinada às *commodities*, temos metade da área cultivada (8.758.724 ha) destinada a quatro espécies: feijão, trigo, café e arroz. Atualmente, somente vinte espécies vegetais fornecem 90% do alimento humano do planeta, sendo que apenas três delas — trigo, milho e arroz — fornecem mais da metade (WILSON, 2012). Como consequência, aproximadamente 75% da diversidade agrícola mundial já foram perdidas no último século (FAO, 2013).

Entretanto, o Brasil, um dos países com maior biodiversidade do planeta, apresenta grande riqueza de plantas que podem ser utilizadas na alimentação, contribuindo para a segurança alimentar, principalmente de pessoas em situação de maior vulnerabilidade social. Milhões de anos de adaptação a ambientes variados e muitas vezes extremos resultaram em rica diversidade de espécies de plantas e ampla variabilidade genética em linhagens selvagens de cultivos modernos. Essas plantas representam um imenso banco de germoplasma para características valiosas com o potencial de melhorar a qualidade e a resiliência das culturas modernas (GRUBER, 2017).

Em um contexto de mudança climática, no qual haverá diminuição da disponibilidade hídrica e aumento dos eventos de seca, a baixa diversidade nos sistemas produtivos, aliada à destruição ecossistêmica para ocupação com pastagens (MORAND, 2020), coloca em risco a segurança alimentar global, incluindo o Brasil. O estudo de Bierbaum e colaboradores (2007)

³ Também chamados de ecossistemas agrícolas. São ecossistemas de origem antrópica que visam suprir necessidades humanas. Diferem-se dos demais ecossistemas não antrópicos por apresentarem aporte energético auxiliar, reduzida biodiversidade, seleção artificial, intencionalidade humana, entre outras características (ODUM & BARRET, 2011).

⁴ Processo de redução da diversidade genética intraespecífica ocorrida, principalmente, pela intervenção humana. As espécies de cultivo agrícola, ao longo do tempo, pela uniformização dos agroecossistemas e, mais intensamente, pela modificação genética (transgenia), perdem sua variabilidade genética, com genes sendo extintos. A erosão genética é um grave problema que diminui a resiliência e a capacidade de adaptação das espécies, resultando em um risco para a segurança alimentar de comunidades humanas.

estima a perda de produtividade agrícola em decorrência das mudanças climáticas em mais de 50% até 2050. Isto ocorreria em decorrência do aumento em intensidade, frequência e duração da seca em muitas partes do mundo, principalmente nos trópicos (IPCC, 2014). A seca, que representa um estresse hídrico, geralmente, tem efeito negativo para as plantas, basicamente porque pode ameaçar a sobrevivência, a taxa fotossintética e o crescimento (ROSA, 2020).

O aspecto da biodiversidade raramente é considerado como um fator de aumento de produtividade, resistência e resiliência da produção agrícola. Ecossistemas altamente diversificados são mais produtivos e estáveis do que a soma de suas espécies constituintes isoladamente devido às interações complementares dessas diferentes espécies (PRIETO et al., 2015). A adição de parte da diversidade de plantas, que foi perdida durante a conversão do ecossistema, poderia, portanto, reduzir os custos ambientais e aumentar os benefícios da agricultura. Prieto e colaboradores (2015) pesquisaram o impacto de eventos de seca em tratamentos com diferentes níveis de biodiversidades em pastagens. A produção de forragem aumentou com o maior número de espécies presentes nas parcelas e/ou interações benéficas entre espécies em diversas comunidades. Além disso, a estabilidade dos rendimentos aumentou com a diversidade de genótipos por espécie.

Tal estratégia de diversificação dos agroecossistemas exige planejar e desenvolver conjuntos de espécies complementares e genótipos de culturas que possam ter um bom desempenho no ambiente em mudança, à medida que os eventos climáticos extremos se tornam cada vez mais comuns. A biodiversidade das plantas alimentícias é vital para a capacidade da humanidade de enfrentar os desafios da sustentabilidade (ZIMMERER; HAAN, 2017). A agrobiodiversidade, portanto, se configura como uma característica não só de resiliência dos ecossistemas antrópicos como também de promoção da segurança alimentar (THRUPP, 2000; KAHANE et al. 2013).

Frente a tais premissas abordadas e outros fatores, estão ganhando atenção as plantas alimentícias não convencionais (PANC), que recebem este nome pois não são habitualmente consumidas em determinada cultura ou região. As PANC podem apresentar qualidade nutricional dezenas de vezes superior às plantas convencionais (KINUPP; BARROS, 2008; TAKEITI, 2009). No entanto, elas não são consumidas em decorrência da homogeneização e globalização alimentar, o que decorre do modelo agrícola trazido pela Revolução Verde. Muitas das espécies de PANC deixaram de ser consumidas em decorrência da colonização na cultura alimentar. Já outras nunca foram habitualmente consumidas, tendo um potencial ainda a ser descoberto pela ciência. O Brasil, país da megadiversidade biológica, possui, já descritas, 35.539 espécies de angiospermas (REFLORA, 2020). Considerando a estimativa de que 25% da riqueza de um ecossistema pode ter potencial alimentício (RAPOPORT et al.,

2009), teríamos mais de 8.800 espécies vegetais a serem utilizadas. O conhecimento acerca da identificação e uso das PANC vem sendo perdido à medida que as pessoas perdem o contato com o meio ambiente e estratégias que as valorizam são essenciais para evitar a perda de tão importante conhecimento etnobotânico (LEAL et al., 2018).

Outra vantagem das PANC é seu cultivo rústico, muito mais simples e com menor impacto negativo no ambiente. Por exemplo, demandam menor consumo de água e não necessitam de agrotóxicos, devido à maior resistência natural a doenças e insetos - já que são plantas adaptadas ao clima e solo locais e que não passaram pelo processo de erosão genética.

1.2. Espécies de estudo

Espécies de PANC nativas do Brasil e de relevante importância são as do gênero *Pereskia*, conhecidas popularmente como ora-pro-nobis ou lobrobó, as quais são naturalmente resistentes a eventos de restrição hídrica e possuem elevado potencial alimentício. A compreensão mais detalhada da ecofisiologia de tais espécies sob condições de estresse pode contribuir para definir formas eficientes de cultivo, assim como sua relação com a qualidade nutricional. Além disso, a pesquisa acerca da flora nativa pode ser uma forma de incentivar sua inserção e consolidação na alimentação habitual da população.

Seus usos alimentícios são tradicionais em algumas regiões de Minas Gerais, porém, elas se caracterizam como PANC no restante da sua área de ocorrência. De forma geral, o gênero apresenta alto teor de proteínas nas folhas quando comparado com outros vegetais convencionais, podendo chegar de 17,45% a 40,68% da massa seca (ALMEIDA-FILHO; CAMBRAIA, 1974; ALBUQUERQUE et al., 1991; TAKEITI et al., 2009; SOBRINHO et al., 2015). Os níveis de aminoácidos essenciais podem ser acima da quantidade mínima diária recomendada pela FAO como necessária para o consumo humano (DAYRELL; VIEIRA, 1977).

O gênero *Pereskia* possui 9 espécies com ocorrência no Brasil, sendo 5 delas endêmicas do país (REFLORA, 2022). Trata-se de um gênero basal, ou seja, mais antigo na filogenia da família Cactaceae. Sendo assim, as espécies do gênero mantêm características morfológicas ancestrais, como caules lenhosos e folhas com limbo desenvolvido, destoando do padrão de cladódios áfilos das demais cactáceas (EDWARDS et al., 2005). O hábito pode ser arbustivo, arbóreo ou escandente, podendo apresentar plasticidade intraespecífica dependendo das condições de crescimento. As espécies deste estudo são: a) *Pereskia aculeata* Mill., de ocorrência nos domínios fitogeográficos da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica e; b) *Pereskia grandifolia* Haw. (figura 1), de ocorrência no domínio da Mata Atlântica somente.

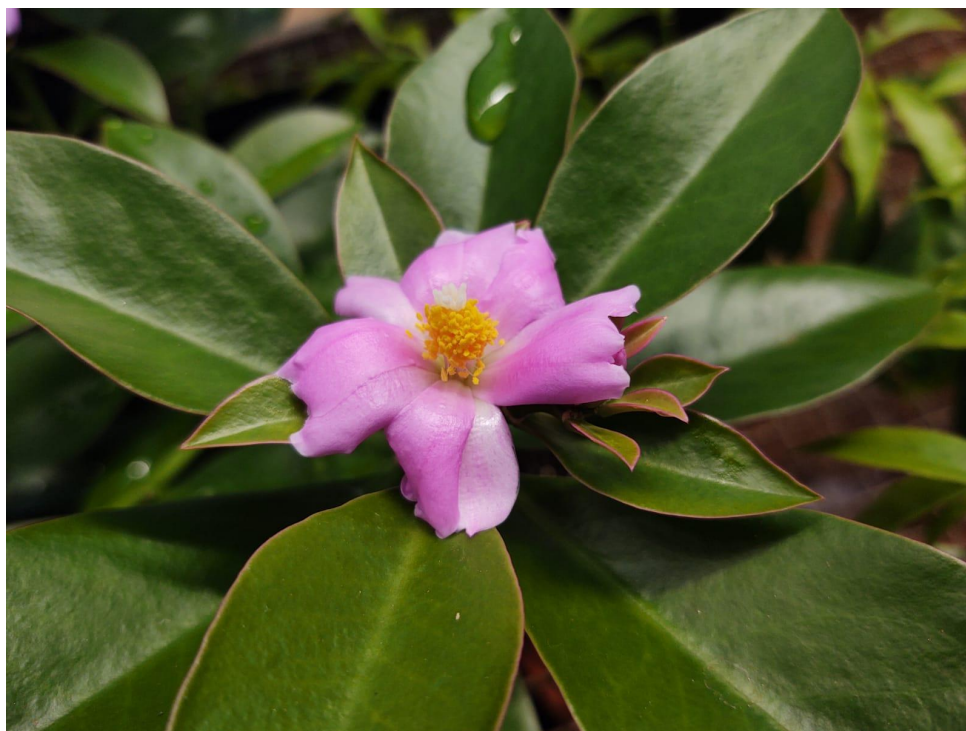


Figura 1. Flor e folhas de *Pereskia grandifolia* Haw.

