



RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste documento será disponibilizado somente a partir de 03/02/2028.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**IMPACTOS FISIOLÓGICOS DO DÉFICE HÍDRICO E
ELICITAÇÃO COM FENILALANINA EM *Physalis peruviana* L.
EM AMBIENTE PROTEGIDO**

CAROLINE PARDINE CARDOSO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de (Botucatu), UNESP, para
obtenção do título de Doutor no Programa de
Pós-Graduação em Biologia Vegetal,
Interunidades entre o Instituto de Biociências
do câmpus de Botucatu e Instituto de
Biociências do câmpus de Rio Claro.

BOTUCATU – SP

2026

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**IMPACTOS FISIOLÓGICOS DO DÉFICE HÍDRICO E
ELICITAÇÃO COM FENILALANINA EM *Physalis peruviana* L.
EM AMBIENTE PROTEGIDO**

CAROLINE PARDINE CARDOSO

ORIENTADORA: PROF^a. DR^a. CARMEN SILVIA FERNANDES BOARO

CO-ORIENTADORA: PROF^a. DR^a. SARITA LEONEL

Tese apresentada ao Instituto de Biociências,
Câmpus de (Botucatu), UNESP, para
obtenção do título de Doutor no Programa de
Pós-Graduação em Biologia Vegetal,
Interunidades entre o Instituto de Biociências
do câmpus de Botucatu e Instituto de
Biociências do câmpus de Rio Claro.

BOTUCATU – SP

2026

P226i

Pardine Cardoso, Caroline

Impactos fisiológicos do déficit hídrico e elicitação com fenilalanina
em *Physalis peruviana* L. em ambiente protegido / Caroline Pardine
Cardoso. -- Botucatu, 2026
120 f. : tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),
Instituto de Biociências, Botucatu
Orientadora: Carmen Silvia Fernandes Boaro
Coorientadora: Sarita Leonel

1. Fisiologia vegetal. 2. Ecofisiologia vegetal. 3. Estresse hídrico. 4.
Fenilalanina. 5. Fruticultura. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Impactos fisiológicos do déficit hídrico e eliciação com fenilalanina em *Physalis peruviana* L. em ambiente protegido

AUTORA: CAROLINE PARDINE CARDOSO

ORIENTADORA: CARMEN SILVIA FERNANDES BOARO

COORIENTADORA: SARITA LEONEL

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Doutora em Biologia Vegetal, pela Comissão Examinadora:

Prof.^a Dr.^a CARMEN SILVIA FERNANDES BOARO (Participação Presencial)
Departamento de Biodiversidade e Bioestatística / UNESP / Câmpus de Botucatu - IBB

Prof. Dr. FERNANDO BROETTO (Participação Presencial)
Departamento de Química e Bioquímica / UNESP / Câmpus de Botucatu - IBB

Prof. Dr. IVÁN DE LA CRUZ CHACÓN (Participação Virtual)
Laboratório de Fisiologia e Química Vegetal / Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Prof. Dr. JACKSON MIRELLYS AZEVÊDO SOUZA (Participação Virtual)
Departamento de Agronomia / Centro de Ciências Agrárias, Universidade Federal de Viçosa

Dr. GUSTAVO RIBEIRO BARZOTTO (Participação Presencial)
UnigrupoFaef



Dados:
2026.08.11
16:36:53 -03'00'

Botucatu, 03 de agosto de 2026.

FLÁVIA DANIELI MARTINS GODINHO
Assistente Técnico Administrativo I da Seção Técnica de Pós-Graduação
Instituto de Biociências de Botucatu – UNESP



Agradecimentos

A todos os desafios que me fizeram evoluir.

Aos meus familiares que tornam minha caminhada mais amável e empolgante.

Aos meus amigos, que sempre me instigaram e fortaleceram durante essa jornada científica.

Às professoras Carmen e Sarita, pelos ricos ensinamentos e extensa paciência.

A todos os colaboradores da Unesp Botucatu que tornaram meu trabalho mais fácil.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil CAPES (88887.817588/2023-00).

