

Resumo

Physalis pubescens, também conhecida como camapú, saco de bode, entre outros nomes regionais, é um subarbusto que pode atingir até 1.5 m de altura. Devido à escassez de conhecimento em relação a esta espécie, o presente estudo se propôs a verificar a influência da irradiação sobre alguns compostos do metabolismo primário e secundário durante as fases iniciais de desenvolvimento. Os ensaios foram conduzidos em casa de vegetação e no Laboratório de

Bioquímica e Fisiologia Vegetal. As plantas foram submetidas a quatro diferentes condições de luminosidade: natural (17.00 klux), azul (9.00 klux), vermelha (11.00 klux) e sem luz (0.02 klux). Foi realizada a quantificação de clorofilas, açúcares solúveis totais, açúcares redutores, proteínas solúveis totais, fenóis totais e atividade da PAL. Plântulas submetidas à luz natural (17 klux) apresentaram as maiores quantidades de clorofilas *a*, *b* e totais, assim como os maiores teores de açúcares solúveis totais e redutores, além de proteínas. No tratamento com ausência de luz (0.02 klux) foram observados os maiores teores de fenóis totais e maior atividade da PAL. Com os resultados obtidos conclui-se que as respostas às diferentes condições luminosas às quais as plântulas são submetidas apresentam muitas variações e dependem da interação de outros fatores e das espécies vegetais.

Palavras chave: açúcares, fenóis, irradiação, PAL, Solanaceae.

Biochemical aspects of early development of *Physalis* under different light conditions

Abstract

P. pubescens L. also known as ground cherry, is a sub shrub that can reach 1.5 m in height. Due to the lack of knowledge regarding *Physalis*, the present study aimed to investigate the influence of light quality on some compounds of primary and secondary metabolism of *P. pubescens* during initial development of plants. The tests were conducted in the greenhouse and in the Laboratory of Plant Physiology and Biochemistry. The plants were subjected to four different lighting conditions: environment (17.00 klux), blue (9.00 klux), red (11.00 klux) and without light (0.02 klux). Chlorophylls, total soluble sugars, reducing sugars, total protein, total phenols, and PAL activity were determined. Natural light (17.00 klux) showed the highest amounts of chlorophyll *a*, *b* and total as well as the highest levels of total and reducing sugars, and protein concentration. In the dark (0.02 klux), the highest total phenolic content and higher activity of PAL were achieved. We concluded that the responses to the different light conditions to which the plants are subjected are highly variable and depend on the interaction of other factors and plant species.

Key words: irradiation, PAL, phenols, Solanaceae, sugars.

Received at: 13/09/14

Accepted for publication at: 23/02/15

1 Programa de Pós- Graduação em Agronomia. Universidade Tecnológica Federal do Paraná - UTFPR. Câmpus Pato Branco. Via do Conhecimento, s/n - Fraron, Pato Branco - PR. Email: dj_bertoncelli@hotmail.com; doug_biologo@hotmail.com; elidanieli_marchesan@yahoo.com.br; edenesloss@yahoo.com.br

2 Dr. Prof. Universidade Tecnológica Federal do Paraná - UTFPR. Câmpus Pato Branco. Via do Conhecimento, s/n - Fraron, Pato Branco - PR. Email: mcacia@utfpr.edu.br

Aspectos bioquímicos de desarrollo temprano de las plantas de fisális bajo diferentes condiciones de luz

Resumen

Physalis pubescens, también conocida como camapú, bolsa de cabra, y otros nombres regionales, es un subarbusto que puede alcanzar hasta 1,5 m de altura. Debido a la falta de conocimiento sobre esta especie, este estudio tuvo como objetivo evaluar el efecto de la irradiación en algunos compuestos del metabolismo primario y secundario durante las primeras etapas de desarrollo. Las pruebas se realizaron en un invernadero y en el Laboratorio de Bioquímica y Fisiología Vegetal. Las plantas fueron sometidas a cuatro diferentes condiciones de iluminación: natural (17,00 klux), azul (09:00 klux), rojo (11:00 klux) y sin luz (00:02 Klux). Se llevó a cabo la cuantificación de las clorofilas, azúcares solubles totales, azúcares reductores, proteína soluble total, fenoles totales y actividad de la PAL. Las plántulas sometidas a la luz natural (17 Klux) tuvieron las mayores cantidades de clorofila a, b y totales, así como los más altos contenidos de azúcares solubles totales y reductores, y proteínas. En el tratamiento con la ausencia de luz (0:02 Klux) se observaron el contenido más elevado de fenoles totales y una mayor actividad de la PAL. Con los resultados obtenidos se concluye que las respuestas a diferentes condiciones de luz a que las plantas fueran sometidas presentaran muchas variaciones y dependen de la interacción de otros factores y especies de plantas.

Palabras clave: azúcares, fenoles, irradiación, PAL, solanáceas.