No que diz respeito a informações fisiológicas das espécies, pouco é conhecido, já que estudos nessa área são bastante escassos, sendo o de Rayder e Ting (1981) um dos únicos encontrados com relevância científica e cujas conclusões são trazidas ao longo deste texto. Podemos considerar que as espécies de *Pereskia*, além das características morfológicas, também mantêm características fisiológicas ancestrais, já que apresentam o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM) intermediário em relação ao CAM típico bastante comum em outros gêneros de Cactaceae.

O estudo de Venter e colaboradores (2022) avaliou a taxa de crescimento e eficiência do uso da água em *P. aculeata* em diferentes condições de umidade, simulando o cenário de aumento de concentração de CO₂ atmosférico. Os resultados mostraram o aumento da eficiência no uso da água quando a planta estava com menos irrigação, significando uma preocupação com a invasão da espécie para áreas mais secas. Outra conclusão bastante interessante desse estudo foi que, também em concentrações maiores de CO₂, a maior disponibilidade de água resultou em menor concentração de nitrogênio foliar, logo, também de proteínas.

1.3. Fotossíntese e estresse hídrico

A fotossíntese é um processo complexo que se inicia com a excitação da clorofila pela energia luminosa e a transferência dos elétrons para os centros de reação dos fotossistemas

(PSII e PSI) (BAKER, 2008). Ela é o processo fundamental do metabolismo das plantas, o qual é bastante sensível e fortemente influenciado pelas condições ambientais (BLANKENSHIP, 2014; KALAJI et al., 2014). Por exemplo, estresses como radiação ultravioleta, seca, altas temperaturas e alta intensidade de luz podem causar redução da cadeia de transporte de elétrons, o que leva à fotoinibição do fotossistema II (FOYER et al., 2012; KANGASJARVI et al., 2012; ROCHAIX, 2011).

Atualmente, a seca é um dos fatores mais conhecidos que inibe a fotossíntese, sendo uma das maiores causas de perda de culturas em todo o mundo, reduzindo a produtividade das principais plantas cultivadas em 50% (BRAY et al., 2000; WANG et al., 2003). Essa redução de rendimento decorre dos efeitos do estresse hídrico na fotossíntese, uma vez que a falta de água danifica estruturas básicas dos fotossistemas e, por sua vez, diminui a assimilação de carbono (ALI; ASHRAF, 2011; GOLLDACK et al., 2011). A falta de água reduz o crescimento vegetativo devido ao seu efeito de reduzir o teor de clorofila e deformar os cloroplastos, o que acaba por afetar os PSII (YANG et al., 2001), causando redução de sua eficiência na transferência de elétrons (KANNAN; KULANDAIVELU, 2011). No que diz respeito à síntese proteica, o estresse hídrico causa grandes alterações no perfil proteico, decorrentes de mudanças significativas na expressão gênica (PAN et al., 2018). Tais mudanças nas proteínas estão envolvidas nas respostas de resistência ao estresse, ajustes na fotossíntese, metabolismo de carbono e eliminação de espécies reativas de oxigênio (ROS), já que se torna necessária a retomada da homeostase na planta.

Um dos processos de proteção das plantas contra diversos tipos de estresse é a fluorescência da clorofila, que protege os fotossistemas, regulando a distribuição de energia entre eles e ativando rotas alternativas de dissipação de elétrons (ZIVCAK et al., 2013). A fluorescência da clorofila é um fenômeno natural, característico de todos os organismos fotossintéticos (KALAJI et al. 2017). A energia da luz absorvida pelas moléculas de clorofila pode sofrer um de três destinos: pode ser usada para impulsionar a fotossíntese, o excesso de energia pode ser dissipado como calor ou pode ser reemitido como luz – a fluorescência da clorofila. Esses três processos ocorrem em competição, de modo que qualquer aumento de um resultará na diminuição dos outros dois. Assim, medindo a fluorescência da clorofila, podem ser obtidas informações sobre as mudanças na eficiência da fotossíntese (ELSHEERY; CAO, 2008). Explicando de outra forma, a fluorescência é uma radiação eletromagnética emitida pela molécula de clorofila, que não é utilizada na fotossíntese e nem dissipada como calor (ZUREK et al., 2014).

A análise da fluorescência tem potencial para fornecer dados relativos à modificação do complexo fotossintético em diferentes condições de estresse, representando um método para

avaliar as condições fisiológicas, direta ou indiretamente, de todos os processos da etapa fotoquímica: fotólise da água, transporte de elétrons, criação do gradiente de prótons através das membranas dos tilacóide e síntese de ATP (KALAJI et al., 2017). A comparação utilizando-se tal fenômeno pode ser realizada entre plantas estressadas e plantas em condições ideais, sendo uma forma não invasiva para analisar os efeitos de diferentes estresses no fotossistema II e na eficiência fotossintética (PAPAGEORGIOU et al., 2007; GOLTSEV et al., 2012; RANJAN et al., 2014).

Outra principal razão para a baixa assimilação de carbono sob o estresse hídrico é a limitação estomática (ARAÚJO; DEMINICIS, 2009). De modo geral, sob baixa disponibilidade de água e altas temperaturas, as plantas tendem a fechar rapidamente seus estômatos, evitando a transpiração excessiva e consequente desidratação e auxiliando na proteção da integridade do aparato fotossintético. Porém, no caso de plantas com metabolismo do tipo C_3 , o fechamento estomático faz cessar a fotossíntese, já que impede a difusão do CO_2 atmosférico para o mesófilo foliar (WINTER; ZIEGLER, 1992; WINTER; HOLTUM, 2011). Já no metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), esse problema é contornado com a alteração do padrão de abertura estomática e ajustes em vias metabólicas da fixação do CO_2 .

Sendo assim, a capacidade de transição do metabolismo C_3 para CAM, também chamado de CAM facultativo, se torna uma característica vantajosa para plantas de locais com alta variação na disponibilidade de água. Sob déficit hídrico, mesmo com o fechamento estomático durante o dia, a planta, ao abrir os estômatos durante o período noturno para a fixação do CO_2 , mantém sua taxa fotossintética. Por outro lado, quando há disponibilidade hídrica, a transição inversa - de CAM para C_3 - pode ser realizada e a planta volta a abrir os estômatos durante o dia, garantindo maior fixação de CO_2 com menor investimento energético (HARTSOCK; NOBEL, 1976; ANDRADE et al., 2007).

A plasticidade fisiológica na alteração do tipo de metabolismo, como muitas das características biológicas, nem sempre é uma variação discreta, mas sim, um contínuo de possibilidades. No que diz respeito à diversidade fenotípica e plasticidade metabólica do CAM, a revisão de Winter (2019) apresenta a ampla variação de respostas fisiológicas, contrastando características de CAM constitutivo e CAM facultativo, assim como os critérios que configuram a transição entre C_3 e CAM, seja ela total ou parcial.

As duas espécies deste estudo, *Pereskia aculeata* Mill. e *Pereskia grandifolia* Haw., apresentam certa plasticidade do tipo de metabolismo fotossintético dependendo das condições hídricas nas quais estão se desenvolvendo, podendo mudar características de C_3 para CAM em condições de restrição de água (RAYDER; TING, 1981). No entanto, não apresentam a abertura estomática durante a noite, característica típica das plantas CAM

tradicionais, possuindo, portanto, um metabolismo intermediário que pode ser classificado como: CAM-“*idling*” que, segundo a revisão de Winter (2019), neste ajuste metabólico, o CO₂ fixado provém somente da respiração, já que os estômatos permanecem a maior parte do tempo fechados, praticamente cessando as trocas gasosas com a atmosfera. Trata-se de uma estratégia adaptativa extrema para a manutenção do metabolismo celular basal.

2. INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas globais irão promover a diminuição da disponibilidade hídrica e aumento dos eventos de seca ao redor do mundo. Este contexto simboliza grande vulnerabilidade da produção agrícola (BIERBAUM et al, 2007), colocando em risco a segurança alimentar da população. Aliado a isso e, também, como uma de suas causas, está a destruição ecossistêmica e a perda da biodiversidade. Diversas soluções propostas para o enfrentamento desses problemas ambientais partem da biotecnologia de manipulação gênica, que representa grande redução da biodiversidade, inclusive na escala genética. Porém, outra perspectiva, ecológica, que valoriza a biodiversidade, também é possível para enfrentar os efeitos deletérios das mudanças climáticas (ISBELL, 2015).

No sentido de valorizar a diversidade local e por outros motivos, como a diversificação alimentar e a busca por alternativas ao consumo de alimentos de origem animal, estão ganhando atenção as chamadas plantas alimentícias não convencionais (PANC). Tais espécies de plantas recebem este nome pois deixaram de ser habitualmente consumidas em determinada região ou porque ainda não foram utilizadas com a finalidade alimentícia, carecendo de estudos nutricionais. Muitas PANC são espécies com elevado potencial de suprir demandas proteicas na dieta humana, sendo inclusive muito mais nutritivas do que as plantas convencionais (KINUPP; BARROS, 2008). Outra vantagem das PANC é seu cultivo mais fácil e que demanda menores recursos econômicos, já que muitas são nativas e adaptadas àquele clima e ecossistema.

Nativas do Brasil, temos plantas do gênero *Pereskia*, conhecidas popularmente como ora-pro-nobis, de relevante importância alimentar em algumas regiões do país, como em Minas Gerais, onde é tradicionalmente consumida na culinária. Das nove espécies nativas, duas possuem seu uso mais popularizado: *Pereskia aculeata*, de ocorrência em grande diversidade de domínios fitogeográficos e *Pereskia grandifolia*, de ocorrência na Mata Atlântica. Ambas apresentam a característica de serem naturalmente resistentes a eventos de restrição hídrica, assim como outras cactáceas. O gênero é basal dentro da família, possuindo

características ancestrais como presença de folhas e CAM considerado intermediário em condições de estresse hídrico severo (RAYDER; TING, 1981).