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	6
REFERÊNCIAS	8
Capítulo 1 – Revisão bibliográfica - <i>Physalis peruviana</i> L.: Estratégias de aclimação ao déficit hídrico e aplicação do eliciador L-fenilalanina	11
Abstract	12
Resumo	13
1. Introdução	14
2. Origem e botânica.....	15
3. Tratos culturais e produtividade.....	17
4. Potencial econômico	19
5. Aspectos físico-químicos dos frutos	20
6. Propriedades fitoterápicas e componentes químicos da espécie	22
7. Déficit hídrico	27
8. Fenilalanina.....	30
9. Conclusão	32
10. Referências	33
Capítulo 2 - Periods of water unavailability followed by recovery influenced photosynthetic variables and sugar chemical profile on <i>Physalis peruviana</i> L. plants	43
Abstract	45
Resumo	46
Introduction	47
Material & Methods	49
Results and discussion	52
Conclusions	63
References.....	63
Capítulo 3 – Trade-Off Between Fruit Yield and Antioxidant Accumulation in <i>Physalis peruviana</i> L. Under Different Water Availability Regimes	69
Abstract	70
Resumo	71
1. Introduction	71
2. Materials and Methods	73
3. Results and Discussion	78
4. Conclusions	91
References	93
Capítulo 4 – Photosynthetic and metabolic responses of <i>Physalis peruviana</i> L. to phenylalanine elicitor application	98



Abstract	99
Resumo	100
1. Introduction	101
2. Material and methods	103
3. Results and discussion	105
4. Conclusion	114
5. References.....	114

INTRODUÇÃO GERAL

Physalis peruviana L., espécie pertencente à família Solanaceae, é conhecida no Brasil popularmente como physalis ou fisális (MUNIZ; MOLINA; MUNIZ, 2015). É uma espécie proveniente da América do Sul e o gênero *Physalis* é conhecido pela presença de um cálice inflado que recobre o fruto apresentando uma característica ornamental, o que atrai a atenção de consumidores ao redor do mundo, além de proteger os frutos contra doenças e pragas (FISCHER, MELGAREJO, 2020, RAMÍREZ, DAVENPORT, 2021).

A Colômbia e a África do Sul são os maiores produtores mundiais do fruto (BAZALARPEREDA; NAZARENO; VITURRO, 2019). Em 2021 a Colômbia apresentou a renda de US\$37.820.445 (ICA, 2022), enquanto na África, o quilograma do fruto fresco em 2021 variou entre 60 e 160 ZAR (US\$3-8) e o quilo desidratado chegou a 945 ZAR, equivalente a 52 dólares americanos (LEANDER, 2021). Em 2021 no interior do estado de São Paulo o quilo da fruta em mercados variou entre 50 e 119 reais (US\$9,7 a US\$23), dependendo da época do ano.

Apesar dos frutos *in natura* ou processados (geleias, desidratados, dentre outros) apresentarem o maior retorno econômico para produtores, a planta também é utilizada no setor ornamental e industrial (cosméticos) (RUFATO *et al.*, 2012; TOASA, 2021). A espécie apresenta órgãos com elevados teores de vitaminas e compostos especializados (VIEIRA *et al.*, 2005; WU *et al.*, 2005; EZZAT; SALAMA, 2024), benéficos para o consumo humano.

Apesar de seu valor econômico e nutricional, o cultivo de physalis é majoritariamente conduzido em campo, o que o torna altamente dependente das condições ambientais da área de cultivo (FISCHER; MELGAREJO, 2014). Essa dependência é particularmente crítica considerando a sensibilidade da espécie ao déficit hídrico. Condições de 20% da capacidade de campo (FC) reduzem drasticamente a altura, o diâmetro do caule, a área foliar e o conteúdo relativo de água (LIMA *et al.*, 2024). Essas características tornam a physalis um modelo adequado para estudos de estresse hídrico, pois sua sensibilidade documentada permite avaliar de forma clara os efeitos do déficit hídrico sobre parâmetros morfofisiológicos e bioquímicos.