Introdução

O estudo da luminosidade e sua relação com a fotossíntese, assim como os processos relacionados a esta, são fundamentais para o entendimento dos mecanismos fisiológicos e bioquímicos que ocorrem em diferentes condições ambientais, em especial às luminosas.

Apesar da ação do espectro de luz sobre a fotossíntese ser a mesma para todas as plantas, qualidade e intensidade luminosas influenciam, de formas diferentes, as respostas bioquímicas e fisiológicas das espécies. Entre os diversos comprimentos de onda, as faixas que compreendem os espectros de luz vermelha e azul são aquelas que desempenham funções importantes na fotomorfogênese vegetal (TAIZ e ZEIGER, 2009).

Alteração nos níveis de luz aos quais uma espécie está adaptada, possivelmente, resultará em mudanças anatômicas, bioquímicas e fisiológicas (ATROCH et al., 2001). A compreensão destes mecanismos é essencial para a produção vegetal, possibilitando ao agricultor escolher formas diferenciadas de produção de mudas, antes do cultivo a campo.

O gênero *Physalis* (família Solanaceae) possui cerca de 453 espécies, com 100 delas bem conhecidas (El SHEIKHA et al., 2010), sendo o México considerado o centro de diversidade do gênero (WHITSON, 2012), com mais de 70 espécies, a maioria endêmica, ocorrendo outras espécies nos Estados Unidos, América Central e algumas na América do Sul (MARTINEZ, 1998). De todas as

espécies, *P. peruviana* é a mais cultivada, com fins de comercialização dos frutos, sendo a Colômbia o principal produtor (RUFATO et al., 2008). As espécies de fisális são plantas herbáceas, podendo ser consideradas perenes, com frutos de coloração variando de verde à púrpura (MARTINEZ, 1998), protegidos por uma cápsula, proveniente do desenvolvimento do cálice. Os frutos da maioria das espécies são comestíveis, com sabor adocicado e levemente ácido, com altos teores de vitaminas A e C, fósforo e ferro, além de flavonoides e fitoesteroides (RUFATO et al., 2008).

P. pubescens L. ocorre desde os Estados Unidos até a América do Sul, sendo conhecida popularmente como camapú, joá, saco de bode (Brasil), “uva de perro” (Colômbia), “topotopo” (Venezuela), “tomatillo” (América Central) e “husk tomato” (EUA) (MARTINEZ, 1998; USDA, 2013). É um subarbusto que pode atingir 1,5 m de altura, quando tutorado. Apesar de ser considerada planta daninha em diversas regiões do Brasil (RUFATO et al., 2008), tem qualidades que podem competir com *P. peruviana* em relação à produção e consumo, não só de frutos, mas de outros produtos provenientes do metabolismo secundário (estudos em andamento).

Devido à escassez de conhecimento em relação à fisiologia de espécies de *Physalis*, assim como alterações de condições ambientais aos quais já está adaptada, o presente estudo se propôs a verificar a influência da qualidade da luz sobre alguns compostos do metabolismo primário e secundário de *P. pubescens* na fase inicial, ou seja, de produção de mudas.

Material e métodos

Os ensaios foram conduzidos em casa de vegetação (26° 11' 43" S e 52° 41' 10" O) e no Laboratório de Bioquímica e Fisiologia Vegetal da Universidade Tecnológica Federal do Paraná.

Sementes de fisálias (*Physalis pubescens* L.) foram colocadas para germinar em copos plásticos (300 mL), contendo substrato (Plantmax®), mantidas em casa de vegetação com temperatura e umidade controlada (25 ± 2°C e 70%, respectivamente). Aos 20 dias de idade, os recipientes com as mudas foram submetidos a quatro diferentes condições de luminosidade: ambiente – casa de vegetação (17.00 klux), azul (9.00 klux, celofane azul), vermelha (11.00 klux, celofane vermelho) e sem luz (luminosidade máxima de 0.02 klux, com vasos cobertos por sacos de polietileno preto), por um período de 20 dias. Foi utilizado delineamento inteiramente casualizado, com quatro tratamentos e cinco repetições. As plantas obtidas a partir de cultivo em casa de vegetação, conforme descrito no item anterior, foram coletadas, lavadas em água corrente para retirada de substrato e de outras sujidades, secas com papel toalha, envoltas em papel alumínio, identificadas e armazenadas em temperatura de - 36 ± 2 °C, até a realização das análises.