Quando analisamos a síntese proteica, sua alteração induzida pelo estresse tem sido interpretada como um processo de alto valor evolutivo, aumentando a sobrevivência em situações ambientais adversas (SHARMA; DUBEY, 2019). Diferentes resultados foram encontrados em relação às proteínas após o estresse hídrico, podendo haver um declínio (GOGORCENA et al., 1995; YU et al., 1996; BOO; JUNG, 1999; SHARMA; DUBEY, 2005; BAI et al., 2006; AKHZARI; PESSARAKLI, 2016) ou um aumento (RAI et al., 1983; KUMAR; SINGH, 1991; ASHRAFI-PARCHIN; SHABAN, 2014) nos níveis de proteínas totais ou solúveis, compostas, principalmente, pelas enzimas, em diferentes órgãos de plantas submetidas ao estresse hídrico.

Sendo assim, diferentes hipóteses podem ser propostas. A mais parcimoniosa é a de que a quantidade de proteínas será diretamente proporcional à eficiência fotossintética geral da planta. Porém, também é possível um aumento do teor proteico como mecanismo de resistência à seca (HENCKEL, 1970). Além disso, é sabido que a proteossíntese é diminuída no metabolismo C_3 em condições de estresse hídrico, o que pode levar ao aumento de aminoácidos livres (GOOD; ZAPLACHINSKI, 1994) ou também à sua diminuição dada a redução das vias metabólicas de biossíntese destes. A ecofisiologia relacionada aos aspectos nutricionais em espécies que apresentam a transição metabólica C_3 -CAM, como as deste estudo, necessita de melhor investigação, sendo escassos os referenciais para comparação.

2.1. Objetivos

O principal objetivo deste estudo é compreender a ecofisiologia das espécies do gênero *Pereskia* (Cactaceae) sob diferentes condições de déficit hídrico. Além disso, outro objetivo é analisar variáveis fotoquímicas e os ajustes fisiológicos para, com esse conhecimento, discutir a pertinência das espécies no cultivo para alimentação humana. A contribuição final será, portanto, para a diversificação da alimentação, valorizando espécies nativas e propondo alternativas para a redução do consumo de alimentos de origem animal, reduzindo possíveis impactos socioambientais negativos.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Local e condições ambientais

O experimento foi desenvolvido em casa de vegetação pertencente ao Departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia do Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” (UNESP), em Botucatu, Estado de São Paulo, Brasil (coordenadas: -22.8867, -48.4979). A casa de vegetação possui sistema controlado com umidade relativa do ar entre 50 e 70%, a temperatura variou de 20 a 40°C e a média de densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) às 12h chega a até 1000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Foi mantido ligado somente um exaustor na parte superior da casa de vegetação para evitar um fluxo de vento direto sobre as plantas, o que resultou na elevada temperatura em seu interior. Dessa forma, conseguimos simular uma condição resultante da alteração climática global. A aplicação dos tratamentos e coleta de dados foram realizadas durante o verão, em dezembro de 2021 e janeiro de 2022.

3.2. Condução das plantas

As plantas foram cultivadas a partir de estacas de 20 cm de comprimento. Cada estaca foi identificada e colocada para enraizar diretamente no substrato em vasos de 10 litros (figura 2). Os vasos foram inicialmente padronizados com 2 kg de substrato comercial para plantas (Carolina Soil®) composto por turfa, vermiculita, casca de arroz carbonizada, resíduo orgânico e fertilizante solúvel à base de NPK. Todas as plantas foram mantidas irrigadas na casa de vegetação para crescimento e aclimação pelo período de 5 meses anteriores à coleta de dados. A espécie *P. grandifolia*, apresentou florescimento durante esse período e os botões florais foram removidos para não influenciarem seu desenvolvimento vegetativo.



Figura 2. Estacas de *Pereskia aculeata* Mill. em período de crescimento nos vasos.

3.3. Delineamento

O experimento foi dividido em um controle e dois tratamentos com seis indivíduos de cada espécie - totalizando 18 por espécie. Os tratamentos (figura 3) foram: 1) controle (C), no qual os vasos foram mantidos irrigados ao longo de todo experimento, ou seja, sem restrição hídrica; 2) déficit hídrico moderado (DM), com irrigação a cada quatro dias e; 3) déficit hídrico severo (DS), com irrigação a cada dez dias. A escolha por tais intervalos de irrigação se deu por observações preliminares em plantas não utilizadas neste estudo, já que não foi encontrado nenhuma referência na literatura para as espécies. Anteriormente, foi observado que, aos três dias, as plantas apresentaram os primeiros sinais de murcha foliar e nove dias foi o limite antes do início da queda foliar, o que poderia inviabilizar as análises. O delineamento foi em blocos casualizados, sendo o local nas bancadas para os vasos com o mesmo tratamento definido por meio de sorteio para evitar que um todos de um mesmo tratamento estivessem submetidos a um mesmo microclima no interior da casa de vegetação. As plantas foram cultivadas e avaliadas sob os tratamentos durante um período de 55 dias. As medidas das variáveis fotoquímicas, condutância estomática e de potencial hídrico do substrato foram realizadas a cada oito, nove ou dez dias em decorrência das condições climáticas adequadas.

Ao final do experimento (55 dias), as folhas foram coletadas para realização da análise de proteínas.

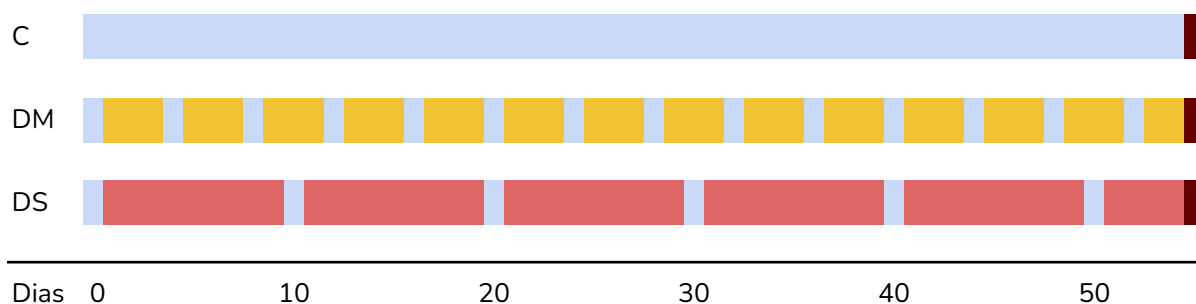


Figura 3. Esquema ilustrativo dos tratamentos ao longo dos 55 dias de experimento. A cor azul representa o fornecimento de água. C: controle; DM: déficit hídrico moderado; DS: déficit hídrico severo.

3.4. Variáveis analisadas, coleta e análise de dados

Relações hídricas

Para análise das relações hídricas entre as plantas e o substrato, foram avaliadas as seguintes variáveis: condutância estomática e potencial hídrico do substrato.

Condutância estomática ($mmol/m^2s$): as medições da condutância estomática (g_s , $mmol/m^2s$) foram efetuadas utilizando-se um porômetro em estado de equilíbrio dinâmico (Leaf Porometer) - Modelo SC-1 (Decagon/EUA). Folhas completamente expandidas e expostas na região mediana dos ramos foram selecionadas para realizar as medidas. As duas espécies do estudo possuem folhas anfiestomáticas (DUARTE, HAYASHI, 2005; FARAGO et al., 2004), ou seja, apresentam os estômatos em ambas as faces, portanto, foram realizadas as medidas tanto nas faces adaxiais quanto abaxiais das folhas. As medidas aconteceram no período da manhã, entre 9h e 10h. Além de tal horário padrão, as plantas em DS foram medidas a cada 1h no período de 24h para verificar o comportamento dos estômatos.

Potencial hídrico do solo ($\Psi_{W_{solo}}$, MPa): O potencial hídrico foi medido utilizando-se o analisador de potencial de água com controlador de temperatura WP4-T (Decagon Devices, EUA), sendo o resultado expresso em MPa e as análises acontecendo logo após a coleta do material. As amostras do substrato foram coletadas a 10 cm de profundidade, utilizando-se uma pequena pá estreita.

Fotoquímica

Fluorescência da clorofila a: a fluorescência da clorofila *a* (Chl *a*) foi avaliada com fluorômetro (medidor modulado de fluorescência JUNIOR-PAM – WALZ®, Alemanha). Antes das medidas, as folhas foram aclimatadas no escuro, cobertas por papel alumínio, por 30 minutos antes de dar início às medições. Aplicou-se um pulso de saturação de densidade de DFFFA de 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ por 0,6 s para obter a fluorescência máxima adaptada ao escuro (FM) e a fluorescência máxima adaptada à luz (FM'). Além da FM e FM', mediu-se a fluorescência mínima adaptada ao escuro (F0). Entre os pulsos de saturação aplicamos um pulso de luz actínica de 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ de DFFF por dois minutos. Utilizando os parâmetros de fluorescência da clorofila descritos acima, foram calculadas as seguintes variáveis: rendimento quântico efetivo do fotossistema II ($\Phi \text{ PSII} = \Delta F/\text{FM}'$) (GENTY et al., 1989); eficiência máxima do fotossistema II [$\text{FV}/\text{FM} = (\text{FM}-\text{F}_0)/\text{FM}$]; dissipação fotoquímica [$\text{qP} = (\text{FM}'-\text{FS}) / (\text{FM}'-\text{F}_0)$]; dissipação não-fotoquímica [$\text{NPQ} = (\text{FM}-\text{FM}')/\text{FM}'$] (MAXWELL E JOHNSON, 2000) e a taxa de transporte de elétrons ($\text{ETR} = \Delta F/\text{FM}' \times \text{DFFF} \times 0.5 \times 0.84$). Para estimar a ETR, foi utilizado o valor de 0,5 como fração de energia de excitação distribuída entre os fotossistemas, e 0,84 como fração de absorção de luz (BAKER, 2008).

Bioquímica

Proteínas solúveis: folhas completamente desenvolvidas foram coletadas e armazenadas em congelador -20°C até serem maceradas para o preparo do extrato. A quantificação de proteína solúvel foi determinada de acordo com a metodologia proposta por Bradford (1976). Para obtenção do sistema de reação, a curva padrão de proteína solúvel foi elaborada utilizando 50 μL de solução de caseína (0, 20, 40, 60 e 100 μL) por 2,5 mL de reativo de Bradford. Após obtenção da equação com curva padrão, procedeu-se a leitura das amostras utilizando também 50 μL do extrato e 2,5 mL de Bradford. A reação permaneceu ativa por 15 minutos para posterior leitura de absorbância em espectrofotômetro a 595 nm. Posteriormente, foi realizado o cálculo para obtenção do resultado expresso em mg de proteína por g de matéria fresca.