Além da sensibilidade, a physalis apresenta plasticidade metabólica notável, que se manifesta pela ativação de respostas de defesa sob condições adversas. Sob déficit hídrico, a espécie acumula proteínas solúveis totais, açúcares totais, açúcares redutores e sacarose, além de aumentar os teores de fenólicos e flavonoides totais, atividade antioxidante e prolina (LIMA *et al.*, 2024). Essa capacidade de reprogramação metabólica torna a physalis um modelo para investigar possíveis danos causados pelo estresse e também os mecanismos de aclimação. A espécie é considerada pouco cultivada no Brasil, com potencial de expansão do cultivo para

pequenos e médios produtores, mas os efeitos do estresse hídrico sobre a produtividade e a qualidade de frutos permanecem pouco compreendidos.

Fatores abióticos como a seca, desafiam o desenvolvimento vegetal, pois altera a atividade fisiológica (GAO *et al.*, 2020; ZHANG *et al.*, 2022). As mudanças climáticas globais foram reconhecidas como maior ameaça à organismos vivos (VELJOVIĆ-JOVANOVIĆ; VIDOVIĆ; MORINA, 2017). No estado de São Paulo, Brasil, os períodos de seca estão mais frequentes e intensos (MARTINS; SOBIERAJSKI; BLAIN, 2023), o que pode resultar em estresse oxidativo em plantas devido ao acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ERO) (GONZÁLEZ-CHAVIRA *et al.*, 2018). A intensidade do impacto depende não apenas da severidade do déficit, mas também do estágio de desenvolvimento em que ele ocorre e da capacidade de recuperação da planta.

Por outro lado, técnicas que diminuem danos provenientes de condições adversas são amplamente utilizadas na agricultura, além da possível modulação o metabolismo vegetal para aumentar a produção de compostos de interesse. Elicidores, como a fenilalanina (Phe), podem ser uma solução, já que não apresenta risco ao ambiente por não ser substância tóxica, podendo ser empregada para ativar mecanismos de tolerância à fatores adversos no vegetal (RUIZ-GARCÍA; GÓMEZ-PLAZA, 2013). A Phe, aminoácido aromático sintetizado por plantas a partir da via do ácido chiquímico (DONG; LIN, 2021), é precursor da via de fenilpropanoides que originará diversos metabólitos especializados como antocianinas, ligninas, flavonoides, taninos, dentre outros (GRAY; CAPARRÓS-RUIZ; GROTEWOLD, 2012; KUMARI *et al.*, 2023). Tais metabólitos também são benéficos para o consumo humano devido às suas ações antioxidantes. A aplicação do aminoácido apresentou reduções na peroxidação lipídica e concentração de H_2O_2 , além de aumento na concentração de prolina e conteúdo relativo de água em mudas de *physalis* submetidas a estresse térmico (AKBARI *et al.*, 2024), mitigando alguns dos efeitos negativos do estresse hídrico. Além disso, estudos demonstram que o tratamento com Phe aumenta significativamente o conteúdo de metabólitos fenólicos em brotos de lentilha, flavonoides aumentaram 58% e fenóis totais 19%, com aumento concomitante da atividade de fenilalanina amônia-liase (PAL) (ŚWIECA; SĘCZYK; GAWLIK-DZIKI, 2014).

Diante do exposto, o objetivo do trabalho foi reunir informações sobre a cultura da *physalis* e seu desenvolvimento por meio de uma revisão bibliográfica, além da realização de três experimentos conduzidos durante o desenvolvimento da cultura. Foram avaliadas as respostas bioquímicas, fotossintéticas e a qualidade de frutos de *physalis* sob diferentes disponibilidades hídricas e períodos de recuperação, com o objetivo de compreender os mecanismos de aclimação e os limites de recuperação da espécie. Investigou-se o efeito da

aplicação de L-fenilalanina sobre o metabolismo primário e especializado de *Physalis*, com o objetivo de avaliar o potencial da Phe como eliciador para modular a produção de metabólitos de interesse. A hipótese geral é que tanto o déficit hídrico quanto a aplicação de Phe modulam o metabolismo de *Physalis* de forma dependente da intensidade de déficit e dose, com efeitos distintos sobre o balanço entre crescimento, defesa antioxidante e qualidade de frutos.