Para a quantificação de clorofilas, foram retirados dez discos de 1 cm de diâmetro das folhas, dos espaços entre as nervuras. Os mesmos foram colocados em placas de Petri com água destilada (3 repetições). Em seguida, foram macerados em almofariz, com 10 mL de acetona a 80% e filtrados em papel filtro quantitativo. As leituras foram realizadas em espectrofotômetro (Shimadzu UV-1800) nos comprimentos de onda de 645 e 663 nm. Os valores de absorvância encontrados foram aplicados nas seguintes equações para a determinação dos teores de clorofilas:

$$\text{Clorofila } a \text{ (mg cm}^{-2}\text{)} = [(0.0127 \times \text{abs. } 663 - 0.00269 \times \text{abs. } 645)] \times V \times 10/S$$

$$\text{Clorofila } b \text{ (mg cm}^{-2}\text{)} = [(0,0229 \times \text{abs. } 645 - 0.00468 \times \text{abs. } 663)] \times V \times 10/S$$

$$\text{Clorofila total (mg cm}^{-2}\text{)} = [(0,0202 \times \text{abs. } 645 - 0.00802 \times \text{abs. } 663)] \times V \times 10/S$$

Onde:

V = volume final do extrato (mL)

S = área total dos discos foliares (1 disco = área do círculo = 0.7854cm²)

Todas as análises foram realizadas em triplicatas. Cada amostra foi composta de 1.0 g de

material vegetal (plântulas inteiras), os quais foram macerados em 20 mL de tampão fosfato 0.2 M, pH 7.5, e centrifugados a 12.000 g, a 4 °C, por 10 min. Os extratos brutos foram utilizados para determinação de açúcares totais, redutores e proteínas.

A quantificação de açúcares solúveis totais (AST) foi determinada através de metodologia descrita por DUBOIS et al. (1956) e para açúcares redutores (AR) seguindo o proposto por MILLER (1959), através de espectrofotometria (490 e 540 nm, respectivamente). As concentrações de AST e AR foram determinadas em função de curva padrão de glucose e expressas em mg de equivalentes de glucose por grama de tecido vegetal.

A determinação de proteínas totais foi executada utilizando a metodologia proposta por BRADFORD (1976), através de espectrofotômetro, em comprimento de onda de 640 nm, tendo soroalbumina bovina como padrão.

A determinação da atividade da PAL (fenilalanina amônia liase, E.C. 4.3.1.5) foi realizada através de metodologia adaptada, proposta por UMESHA (2006). Foram utilizadas 200 mg de material vegetal, macerados em 2 mL de tampão fosfato (pH 6.0). O homogenato foi centrifugado a 6.000 g por 10 minutos, a 4 °C. Alíquotas de 400 µL do sobrenadante foram retiradas e colocadas em tubos contendo 800 µL de tampão TRIS-HCl 0.5M (pH 8.0) e 800 µL de solução de L-fenilalanina 6 µM. Em seguida, realizou-se a homogeneização e os tubos foram incubados a 37 °C, por 60 minutos. A reação foi interrompida pela adição de 100 µL de HCl 5 N. As leituras foram feitas em espectrofotômetro a 290 nm. A atividade enzimática da PAL foi expressa em µg equivalentes de ácido *trans*-cinâmico min⁻¹ mg⁻¹ de proteína.

Para determinação de fenóis totais algumas modificações foram realizadas na metodologia proposta por MAKKAR (1993). O material vegetal foi seco em estufa, a 60 °C, até massa constante. O material seco foi reduzido a pequenos pedaços (0.25 mm), sendo utilizadas 200 g por tratamento, as quais foram colocadas em frascos, sendo adicionado, a cada amostra, 10 mL de acetona a 70%. O preparado foi macerado em almofariz resfriado e mantido em gelo. Em seguida, os extratos foram centrifugados, por 10 minutos, a 4 °C e 6.000 rpm. O sobrenadante foi coletado e conservado em gelo.

Os fenóis totais foram determinados da seguinte forma: em tubos de ensaio, foram adicionados 50 µL do sobrenadante de cada amostra,

450 µL de água destilada, 250 µL do reagente Folin-Ciocalteu 1N e 1,25 mL de solução de Na₂CO₃ a 20%. Os tubos foram agitados e após 40 minutos foram efetuadas a leitura em espectrofotômetro, a 725 nm. O teor de fenóis totais foi calculado em equivalentes de tirosina, através da curva-padrão, e expresso em função da matéria seca.

Todos os dados obtidos foram tabulados e submetidos à ANOVA; quando significativos, aplicou-se a análise de regressão (com nível de 5%) pelo programa ASSISTAT.

Resultados e discussão

O crescimento das plântulas foi alterado conforme as condições luminosas aos quais foram submetidas por 20 dias. A luz azul e a ausência de luz foram as que provocaram maior crescimento, em altura, das plantas. Quanto à luz vermelha e branca, não houve diferença (dados não mostrados).

Em relação às clorofilas, de todos os tratamentos avaliados, a luz natural (17.00 klux) apresentou as maiores quantidades de clorofilas *a*, *b* e totais, seguida das tratadas com luz vermelha e azul, respectivamente, para as concentrações de pigmentos (Figura 1). Apesar de bem conhecidos os efeitos da qualidade da luz sobre as plantas, as respostas são muito variáveis nas diferentes espécies (KIM et al., 2004).