3.5. Análise dos resultados

Os dados foram submetidos à análise de variância pelo teste F e, quando detectado efeito significativo, foi complementado pelo teste de Tukey, considerando significativo quando $p < 0,05$. As comparações foram feitas entre os tratamentos dentro de cada espécie assim como entre as espécies para o mesmo momento de coleta dos dados. Os dados referentes à quantidade de proteínas foram analisados por ANOVA de dois fatores

complementada pelo teste Tukey também a 5% de probabilidade. Para a realização dos cálculos, utilizou-se o *software* Minitab 16.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1. Relações hídricas

Potencial hídrico do solo ($\Psi_{W\ solo}$)

As médias de $\Psi_{W\ solo}$ para o tratamento controle (C) estiveram muito próximas a zero, indicando, com diferença estatística, que, de fato, as plantas no grupo controle possuíram alta disponibilidade de água ao longo de todo experimento. Com o substrato escolhido, 3 dias de intervalo entre as irrigações não alteraram significativamente o $\Psi_{W\ solo}$ do DM em comparação com o controle, porém, mesmo com a ligeira redução em DM, foi possível observar o início da murcha foliar das plantas nesta condição. Já o tratamento DS apresentou $\Psi_{W\ solo}$ muito baixo, com o valor máximo encontrado chegando a -54,23 MPa devido à especificidade do substrato, colocando as plantas em condição de seca intensa. O pico de aumento do $\Psi_{W\ solo}$ em DS por volta dos 17 dias de experimento (figura 4, gráficos A e B) deu-se por conta da irrigação realizada a três dias antes da medição e a condição climática do momento (nublada).

Para efeito de comparação, em espécie com CAM constitutivo, os estômatos podem permanecer fechados durante o dia por toda a estação mais quente e retoma sua abertura quando o $\Psi_{W\ solo}$ fica maior que -0,3 MPa (NOBEL, 1976). Já em espécies que apresentam transição metabólica, a indução do CAM por estresse hídrico prolongado pode ocorrer antes que qualquer sinal de estresse possa ser visível nas folhas e, além do $\Psi_{W\ solo}$, é influenciada por uma interação complexa de condições ambientais, incluindo temperatura (SAYED et al. 1994).

Condutância estomática

Quando comparamos a condutância estomática da face adaxial com a da face abaxial das folhas (figura 4, gráficos C a F), concluímos que, apesar de anfiestomáticas, a maior parte da transpiração ocorre pela face abaxial. Este resultado é esperado já que a face superior se encontra mais vulnerável à temperatura e à remoção da camada limitrofe e, provavelmente, apresenta menor densidade de estômatos ou maior fechamento estomático devido à maior intensidade dos estímulos. As plantas em DM não diferiram significativamente do controle, apesar de ter ocorrido redução nas condutâncias da face abaxial. Houve alguma diferença estatística na condutância dos estômatos da face adaxial entre as espécies, porém, nenhuma

diferença estatística na condutância da face abaxial, ou seja, podemos concluir que ambas tiveram um padrão muito semelhante de abertura e fechamento estomático.

As plantas sob o déficit hídrico severo (DS) não apresentaram abertura estomática em nenhum momento durante o dia e nem mesmo à noite. Este resultado, de fechamento estomático praticamente total, foi encontrado para as duas espécies em DS (figura 4). Dessa forma, corrobora-se o pressuposto de que tais plantas na condição de estresse hídrico severo, utilizam somente o CO₂ proveniente da respiração (RAYDER; TING, 1981). Logo na primeira medição, aos sete dias de experimento, as plantas em DS já apresentavam fechamento estomático que se manteve até o final do experimento.

A dinâmica de abertura e fechamento dos estômatos vem sendo extensivamente estudada e se observa que a condutância estomática é, indiscutivelmente, o mais expressivo entre todos os indicadores de deficiência hídrica (DAMOUR et al., 2010). Certamente, é um dos primeiros parâmetros a serem afetados pelo déficit hídrico. As plantas podem fechar os estômatos em poucos minutos após a exposição ao estresse, evitando assim de forma muito eficiente a perda excessiva de água. Os estômatos representam o principal ponto de controle do fluxo de água no chamado contínuo solo-planta-atmosfera. A resistência estomática à difusão do vapor de água é de fato a principal resistência ao longo do caminho da água do solo para a atmosfera. Em contrapartida, o fechamento estomático limita a absorção de CO₂ pelos cloroplastos, diminui a fotossíntese e o crescimento e, conseqüentemente, também aumenta o risco de estresse foto-oxidativo (NOBEL, 1999), ou seja, a produção de espécies reativas de oxigênio (ROS), que pode ser letal para a planta.

As espécies deste estudo apresentaram o CAM *idling*, que é uma adaptação em plantas em estresse hídrico, que resulta no fechamento total dos estômatos. Tay e colaboradores (2019) propõem um modelo explicativo para este tipo de metabolismo intermediário entre C₃ e CAM. Nele, existiria um ciclo amido-malato, no qual o amido acumulado durante o dia é metabolizado à noite, principalmente através da glicólise e da via oxidativa das pentoses-fosfato para produzir ATP e NADPH para os processos de manutenção. Sem importação ou exportação líquida, a quantidade de carbono armazenada no amido durante o dia seria igual à quantidade de carbono armazenada no malato à noite. A principal demanda metabólica para plantas em CAM *idling* é a manutenção celular. Sendo assim, as plantas nesta condição conseguem, praticamente, eliminar a perda de água via estômatos, mas, ao mesmo tempo, sobreviver ao reciclar o CO₂ respiratório.

Pereskia aculeata

Pereskia grandifolia

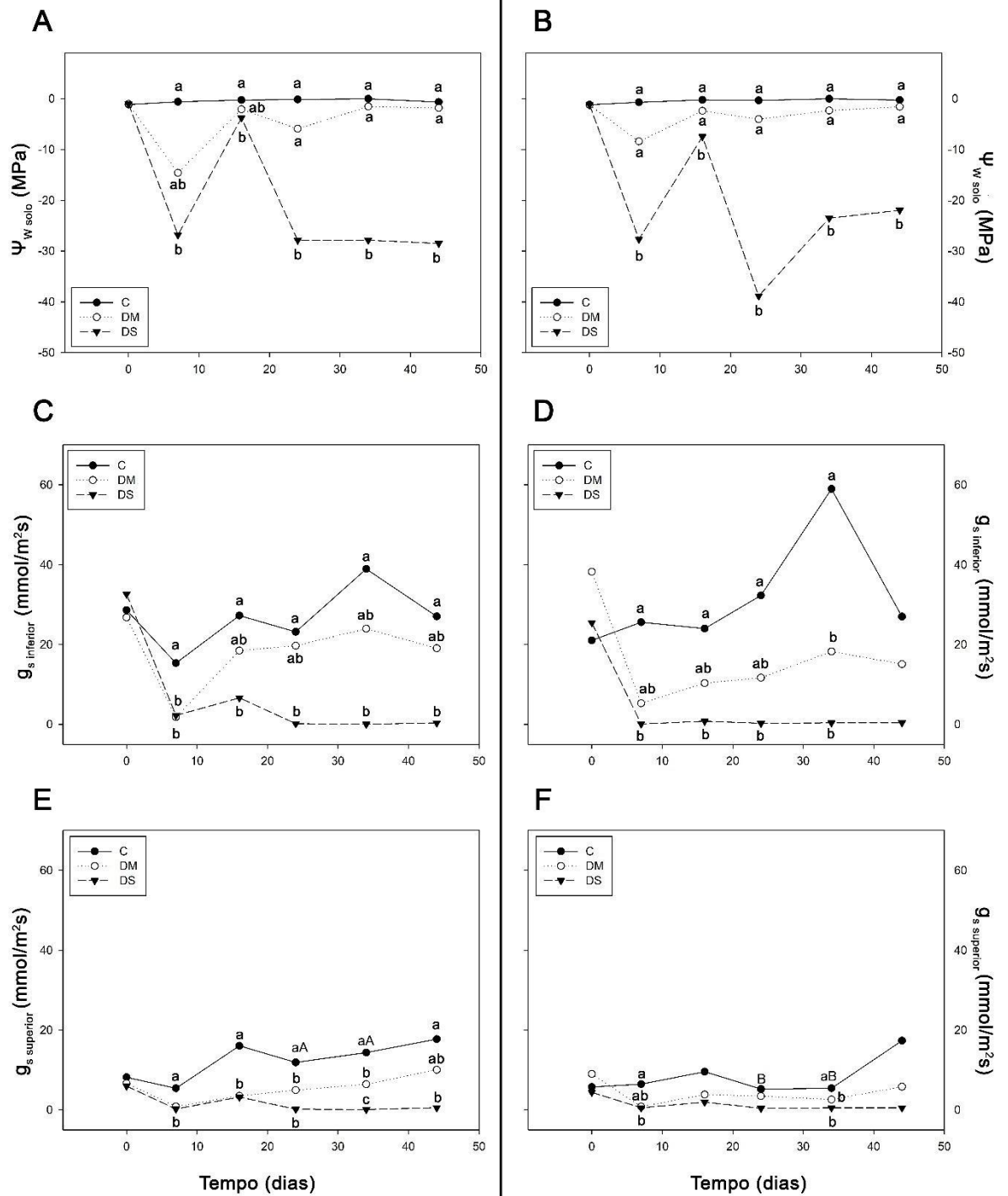


Figura 4. Gráficos das médias de potencial hídrico do solo (Ψ_w), condutâncias estomáticas das faces adaxial ($g_{s\text{ superior}}$) e abaxial ($g_{s\text{ inferior}}$), ao longo dos dias de experimento para as duas espécies. Letras minúsculas diferentes indicam a existência de diferença estatística entre os tratamentos. Letras maiúsculas diferentes indicam a existência de diferença estatística entre as espécies. Baseado no teste Tukey ($p < 0,05$).