REFERÊNCIAS

- AKBARI, A.; BARZEGAR, T.; RABIEI, V.; NICOLA, S. Phenylalanine, Cysteine, and Sodium Selenate Alleviate Chilling Injury in Cape Gooseberry (*Physalis peruviana* L.) Seedlings by Enhancing Antioxidant Activities and Membrane Stability. 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/horticulturae10090978>. Acesso em: 17 jun. 2025
- BAZALAR-PEREDA, M. S.; NAZARENO, M. A.; VITURRO, C. I. Nutritional and Antioxidant Properties of *Physalis peruviana* L. Fruits from the Argentinean Northern Andean Region. **Plant Foods for Human Nutrition**, v. 74, n. 1, p. 68–75, 2019. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s11130-018-0702-1>
- DONG, N.; LIN, H. Contribution of phenylpropanoid metabolism to plant development and plant–environment interactions. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 63, n. 1, p. 180–209, 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/jipb.13054>. Acesso em: 17 jun. 2025
- EZZAT, S. M.; SALAMA, M. M. *Physalis peruviana* fruit bioactive compounds. Handbook of Goldenberry (*Physalis peruviana*): Cultivation, Processing, Chemistry, and Functionality, p. 209–215, 2024. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/B978-0-443-15433-1.00022-4>. Acesso em: 9 abr. 2025
- FISCHER, G.; MELGAREJO, L. M. Ecofisiología de la Uchuva (*Physalis peruviana* L.). In: **Physalis peruviana L.: Fruta andina para el Mundo**. 1. ed. Colombia: CYTED Cornucopia, 2014. p. 29–47
- FISCHER, G.; MELGAREJO, L. M. The ecophysiology of cape gooseberry (*Physalis peruviana* L.)-an Andean fruit crop. A review. **Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas**, v. 14, n. 1, p. 76–89, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.17584/rcch.2020v14i1.10893>
- GAO, S.; WANG, Y.; YU, S.; HUANG, Y.; LIU, H.; CHEN, W.; HE, X. Effects of drought stress on growth, physiology and secondary metabolites of Two Adonis species in Northeast China. **Scientia Horticulturae**, v. 259, p. 108795, 2020. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108795>
- GONZÁLEZ-CHAVIRA, M. M.; HERRERA-HERNÁNDEZ, M. G.; GUZMÁN-MALDONADO, H.; PONS-HERNÁNDEZ, J. L. Controlled water deficit as abiotic stress factor for enhancing the phytochemical content and adding-value of crops. **Scientia Horticulturae**, v. 234, p. 354–360, 2018. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.02.049>
- GRAY, J.; CAPARRÓS-RUIZ, D.; GROTEWOLD, E. Grass phenylpropanoids: Regulate before using! **Plant Science**, v. 184, p. 112–120, 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2011.12.008>. Acesso em: 17 jun. 2025

ICA. Colombia es el mayor productor y exportador de uchuva a nivel mundial. [s. l.], 2022. Disponível em: <https://www.ica.gov.co/noticias/ica-colombia-mayor-productor-exportador-uchuva>. Acesso em: 11 jul. 2023

KUMARI, A.; KUMAR, V.; OVADIA, R.; OREN-SHAMIR, M. Phenylalanine in motion: A tale of an essential molecule with many faces. [S. l.]: Elsevier Inc., 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2023.108246>