Em *Artemisia vulgaris* L., os autores verificaram que plantas cultivadas a pleno sol apresentaram menores teores de clorofilas (*a*, *b* e totais) em relação às plantas sombreadas, porém, sem diferença estatística entre si (OLIVEIRA et al., 2009), o mesmo ocorrendo com *Ageratum conyzoides* (SUN et al., 2012). Em mudas de café os autores observaram que as maiores concentrações de clorofilas *a*, *b* e totais não diferiram significativamente quando utilizadas telas coloridas, com maior teor de clorofila *a* ocorrendo em azul (HENRIQUE et al., 2011). Segundo estes mesmos autores, a coloração não teve grande efeito sobre os pigmentos, sugerindo que o sombreamento foi eficiente na manutenção das temperaturas, resultando na maior síntese que degradação de pigmentos. Quando se compara luz vermelha e azul, os resultados de *P. pubescens* são semelhantes aos observados por ESKINS e McCARTHY (1987) que verificaram que a luz vermelha foi mais efetiva para a síntese de clorofilas *a* e *b* e proteínas relacionadas ao fotossistema II, assim como em café (HENRIQUE et al., 2011).

As mudanças morfológicas em baixa irradiância indicam a capacidade das plantas de adaptação a tais condições (baixa luminosidade), com aumento na síntese de pigmentos fotossintéticos (DAI et al., 2009) para melhor aproveitamento luminoso. *P. pubescens* respondeu de forma contrária, indicando baixa capacidade às mudanças de iluminação, o que

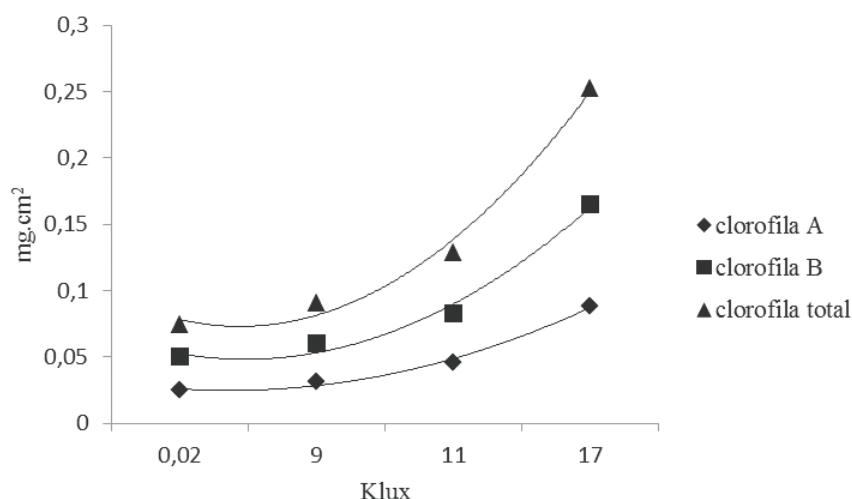


Figura 1. Teores de clorofila *a*, *b* e total, em plantas de fisális submetidas a diferentes intensidades luminosas. Plástico preto (0.02 klux), azul (9.00 klux), vermelho (11.00 klux) e luz ambiente (17.00 klux).

caracteriza espécies bem adaptadas ao crescimento em pleno sol. Deve-se salientar que na maioria dos estudos foram utilizados telados coloridos, com 50% de sombreamento, diferentemente do presente trabalho, onde se empregou um material diferenciado (celofane), portanto, com maior filtragem de luz, o que pode justificar alguns resultados.

Com relação aos teores de açúcares redutores (AR) e totais (AST), as condições de maiores concentrações de pigmentos indicam maiores taxas fotossintéticas, resultando, como pode ser observado na Figura 2, aumento nos teores de AR com maior intensidade luminosa. Para açúcares totais, também ocorreram variações nas concentrações, porém, nas plantas sob plásticos coloridos não houve diferença significativa, atingindo a máxima concentração em plantas submetidas à luz visível.

Em *A. conyzoides* o conteúdo de açúcares solúveis também aumentou com a intensidade luminosa (SUN et al., 2012), resultados semelhantes obtidos em cravo (YAMANE et al., 2010). Quando considerado o tipo de luz, WANG et al. (2009) observaram que a concentração de AST foi maior em azul, quando comparada à luz branca, e a luz vermelha sendo responsável pela menor concentração em *Cucumis sativus* L. WILD e HOLZAPFEL (1980),

trabalhando com *Sinapis alba*, obtiveram variações em AR nos tratamentos com malhas coloridas (azul, vermelha e branca), com queda nos teores no início dos tratamentos e aumento após 24 dias em azul e branca. Em culturas de células de *Chlorella fusca* a luz azul estimulou a síntese de carboidratos solúveis (WILHELM et al., 1985), sendo que no presente trabalho também houve este estímulo, porém, não foi o melhor, estando de acordo com o obtido por XIONG et al. (2011), em *C. sativus*, que apresentou maiores concentrações de glicose e frutose quando as plantas foram submetidas à iluminação vermelha.