4.2. Etapa fotoquímica da fotossíntese

Os resultados obtidos para as variáveis relacionadas à fluorescência estão nos gráficos das figuras 6 e 7. Tais dados acerca da fluorescência da clorofila *a* fornecem informações sobre o estado do fotossistema II (PSII). São indicadores para discutir em que medida o PSII está usando eficientemente a energia absorvida pela clorofila e em que medida ele está sendo danificado pelo excesso de luz.

O fluxo de elétrons através do PSII é indicativo, sob muitas condições, da taxa geral de fotossíntese. Isso nos fornece a possibilidade de estimar o desempenho fotossintético, sob condições nas quais outros métodos provavelmente não conseguiriam, de maneira quase instantânea (BAKER; ROSENQVIST, 2004)

Rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ_{PSII} ou Y)

A análise do Φ_{PSII} no presente estudo possibilita a interpretação de que as plantas em DS estiveram sob condição de estresse que impactou negativamente a eficiência fotossintética, resultando em provável redução da assimilação de carbono. A redução no Φ_{PSII} em relação ao controle, na espécie *P. aculeata*, atingiu 47% aos 24 dias. Já em *P. grandifolia*, essa redução chegou a 63% aos 24 dias e 73% aos 34 dias, sendo esta mais sensível aos efeitos do déficit hídrico.

A espécie *P. grandifolia* apresentou, com relevância estatística, menores valores de Φ_{PSII} nas plantas em DS, significando maior sensibilidade ao estresse do que a outra espécie.

Um dos mais úteis parâmetros que demonstra a eficiência fotoquímica do fotossistema II é o Φ_{PSII} (GENTY et al., 1989), que nada mais é do que a medida da proporção de luz absorvida pela clorofila associada ao PSII e que é efetivamente usada na fotossíntese. O PSII também é considerado como parte mais vulnerável do aparato fotossintético aos danos induzidos pela luz. Danos ao PSII serão frequentemente a primeira manifestação de estresse em uma folha. Em condições ideais de luz, temperatura, nutrientes e umidade, existe forte relação linear entre este parâmetro e a eficiência de fixação de carbono, no entanto, uma discrepância entre esses dois parâmetros pode ocorrer sob certas condições de estresse, devido a mudanças na taxa de fotorrespiração ou transporte pseudocíclico de elétrons (FRYER et. al., 1998).

Eficiência máxima do fotossistema II (F_v/F_m)

Os valores adaptados ao escuro de F_v/F_m refletem a eficiência quântica potencial do PSII e são usados como um indicador sensível do desempenho fotossintético da planta, sendo os valores ótimos medidos para a maioria das espécies de plantas aqueles próximos de 0,8

(BJÖRKMAN; DEMMIG, 1987). No entanto, neste estudo, os valores médios de Fv/Fm encontrados nas plantas com disponibilidade irrestrita de água (C), encontram-se muito abaixo dessa faixa esperada (valor máximo de 0,51). As causas para tal redução são muitas vezes difíceis de identificar. Valores inferiores ao esperado são observados quando a planta é exposta ao estresse, indicando em particular a ocorrência de danos fotoinibitórios em resposta à alta temperatura (GAMON; PEARCY, 1989) e/ou estresse hídrico (EPRON et al., 1992). Sendo assim, possivelmente, as condições de luz e temperatura do ambiente colocaram as plantas, mesmo as do grupo controle, sob estresse luminoso e/ou térmico, levando à possível fotoinibição. Outra hipótese é a de que estes sejam os valores fisiológicos normais para as espécies de *Pereskia*, porém, não foram encontradas referências para comparação. Afinal, o trabalho de Björkman e Demmig (1987), comumente usado como referência e citado anteriormente, avaliou somente duas espécies de crassuláceas com CAM típico, mas nenhuma espécie de cactácea ou com CAM-idling como as espécies de *Pereskia* aqui avaliadas. Avaliações das espécies em seus habitats naturais de ocorrência poderiam responder a essa questão.

Apesar dos baixos valores encontrados (figura 5), ao comparar as respostas entre os tratamentos, observamos grande diferença entre o controle e o DS, sendo o estresse hídrico um fator que potencializou a fotoinibição. A medida da eficiência máxima do PSII é a eficiência quântica se todos os centros de reação do PSII estivessem aptos. Assim, enquanto o Φ PSII se refere à eficiência alcançada, qP e Fv/Fm fornecem informações sobre os processos subjacentes que alteraram a eficiência. O estresse hídrico mais severo pode diminuir os valores de Fv/Fm, mas, enquanto diminuições substanciais de Fv/Fm são de fato indicadores de danos, pequenas diminuições podem ser interpretadas em termos de fotoproteção (ADAMS et al., 2006). Sendo assim, podemos considerar que em DM houve redução fotoprotetiva.

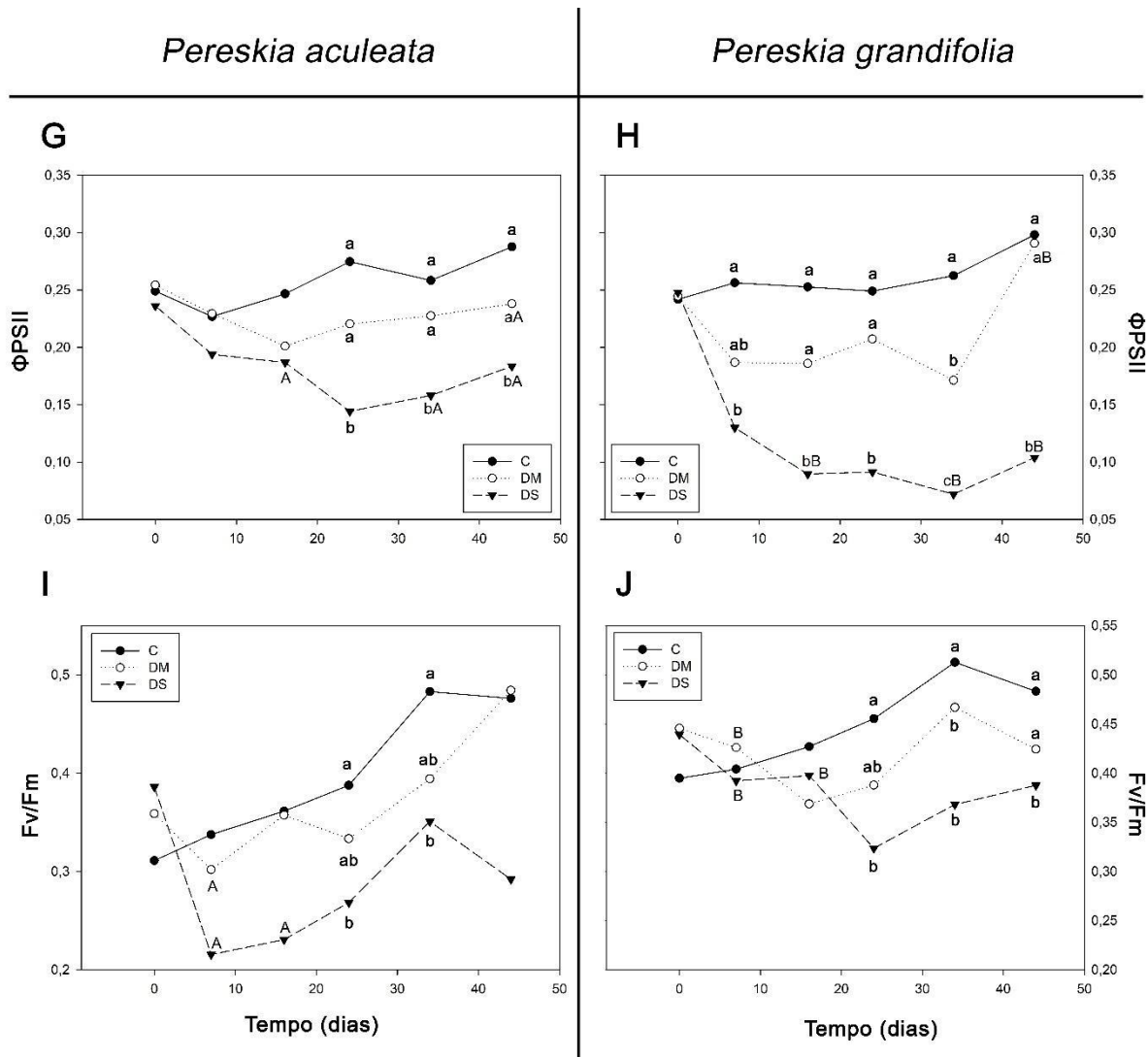


Figura 5. Gráficos das médias de rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ PSII) e rendimento máximo do fotossistema II (Fv/Fm), ao longo dos dias de experimento para as duas espécies. Letras minúsculas diferentes indicam a existência de diferença estatística entre os tratamentos. Letras maiúsculas diferentes indicam a existência de diferença estatística entre as espécies. Baseado no teste Tukey ($p < 0,05$).

Taxa de transporte de elétrons (ETR)

Em *P. grandifolia*, a taxa de transporte de elétrons foi consideravelmente menor em DS (figura 6, gráfico L), chegando a ser 73% menor que o controle após 34 dias do início do experimento. Apesar da diferença menor, a redução também foi significativa em *P. aculeata*.

A ETR está frequentemente correlacionada com a taxa de fixação de CO_2 , tendo sido amplamente utilizada como estimadora da fotossíntese. No entanto, a relação entre ETR e a assimilação pode ser desfeita como resultado da variação nas taxas de processos concorrentes, como fotorrespiração, metabolismo do nitrogênio e até doação de elétrons ao oxigênio (reação de Mehler) (BIEHLER; FOCK, 1996; PARK et al., 1996). A fração do fluxo de elétrons dividido em fotossíntese e fotorrespiração depende da concentração de CO_2 intercelular (C_i) e

do ponto de compensação de CO₂, que é dependente da temperatura (von CAEMMERER; FARQUHAR 1981; BERNACCHI et al., 2001; BERNACCHI, 2003; HERMIDA-CARRERA et al., 2016). Assim, a taxa fotossintética não estaria linearmente associada à ETR sob condições ambientais flutuantes com mudança de concentração de gás carbônico e temperatura. Como neste estudo a redução da ETR acompanhou a redução do Φ PSII e o aumento do Fv/Fm, podemos considerar que houve a diminuição também da fotossíntese no geral.