LEANDER. Commercial Gooseberry Farming. [s. l.], 2021

LIMA, I. K. F.; NASCIMENTO, M. N. do; SANTANA GUIMARÃES, D.; SANTOS NETO, F. dos; GONÇALVES NETO, L. P. Morphological, physiological, and biochemical characteristics of *Physalis peruviana* L. plants under different water availabilities. *Comunicata Scientiae*, v. 15, p. e3807, 30 abr. 2024. Disponível em: <https://www.comunicatascientiae.com.br/comunicata/article/view/3807>

MARTINS, L. L.; SOBIERAJSKI, G. R.; BLAIN, G. C. Elevações na frequência de ocorrência de secas meteorológicas no Estado de São Paulo sob condições de mudanças climáticas. *Derbyana*, v. 44, 2023. Disponível em: <https://doi.org/10.14295/derb.v44.789>

MUNIZ, J.; MOLINA, A. R.; MUNIZ, J. *Physalis*: Panorama produtivo e econômico no Brasil. *Horticultura Brasileira*, v. 33, n. 2, p. 276, 2015. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/S0102-053620150000200023>

RAMÍREZ, F.; DAVENPORT, T. L. Uchuva (*Physalis peruviana* L.) Reproductive Biology. Cham: Springer International Publishing, 2021. E-book. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-3-030-66552-4>

RUFATO, L.; MUNIZ, J.; KRETZSCHMAR, A. A.; RUFATO, A. R.; GATIBONI, L. C. Aspectos técnicos da cultura da fisalis. *Informe Agropecuário*, v. 33, n. 268, p. 69–83, 2012. Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/220107/1/Aspectos-tecnicos-da-cultura-da-fisalis.pdf>. Acesso em: 26 abr. 2023

RUIZ-GARCÍA, Y.; GÓMEZ-PLAZA, E. Elicitors: A tool for improving fruit phenolic content. *Agriculture* (Switzerland), v. 3, n. 1, p. 33–52, 2013. Disponível em: <https://doi.org/10.3390/agriculture3010033>

ŚWIECA, M.; SĘCZYK, Ł.; GAWLIK-DZIKI, U. Elicitation and precursor feeding as tools for the improvement of the phenolic content and antioxidant activity of lentil sprouts. *Food Chemistry*, v. 161, p. 288–295, 15 out. 2014. Disponível em: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0308814614005561?via%3Dihub>

TOASA, E. Q. Manual del Cultivo de Uvilla (*Physalis peruviana* L.). Quito, Equador: [s. n.], 2021

VELJOVIĆ-JOVANOVIĆ, S.; VIDOVIĆ, M.; MORINA, F. Ascorbate as a Key Player in Plant Abiotic Stress Response and Tolerance. In: HOSSAIN, M. A.; MUNNÉ-BOSCH, S.; BURRITT, D. J.; DIAZ-VIVANCOS, P.; FUJITA, M.; LORENCE, A. (org.). **Ascorbic Acid in Plant Growth, Development and Stress Tolerance**. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 47–109. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/978-3-319-74057-7>

VIEIRA, A. T.; PINHO, V.; LEPSCH, L. B.; SCAVONE, C.; RIBEIRO, I. M.; TOMASSINI, T.; RIBEIRO-DOS-SANTOS, R.; SOARES, M. B. P.; TEIXEIRA, M. M.; SOUZA, D. G. Mechanisms of the anti-inflammatory effects of the natural secosteroids physalins in a model



of intestinal ischaemia and reperfusion injury. **British Journal of Pharmacology**, v. 146, n. 2, p. 244–251, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/sj.bjp.0706321>

WU, S. J.; NG, L. T.; HUANG, Y. M.; LIN, D. L.; WANG, S. S.; HUANG, S. N.; LIN, C. C. Antioxidant Activities of *Physalis peruviana*. **Biological and Pharmaceutical Bulletin**, v. 28, n. 6, p. 963–966, 2005. Disponível em: <https://doi.org/10.1248/BPB.28.963>. Acesso em: 6 abr. 2025

ZHANG, H.; ZHU, J.; GONG, Z.; ZHU, J. K. Abiotic stress responses in plants. [S. l.]: **Nature Research**, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/s41576-021-00413-0>