A maior concentração de proteínas foi observada em plantas crescidas sob luz ambiente, diferindo significativamente dos demais tratamentos (Figura 3). Sem a distinção de feixe luminoso, a maior intensidade de luz induziu o aumento da síntese protéica em *A. conyzoides* (SUN et al., 2012) e em *Withania somnifera* a menor intensidade foi efetiva no leve aumento de proteínas relacionadas aos tilacóides (KANNAN e KULANDAIVELU, 2009).

ESKINS e McCARTHY (1987), testando luz azul e vermelha, verificaram que esta última induziu maior síntese de proteínas associadas ao fotossistema II (FSII), enquanto a luz azul foi levemente mais eficiente na indução de síntese de proteínas do FSI.

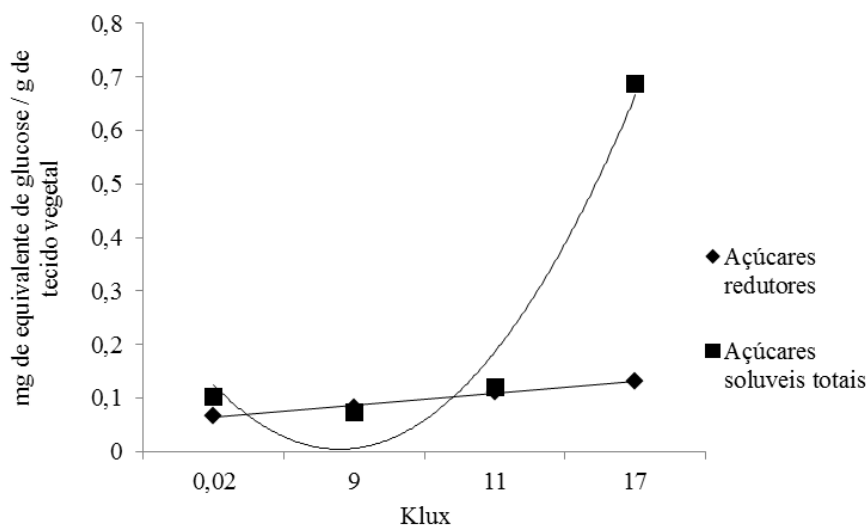


Figura 2. Teores de AR e AST em plantas de fisalis submetidas a diferentes intensidades luminosas. Plástico preto (0.02 klux), azul (9.00 klux), vermelho (11.00 klux) e luz ambiente (17.00 klux).

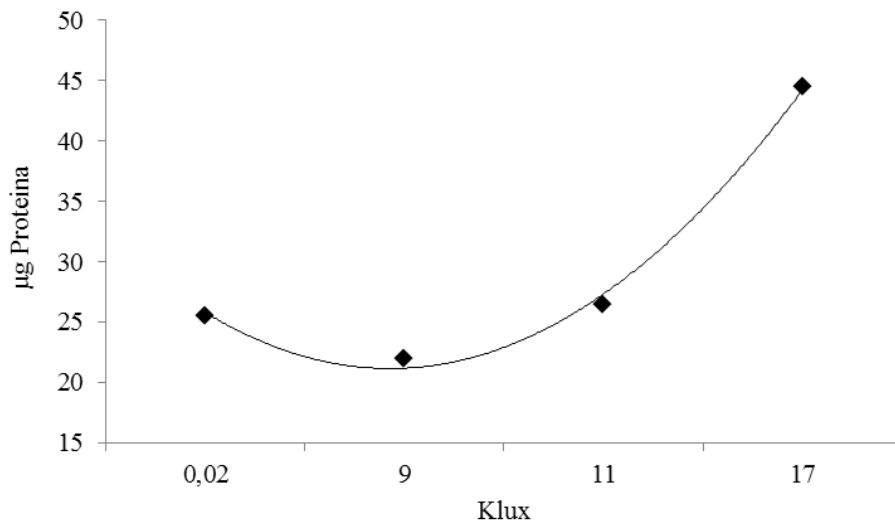


Figura 3. Teores de proteínas em plantas de fisális submetidas a diferentes intensidades luminosas. Plástico preto (0.02 klux), azul (9.00 klux), vermelho (11.00 klux) e luz ambiente (17.00 klux).

Em condições de baixa luminosidade, verificou-se que as plantas responderam com produção de compostos necessários para a adaptação e melhor aproveitamento da fonte limitada sob condições adversas, como propõe SULTAN (2000). Os compostos fenólicos desempenham inúmeros papéis importantes para as plantas, estando envolvidos no crescimento, reprodução, defesa/resistência, entre

outros (LATTANZIO et al., 2006). Ao serem avaliados os teores de fenóis totais, em diferentes condições de luz, tanto plantas submetidas à máxima quanto à quase ausência de luminosidade, não apresentaram diferenças significativas entre as concentrações (0.32 e 0,4 mg de equivalentes de tirosina por grama de tecido vegetal, respectivamente) (Figura 4).