Dissipação fotoquímica (qP)

Na espécie *P. aculeata*, não houve diferenças significativas para este parâmetro (Figura 6, gráfico M), indicando maior tolerância ao excesso de luz mesmo na condição de DS. Já na *P. grandifolia*, a qP diminuiu ao longo do tempo em DS, indicando a perda da capacidade dos centros de reação utilizarem a energia de fato na fotossíntese.

A dissipação fotoquímica é outra variável de fluorescência amplamente utilizada, estimando também a etapa fotoquímica. Embora superficialmente muito semelhante ao Φ PSII, o significado dele é um pouco diferente. Enquanto o Φ PSII é a proporção de energia absorvida sendo usada na etapa fotoquímica, o qP dá indicação da proporção de centros de reação do PSII que estão disponíveis. Uma mudança no qP deve-se ao fechamento dos centros de reação, resultante da saturação da fotossíntese pela luz. A diminuição nos valores de qP pode ser acompanhada por danos às proteínas do complexo fotossintético (BAKER; ROSENQVIST, 2004), o que faz sentido para *P. grandifolia*, que só ocorre no domínio da Mata Atlântica, ou seja, menos adaptada a condições de seca do que *P. aculeata*.

Dissipação não-fotoquímica (NPQ)

Em *P. aculeata*, os valores de NPQ não diferiram entre os tratamentos (figura 6, gráfico O) e se localizaram, em média, abaixo daqueles da outra espécie. Quando analisados os dados para *P. grandifolia*, observou-se aumento significativo da NPQ ao longo do tempo nas plantas sob déficit hídrico severo (figura 6, gráfico P).

A fotoproteção refere-se a um conjunto de processos vegetais bem definidos que ajudam a prevenir os efeitos deletérios da luz alta e excessiva nas células vegetais, especialmente nos cloroplastos. Um dos principais processos fotoprotetores é a NPQ pois ela ajuda a proteger o sistema fotossintético, limitando a quantidade de energia de excitação recebida nos complexos coletores de luz do PSII (LHCII). Tal proteção consiste em alternância entre o estado de captação de luz, com a transferência de energia de excitação para o centro de reação, e um estado dissipativo que libera prontamente energia de excitação como

calor (RUBAN et al., 2007; RUBAN et al. al., 2012). Em outras palavras, a NPQ corresponde à fração de energia dissipada como calor. O papel da NPQ varia de acordo com características da planta e do habitat (DEMMIG-ADAMS et al., 2014). A NPQ pode aumentar a produtividade limitando os danos (fotoinibição) (HUBBART et al., 2018), mas também pode sinalizar a sua redução em caso de estresses abióticos. Em uma planta típica, os valores podem ser esperados na faixa de 0,5 a 3,5 em intensidades de luz saturantes, no entanto, isso varia acentuadamente entre espécies e de acordo com o histórico do indivíduo ou da folha.

Neste estudo, em *P. grandifolia*, o dado da NPQ sinaliza fotoproteção, já que maior proporção da energia luminosa passou a ser dissipada como calor. Já em *P. aculeata*, a condição hídrica do solo não interferiu neste processo, o que representa mais tolerância da espécie ao estresse imposto pela falta de água disponível. A diferença entre as duas espécies nos possibilita interpretarmos como adaptações aos diferentes ambientes em que cada uma ocorre.

4.3. Análise proteica

Os resultados comparativos da quantidade de proteínas solúveis totais estão expressos na figura 7. A comparação entre espécies mostra a existência de diferenças significativas. A espécie *P. grandifolia* apresentou maiores quantidades de proteínas do que a *P. aculeata*. No entanto, não houve diferença significativa entre os tratamentos.

Estudos relacionados aos efeitos do estresse hídrico em diversas espécies cultivadas sugerem que ele afeta severamente a síntese de proteínas, altera a expressão gênica e os perfis de proteínas em tecidos estressados e induz a síntese de proteínas específicas induzidas pelo estresse (KE et al., 2009; XIE et al., 2016; SHARMA, DUBEY, 2019).

A inexistência de diferença significativa nas quantidades de proteínas entre os tratamentos pode ser explicada pelo fato de que o estresse hídrico aumenta a abundância de determinadas proteínas enquanto diminui a abundância de outras, conforme estudos na área da proteômica têm mostrado (SHAN, 2018). Estresses ambientais modulam o metabolismo de proteínas vegetais e induzem a síntese de muitas novas proteínas específicas de estresse e, concomitantemente a isso, ocorre a diminuição de certas proteínas pré-existentes (SHARMA, DUBEY, 2019). Como resultado, podemos observar a manutenção da quantidade total de proteínas. A interpretação da quantidade de proteínas solúveis diz respeito às enzimas produzidas, sendo um indicador da tolerância ao estresse, já que muitas enzimas possuem a função de neutralizar as espécies reativas de oxigênio.

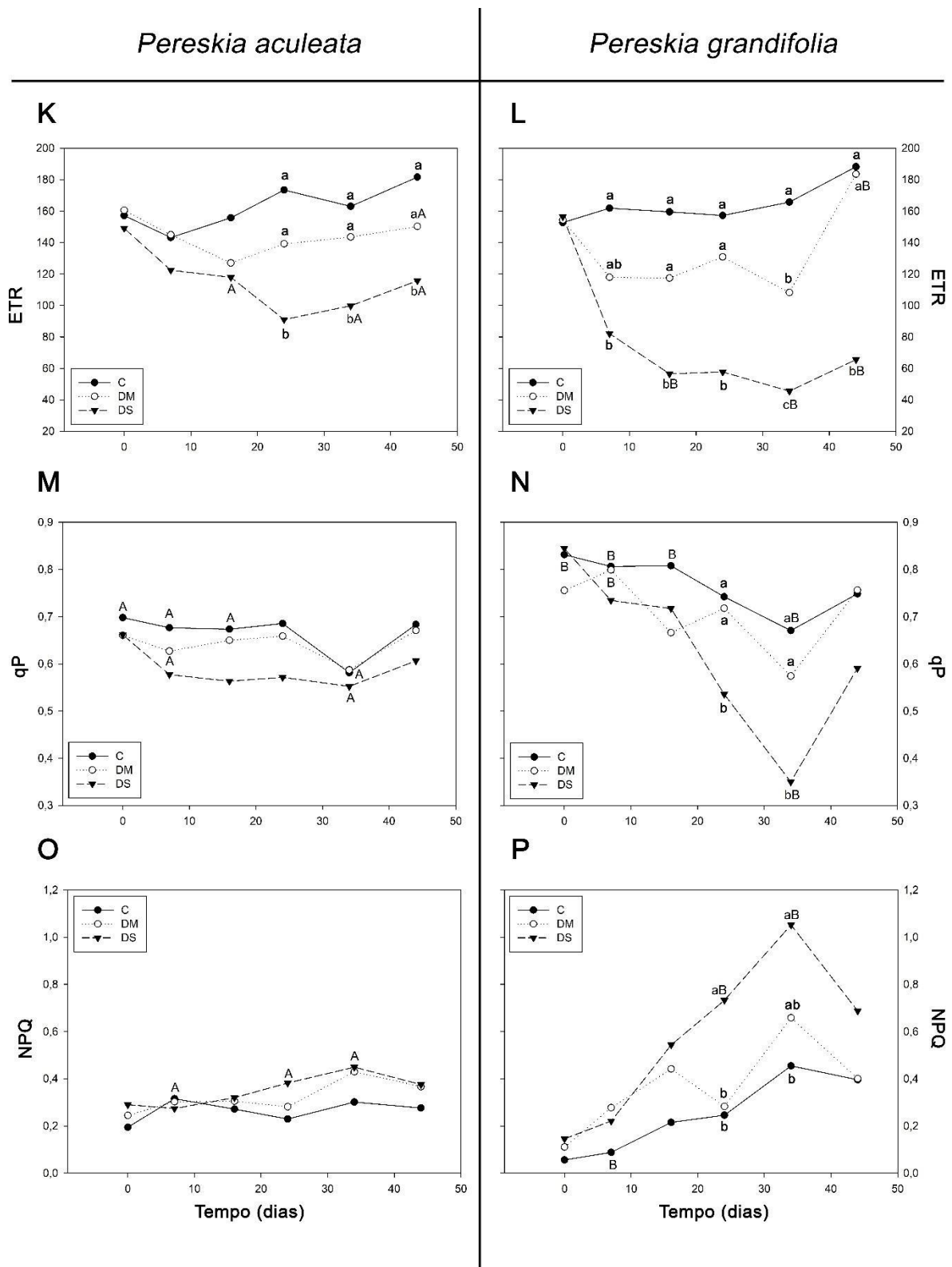


Figura 6. Gráficos das médias de taxa de transporte de elétrons (ETR), dissipação fotoquímica (qP) e dissipação não fotoquímica (NPQ), ao longo dos dias de experimento para as duas espécies. Letras minúsculas diferentes indicam a existência de diferença estatística entre os tratamentos. Letras maiúsculas diferentes indicam a existência de diferença estatística entre as espécies. Baseado no teste Tukey ($p < 0,05$).