Em resposta ao aumento da radiação solar,

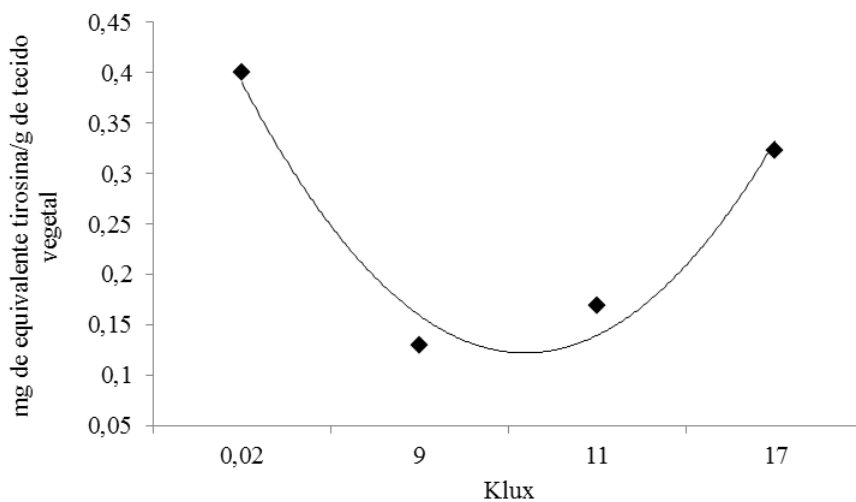


Figura 4. Teores de fenóis solúveis totais em plantas de fisális submetidas a diferentes intensidades luminosas. Plástico preto (0.02 klux), azul (9.00 klux), vermelho (11.00 klux) e luz ambiente (17.00 klux).

as plantas desenvolveram diversos mecanismos de defesa, sendo um deles o acúmulo de compostos fenólicos que absorvem UV (BIEZA e RODRIGO, 2001; CASATI e WALBOT, 2003). Por isso, a biossíntese de fenólicos é sensível à luz, reforçando a função destes compostos como fotoprotetores (KOYAMA et al., 2012). Apesar da condição de escuro ter apresentado maior valor de fenóis solúveis totais, não se descarta a presença de outros compostos deste grupo que possam ter sido induzidos, principalmente, considerando-se que a ausência de luz é um fator de estresse, o que pode ter contribuído para aumento dos mesmos. Estes mesmos autores verificaram que a retirada da radiação UV do espectro não alterou a concentração de proantocianidinas, mas diminuiu sensivelmente a de flavonóis em bagas de uva. Em *W. somnifera* plantas mantidas em alta intensidade luminosa apresentaram maiores concentrações de flavonóides e antocianinas, quando comparadas a condições de baixa luminosidade (KANNAN e KULANDAIVELU, 2009). Quando as plantas foram submetidas à luz vermelha ou azul, os teores também não mostraram diferenças significativas entre si, porém, a luz vermelha foi levemente superior à azul (Figura 4). LI e KUBOTA (2009) verificaram que a luz vermelha foi responsável pelo aumento em 6% na concentração de fenólicos em alface (*Lactuca sativa* L.).

Outros compostos do metabolismo secundário vegetal podem ter suas sínteses alteradas com as condições de luz, como é o caso de "gluconasturtiin" em *Nasturtium officinale* R. Br., que teve sua

concentração aumentada pela radiação vermelha (ENGELEN-EIGLES et al., 2006), vitaferina A, em *W. somnifera*, também teve aumento de 5% na condição de luz ambiente (KANNAN e KULANDAIVELU, 2009).

As atividades da PAL variaram conforme os tratamentos, sendo que a ausência de luz, seguida de luz vermelha apresentaram os maiores valores (Figura 5). A PAL é uma enzima controlada pela luz (CASTANEDA e QUINTERO, 1991), porém, outros fatores ambientais estão relacionados à indução de respostas a condições de estresse. SOLECKA et al. (1999) propõem que flutuações de temperatura rápidas ou sazonais, juntamente com a qualidade da luz, irradiância e disponibilidade luminosa atuam em conjunto na ativação de mecanismos de resposta a estas mudanças. GOUD et al. (1991) verificaram que a PAL teve sua atividade acrescida sob luz vermelha, com pico 4 horas após a exposição, sendo que após este houve um rápido declínio. No presente trabalho, observou-se que a luz vermelha também teve influência sob a atividade enzimática.

Acredita-se que os resultados obtidos neste trabalho resultem da interação luz e temperatura, além da possível deficiência de algum nutriente, muito mais do que a influência isolada da luz. Outros autores apontam que a interação entre alta luminosidade, baixa temperatura e baixo nível de nitrogênio podem induzir a PAL (LOVDAL et al., 2010), fato verificado em plântulas de tomate (*Solanaceae*).

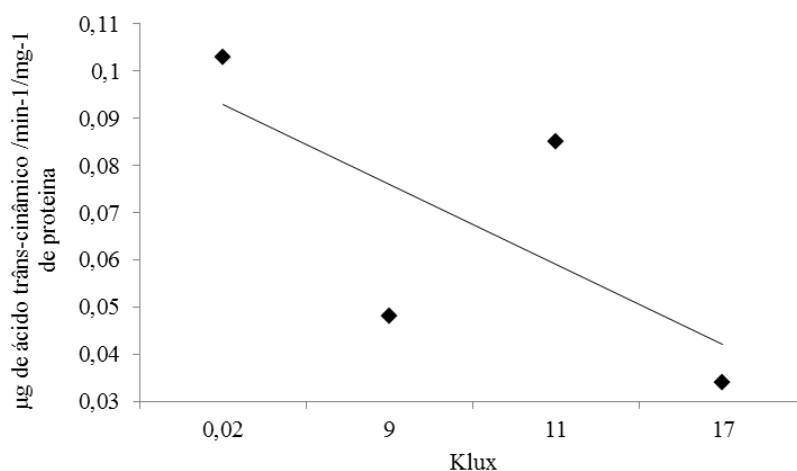


Figura 5. Atividade da fenilalanina amônia-liase (PAL), expressa em síntese de ácido trans-cinâmico, em plantas de fisalis submetidas a diferentes intensidades luminosas. Plástico preto (0.02 klux), azul (9.00 klux), vermelho (11.00 klux) e luz ambiente (17.00 klux).

MARGNA et al. (1977) afirmam que a PAL e compostos fenólicos podem exibir respostas opostas em mesmas condições ambientais, o que também foi verificado por JONES (1984). CASTRO et al. (2005) não observaram relação entre a atividade da PAL e os níveis de fenóis totais em plantas de *Byrsonima verbascifolia* Rich. Ex A. Juss.

Apesar de terem sido encontrados resultados que corroboram alguns estudos da influência da qualidade espectral sobre o metabolismo vegetal, outros foram opostos indicando que as respostas às diferentes condições às quais as plantas são submetidas variam e dependem das espécies vegetais e de suas respostas à interação entre diferentes fatores ambientais.

Conclusões

Plantas de fisális apresentam respostas específicas às alterações do espectro luminoso, em termos de síntese de alguns compostos do metabolismo primário, assim como em relação à atividade da PAL, demonstrando ser uma espécie mais adaptada às condições de maior luminosidade, em seu estágio inicial de crescimento.

Por isso, o uso de coberturas coloridas parece não ser justificado quando se tem por objetivo a produção de mudas, principalmente por ser o metabolismo primário o mais importante, nesta etapa produtiva.

Referências

- ATROCH, E. M. A.; SOARES, A. M.; ALVARENGA, A. A.; CASTRO, E. M. Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link submetidas a diferentes condições de sombreamento. *Ciência e Agrotecnologia*, v. 25, n. 4, p. 853-862, 2001.
- BIEZA, K.; RODRIGO, L. An arabidopsis mutant tolerant to lethal ultraviolet-B levels shows constitutively elevated accumulation of flavonoids and other phenolics. *Plant Physiology*, v. 126, n. 3, p. 1105-1115, 2001.
- BRADFORD, M. M. Rapid and sensitive method for quantification of microgram quantities of protein utilizing principle of protein dye binding. *Analytical Biochemistry*, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.
- ASATI, P.; WALBOT, V. Gene expression profiling in response to ultraviolet radiation in maize genotypes with varying flavonoid content. *Plant Physiology*, v. 132, n. 4, p. 1739-1754, 2003.
- CASTANEDA, J. L.; QUINTERO, A. Regulation of phenyl ammonia-lyase (PAL) (E.C.4.3.1.5) activity by light in *Gomphrena globosa* tissue culture. *Phyton*, v. 52, n. 2, p. 151-156, 1991.
- CASTRO, A. H. F.; ALVARENGA, A. A.; SOARES, A. M.; YOUNG, M. C. M.; PURCINO, A. A. C. Avaliação sazonal da atividade da fenilalanina amônia liase e dos teores de fenóis e taninos totais em *Byrsonima verbascifolia* Rich. Ex A. Juss.: uma espécie medicinal do cerrado. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, v. 7, n. 3, p. 45-55, 2005.
- DAI, Y. J.; SHEN, Z. G.; LIU, Y.; WANG, L. L.; HANNAWAY, D.; LU, H. F. Effects of shade treatments on the photosynthetic content of *Tetragium hemsleyanum* Diels et Gilg. *Environmental and Experimental Botany*, v. 65, n. 2-3, p. 177-182, 2009.
- DUBOIS, M.; GILLES, K. A.; HAMILTON, J. K.; REBERS, P. A.; SMITH, F. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, v. 28, n. 3, p. 350-356, 1956.
- EL SHEIKHA, A. F.; PIOMBO, G.; GOLI, T.; MONTET, D. Main composition of *Physalis (Physalis pubescens L.)* fruit juice from Egypt. *Fruits*, v. 65, n. 4, p. 255-265, 2010.
- ENGELEN-EIGLES, G.; HOLDEN, G.; COHEN, J. D.; GARDNER, G. The effect of temperature, photoperiod, and light quality on gluconasturtiin concentration in watercress (*Nasturtium officinale* R. Br.). *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, v. 54, n. 2, p. 328-334, 2006.
- ESKINS, K.; MCCARTHY, S. A. Blue, red and blue plus red light control of chloroplast pigment and pigment-proteins in corn mesophyll cells: irradiance level quality interaction. *Physiologia Plantarum*, v. 71, n. 1, p. 100-104, 1987.