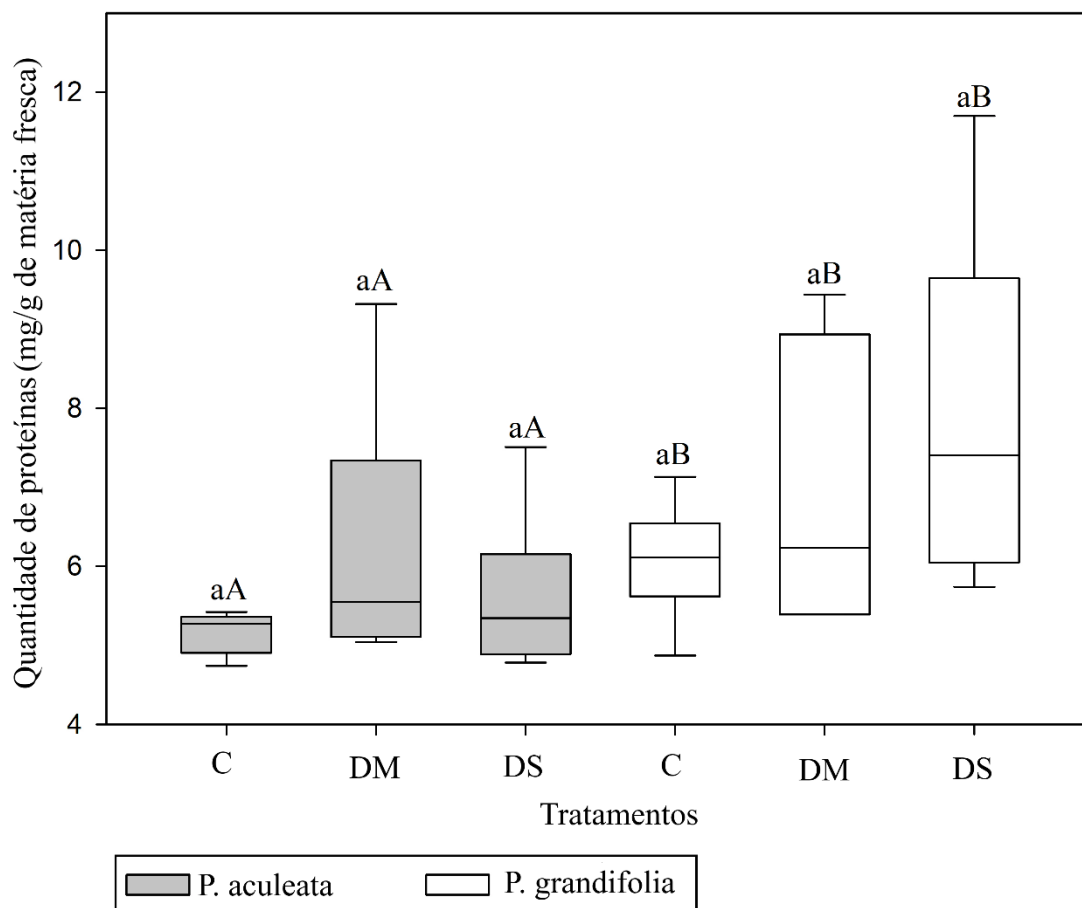


Figura 7. Gráfico da quantidade de proteínas em miligramas por grama de matéria fresca. Letras minúsculas iguais (a) indicam que não houve diferença estatística entre os tratamentos. Letras maiúsculas diferentes indicam que houve a diferença estatística entre as espécies. Baseado em ANOVA dois fatores e teste Tukey ($p < 0,05$). Tratamentos: C: controle, DM: déficit moderado, DS: déficit severo.

5. CONCLUSÃO

De modo geral, ambas espécies apresentaram resultados que indicam que o estresse hídrico impactou significativamente o metabolismo fotoquímico. Apesar disso, ambas também apresentaram mecanismos de tolerância a esse estresse, como a transição para o CAM *idling*. A espécie *P. aculeata* se mostrou mais tolerante aos possíveis efeitos prejudiciais do estresse hídrico do que a *P. grandifolia*. Tal resultado pode justificar a distribuição geográfica das espécies, já que *P. aculeata* ocorre naturalmente em domínios fitogeográficos mais sujeitos à seca. Ao final do experimento, o estresse não interferiu significativamente na quantidade de proteínas solúveis, evidenciando a alteração no perfil enzimático como mecanismo de tolerância. Como conclusão prática, podemos considerar as espécies como muito relevantes ao cultivo, inclusive em condições de mudança climática, já que a elevada

tolerância apresentada significa determinada segurança na produção de alimento para consumo humano com menor desperdício de água.

6. REFERÊNCIAS

ADAMS III, W. W. et al. Energy dissipation and photoinhibition: a continuum of photoprotection. In: DEMMIG-ADAMS, B. et al. (eds). **Photoprotection, Photoinhibition, Gene Regulation, and Environment**. Dordrecht: Springer, p. 49–64, 2006.

ADIREDO, A. L. et al. Leaf carbon isotope discrimination as an accurate indicator of water-use efficiency in sunflower genotypes subjected to five stable soil water contents. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 200, n. 6, p. 416–424, 2014.

AKHZARI, D.; PESSARAKLI, M. Effect of drought stress on total protein, essential oil content, and physiological traits of *Levisticum officinale* Koch. **J. Plant Nutr.** v. 39, p. 1365–1371, 2016.

ALBUQUERQUE, M. G. P. T., et al. Composição centesimal e escore de aminoácidos em três espécies de ‘ora-pro-nobis’ (*Pereskia aculeata* Mill., *P. bleu* De Candolle e *P. pereskia* (L) Karsten). Boletim SBCTA, v. 25, p. 7-12, 1991

ALI, Q.; ASHRAF, M. Induction of drought tolerance in maize (*Zea mays* L.) due to exogenous application of trehalose: Growth, photosynthesis, water relations and oxidative defense mechanism. **Journal of Agronomy and Crop Science**, v. 7, n. 197, p. 258–271, 2011.

ALMEIDA FILHO, J.; CAMBRAIA, J. Estudo do valor nutritivo do “ora-pro-nobis” (*Pereskia aculeata* Mill.). **Revista Ceres**, v. 21, n. 114, p. 105-111, 1974.

ARAÚJO, S. A. C.; DEMINICIS, B. B. Fotoinibição da fotossíntese. **R. Bras. Bioci.**, v. 7, n. 4, p. 463-472, 2009.

ASHRAFI PARCHIN, R.; SHABAN, M. Study on protein changes in wheat under drought stress. **Int. J. Adv. Biol. Biomed. Res.**, v. 2, p. 317–320, 2014.

BAI, L. P. et al. Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. **Pedosphere**, v. 16, p. 326–332, 2006.

BAKER, N. R. Chlorophyll fluorescence a probe of photosynthesis in Vivo Review of Plant Biology, **Annual Review of Plant Biology**, v. 59, p. 89-113, 2008.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. **J Exp Bot**, v. 55, p. 1607–1621, 2004.

BASLAM, M. et al. Photosynthesis in a changing global climate: scaling up and scaling down in crops. **Front. Plant Sci**, v. 11, n. 882, 2020.

BERNACCHI et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 2, p. 253-259, 2001.

BERNACCHI et al. *In vivo* temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 9, p. 1419-1430, 2003.

BIEHLER, K.; FOCK, H. Evidence for the contribution of the Mehler peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. **Plant Physiol**, v. 112, p. 265-272, 1996.

BIERBAUM, R. M. et al. **Confronting climate change**: avoiding the unmanageable and managing the unavoidable. Washington, DC: The United Nations Foundation. 2007.

BJÖRKMAN, O.; DEMMIG, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plant of diverse origins. **Planta**, v. 170, n. 4, p. 489–504, 1987.

BLANKENSHIP, R. E. **Molecular mechanisms of photosynthesis**, 2 ed. Wiley, Chichester, 2014.

BOO, Y. C.; JUNG, J. Water deficit induced oxidative stress and antioxidative defence in rice plants. **J. Plant Physiol**. n. 51, p. 255–261, 1999.

BRADFORD, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. **Analytical biochemistry**, v. 72, n. 1- 2, p. 248-254, 1976.

BRAY, E. A. et al. Responses to abiotic stresses. In W. Gruissem, B. Buchanan, & R. Jones (Eds.), **Biochemistry and Molecular Biology of Plants**, p. 1158–1249. American Society of Plant Physiologists, 2000.

BUTCHART, S. H. M. et al. Global biodiversity: indicators of recent declines. **Science**, v. 328, p. 1164–1168, 2010.

CARDONA, T. et al. Enhancing photosynthesis in plants: the light reactions. **Essays In Biochemistry**, v. 62, n. 1, p. 85–94, 2018.

DAMOUR, G. et al. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. **Plant Cell Environ**, n. 33, p. 1419–1438, 2010.

DAYRELL, M. S.; VIEIRA, E. C. Leaf protein concentrate of the cactacea *Pereskia aculeata* Mill. I. extraction and composition. **Nutr Rep Int**, v. 15, p. 529-537, 1977.

DEMMIG-ADAMS, B. et al. Non-photochemical fluorescence quenching in contrasting plant species and environments. In: Demmig-Adams, B. et al. (ed). **Non-photochemical quenching and energy dissipation in plants**. Dordrecht: Springer Science and Business Media, p. 531–552, 2014.

DUARTE, M. R.; HAYASHI, S. S. Estudo anatômico de folha e caule de *Pereskia aculeata* Mill. (Cactaceae). **Brazilian Journal of Pharmacognosy**, v. 15, n. 2, p. 103-109, 2005.

EDWARDS, E. J. et al. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. **Am. J. Bot.**, v. 92, p. 1177–1188, 2005.

ELSHEERY, N.I.; CAO, E.K.F. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, and osmotic adjustment in two mango cultivars under drought stress. **Acta Physiol Plant**, v. 30, p. 769-777, 2008.

EPRON, D. et al. Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt) Liebl.) during drought stress under field conditions: diurnal course of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. **Plant, Cell and Environment**, n. 15, p. 809–820, 1992.

FAO. **Statistical Yearbook**: World Food and Agriculture. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2013.

FAO. **The State of Food and Agriculture 2020**: Overcoming water challenges in agriculture. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2020.

FARAGO, P. V. et al. Análise morfo-anatômica de folhas de *Pereskia grandifolia* Haw., Cactaceae. **Acta Farm. Bonaerense**, v. 23, n. 3, p. 323-7, 2004.

FOYER, C. H. et al. Photosynthetic control of electron transport and the regulation of gene expression. **Journal of Experimental Botany**, v. 4, n. 63, p. 1637–1661, 2012.

FRYER M. J. et al. Relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport, and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature. **Plant Physiology**, v. 116, p. 571–580, 1998.

GAMON, J. A.; PEARCY R. W. Leaf movement, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. **Oecologia**, v. 79, p. 475–481, 1989.

GENTY, B. et al. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. **Biochim. Biophys Acta**, v. 990, p. 87-92, 1989.

GOGORCENA, Y. et al. Antioxidant defenses against activated oxygen in pea nodules subjected to water stress. **Plant Physiol.**, n. 108, p. 753–759, 1995.

GOLLDACK, D. et al. Plant tolerance to drought and salinity: Stress regulating transcription factors and their functional significance in the cellular transcriptional network. **Plant Cell Reports**, v. 8, n. 30, p. 1383–1391, 2011.

GOLTSEV, V. et al. Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: Analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation. **Biochimica et biophysica acta**, v. 8, n. 1817, p. 1490–1498, 2012.

GOOD, A. G.; ZAPLACHINSKI, S. T. The effects of drought stress on free amino acid accumulation and protein synthesis in *Brassica napus*. **Physiologia Plantarum**, v. 90, p. 9-14, 1994.

GRUBER, K. Agrobiodiversity: the living library. **Nature**, v. 544, p. 8-10, 2017.

HARTSOCK, T. I.; NOBEL, P. S. Watering converts a CAM plant to daytime CO₂ uptake. **Nature**, v. 262, p. 574-576, 1976.

HENCKEL, P. A. Role of protein synthesis in drought resistance. **Canadian Journal of Botany**, v. 48, p. 1235-1241, 1970.

HERMIDA-CARRERA et al. Rubisco catalytic properties and temperature response in crops. **Plant Physiology**, v. 171, n. 4, p. 2549–2561, 2016.

HOOVER, D. U. et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. **Ecol. Monogr**, v. 75:3, p. 35, 2005.

HUBBART, S. et al. Enhanced thylakoid photoprotection can increase yield and canopy radiation use efficiency in rice. **Commun. Biol.**, v. 1, 2018.

HUSSAIN, S. et al. Photosynthesis research under climate change. **Photosynthesis Research**, 2021.

IPCC. Climate Change 2014. Synthesis report, Summary for Policy Makers. 2014.

ISBELL, F. Agroecology: agroecosystem diversification. **Nature Plants**, n. 1, p. 1-2, 2015.

KAHANE, R. et al. Agrobiodiversity for food security, health and income. **Agronomy for Sustainable Development**, n. 33, p. 671–693, 2013.

KALAJI, H. M. et al. Frequently asked questions about in vivo chlorophyll fluorescence: practical issues. **Photosynth Res**, v. 122, p. 121–158, 2014.

KALAJI, H. M. et al. Chlorophyll fluorescence as a tool for nutrient status identification in rapeseed plants. **Photosynth. Res**, v. 136, p. 329-343, 2017

KANGASJARVI, S. et al. Photosynthesis, photorespiration and light signaling in defense responses. **Journal of Experimental Botany**, v. 4, n. 63, p. 1619–1636, 2012.

KANNAN, N. D., & KULANDAIVELU, G. Drought induced changes in physiological, biochemical and phytochemical properties of *Withania somnifera* Dun. **Journal of Medicinal Plants Research**, v. 5, n. 16, p. 3929–3935, 2011.

KE, Y., et al. Differential regulation of proteins and phosphoproteins in rice under drought stress. **Biochem. Biophys. Res. Commun.**, n. 379, p. 133–138, 2009.

KINUPP, V. F.; BARROS, I. B. I. Teores de proteína e minerais de espécies nativas, potenciais hortaliças e frutas. **Ciência Tecnol. Aliment.**, v. 28, n. 4, p. 846-857, 2008.

KUMAR, P. K.; SINGH, R. A. Germination and metabolism in susceptible and tolerant mung bean genotypes under moisture stress. **Indian J. Plant Physiol.** v. 34, p. 267–270, 1991.

LEAL, M. L. et al. Knowledge, use, and disuse of unconventional food plants. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**, v. 14, n. 6, 2018.

LEAVITT, S. W. et al. Spatial expression of ENSO, drought, and summer monsoon in seasonal $\delta^{13}\text{C}$ of ponderosa pine tree rings in southern Arizona and New Mexico. **Journal of Geophysical Research Atmospheres**, v. 107, n. 18, 2002.

MAXWELL, K.; JOHNSON, G.N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide. **J Exp Bot**, v. 51, p. 659-668, 2000.

MCDOWELL, N. G. et al. Growth, carbon-isotope discrimination, and drought-associated mortality across a *Pinus ponderosa* elevational transect. **Global Change Biology**, v. 16, n. 1, p. 399–415, 2010.

MORAND, S. Emerging diseases, livestock expansion and biodiversity loss are positively related at global scale. **Biological Conservation**, v. 248, 2020.

NOBEL, P. S. Water relations and photosynthesis of a desert CAM plant, *Agave deserti*. **Plant Physiol.**, v. 58, p. 576-582, 1976

NOBEL, P. S. **Physicochemical and environmental plant physiology**. New York: Academic, 1999. 474p.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de ecologia**. São Paulo: Cengage Learning, 2011.

PAN, J. et al. Comparative proteomic investigation of drought responses in foxtail Millet. **BMC Plant Biol**, v. 18, n. 315, 2018.

PAPAGEORGIOU, G. C. et al. The fast and slow kinetics of chlorophyll a fluorescence induction in plants, algae and cyanobacteria: A viewpoint. **Photosynthetic Research**, v. 1, n. 94, p. 275–290, 2007.

PRIETO, I. et al. Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. **Nature Plants**, n. 1, p. 1-4, 2015.

RAI, V. K. et al. Protein and amino acid relationship during water stress in relation to drought resistance. **Plant Physiol. Biochem.** v. 10, p. 161–167, 1983.

RANJAN, S. et al. Characterizing photoinhibition and photosynthesis in juvenile-red versus mature-green leaves of *Jatropha curcas* L. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 1, n. 79, p. 48–59, 2014.

RAPOPORT, E. H. et al. **Malezas comestibles del Cono Sur y otras partes del planeta**. Bariloche: INTA. 2009.

RAYDER, L.; TING, I. P. Carbon metabolism in two species of *Pereskia* (Cactaceae). **Plant Physiol**, n. 68, p. 139-142, 1981.

REFLORA. Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 25 jan. 2022.

ROCHAIX, J. D. Regulation of photosynthetic electron transport. **Biochimica et biophysica acta**, v. 3, n. 1807, p. 375–383, 2011.

ROSA, L. et al. Global agricultural economic water scarcity. **Science Advances**, v. 6, n. 18, 2020.

RUBAN, A.V. et al. Identification of a mechanism of photoprotective energy dissipation in higher plants. **Nature**, v. 450, p. 575– 582, 2007.

RUBAN, A.V. et al. The photoprotective molecular switch in the photosystem II antenna. **Biochim. Biophys. Acta Bioenerg.**, v. 1817, p. 167– 181, 2012.

SHAN et al. Physiological and proteomic analysis on long-term drought resistance of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Sci Rep*, v. 8, n. 17982, 2018.

SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Drought induces oxidative stress and enhances the activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings. **Plant Growth Regul.**, n. 46, p. 209–221, 2005.

SHARMA, P.; DUBEY, R. S. Protein synthesis by plants under stressful conditions. In: **Handbook of plant and crop stress**. CRC Press, 4 ed., p. 45, 2019.

SAYED et al. Growth, water relations, and CAM induction in *Sedum album* in response to water stress. **Biologia Plantarum**, v. 36, n. 3, p. 383-388, 1994.

SOBRINHO, S. S. et al. Emulsified cooked sausages enriched with flour from ora-pro-nobis leaves (*Pereskia aculeata* Miller). **International Food Research Journal**, v. 22, n. 1, p. 318–323, 2015.

TAKEITI, C. Y. et al. Nutritive evaluation of a non-conventional leafy vegetable (*Pereskia aculeata* Miller). **International Journal of Food Sciences and Nutrition**, v. 60, n. 1, p. 148–160, 2009.

TAY, Y. Y. I. et al. Metabolic modelling of CAM cycling, CAM idling and the C₃-CAM continuum. **Frontiers in Plant Science**, 2019.

TEISSEIRE, H.; GUY, V. Copper-induced changes in antioxidant enzymes activities in fronds of duckweed (*Lemna minor*). **Plant science**, v. 153, n. 1, p. 65-72, 2000.

THRUPP, L. A. Linking agricultural biodiversity and food security: the valuable role of agrobiodiversity for sustainable agriculture. *International Affairs*, v. 76, n. 2, p. 265–281, 2000.

VENTER, N. et al. The interactive effects of CO₂ and water on the growth and physiology of the invasive alien vine *Pereskia aculeata* (Cactaceae): Implications for its future invasion and management. **Environmental and Experimental Botany**, v. 194, 2022.

VON CAEMMERER, S.; FARQUHAR, G. D. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**, n. 153, p. 376-387, 1981.

WANG, W. et al. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance. **Planta**, v. 1, n. 218, p. 1–14, 2003.

WILSON, E.O. **Diversidade da vida**. São Paulo: Companhia das Letras. 2012.

WINTER, K. Ecophysiology of constitutive and facultative CAM photosynthesis. **Journal of Experimental Botany**, v. 70, n. 22, p. 6495–6508, 2019.

WINTER K., HOLTUM, J. A. Induction and reversal of crassulacean acid metabolism in *Calandrinia polyandra*: effects of soil moisture and nutrients. **Functional Plant Biology**, v. 38, n. 7, p. 576-582, 2011.

WINTER, K.; ZIEGLER, H. Induction of crassulacean acid metabolism in *Mesembryanthemum crystallinum* increases reproductive success under conditions of drought and salinity stress. **Oecologia**, v. 92, p. 475–479, 1992.

XIE, H. et al. iTRAQ-based quantitative proteomic analysis reveals proteomic changes in leaves of cultivated tobacco (*Nicotiana tabacum*) in response to drought stress. **Biochem. Biophys. Res. Commun**, v. 469, p. 768–775, 2016.

YANG, J. et al. Water deficit induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. **Agronomy Journal**, v. 1, n. 93, p. 196–206, 2001.

YU, L. X., et al. Negative regulation of gene expression of a novel proline-, threonine- and glycine-rich protein by water stress in *Lycopersicon chilense*. **Genome**, n. 39, p. 1185–1193, 1996.

ZIMMERER, K. S.; HAAN, S. Agrobiodiversity and a sustainable food future. **Nature Plants**, v. 3, n. 17047, 2017.

ZIVCAK, M. et al. Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. **Photosynthesis Research**, v. 1-3, n. 117, p. 529–546, 2013.

ŽUREK, G. et al. Chlorophyll a fluorescence in evaluation of the effect of heavy metal soil contamination on perennial grasses. **PLoS ONE**, v. 9, 2014