- GOUD, K. V.; SHARMA, R.; KENDRICK, R. E.; FURUYA, M. Photo-regulation of phenylalanine ammonia lyase is not correlated with anthocyanin induction photomorphogenic mutants of tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Plant Cell Physiology*, v. 32, n. 8, p. 1251-1258, 1991.
- HENRIQUE, P. C.; ALVES, J. D.; DEUNER, S.; GOULART, P. F. P.; LIVRAMENTO, D. E. Aspectos fisiológicos do desenvolvimento de mudas de café cultivadas sob telas de diferentes colorações. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v. 46, n. 5, p.458-465, 2011.
- JONES, D. H. Phenylalanine ammonia-lyase: regulation of its induction, and its role in plant development. *Phytochemistry*, v. 23, n. 7, p. 1349-1359, 1984.
- KANNAN, N. D.; KULANDAIVELU, G. Effects of light quality on light harvesting complex and withanolides in tropical medicinal plant *Withania somnifera*. *Allelopathy Journal*, v. 23, n. 1, p. 129-137, 2009.
- KIM, S.-J.; HAHN, E.-J.; HEO, J.-W.; PAEK, K.-Y. Effects of LEDS on net photosynthetic rate, growth and leaf stomata of chrysanthemum plantlets in vitro. *Scientia Horticulturae*, v. 101, n. 1-2, p. 143-151, 2004.
- KOYAMA, K.; IKEDA, H.; POUDEL, P. R.; GOTO-YAMAMOTO, N. Light quality affects flavonoid biosynthesis in young berries of Cabernet Sauvignon grape. *Phytochemistry*, v. 78, p. 54-64, 2012.
- LATTANZIO, V.; LATTANZIO, V. M. T.; CARDINALI, A. Role of phenolics in the resistance mechanisms of plants against fungal pathogens and insects. In: IMPERATO, F. (ed.). *Phytochemistry: Advances in Research*. Kerala: Research Signpost: 2006, p. 23-67.
- LI, Q.; KUBOTA, C. Effects of supplemental Light quality on growth and phytochemicals of baby leaf lettuce. *Environmental and Experimental Botany*, v. 67, n. 1, p. 59-64, 2009.
- LOVDAL, T.; OLSEN, K. M.; SLIMESTAD, R.; VERHEUL, M.; LILLO, C. Synergetic effects on nitrogen depletion, temperature, and light on the content of phenolic compounds and gene expression in leaves of tomato. *Phytochemistry*, v. 71, n. 5-6, p. 605-613, 2010.
- MAKKAR, H. P. S.; BLUEMMEL, M.; BOROWY, N. K.; BECKER, K. Gravimetric determination of tannins and their correlations with chemical and protein precipitation methods. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, v. 61, n. 2, p. 161-165, 1993.
- MARGNA, V. Control at the level of substrate supply - an alternative in the regulation of phenylpropanoid accumulation in plant cell. *Phytochemistry*, v. 16, n. 4, p. 419-426, 1977.
- MARTÍNEZ, M. Revision of *Physalis* section *Epeteiorhiza* (Solanaceae). *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*, v. 69, n. 2, p. 71-117, 1998.
- MILLER, G. L. Use of dinitrosalicylic acid reagent for determination of reducing sugar. *Analytical Chemistry*, v. 31, n. 3, p. 416-428, 1959.
- OLIVEIRA, M. I.; CASTRO, E. M.; COSTA, L. C. B.; OLIVEIRA, C. Características biométricas, anatômicas e fisiológicas de *Artemisia vulgaris* L. cultivada sob telas coloridas. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, v. 11, n. 1, p. 56-62, 2009.
- RUFATO, L.; RUFATO, A. R.; SCHLEMPER, C.; LIMA, C. S. M.; KRETZSCHMAR, A. N. Aspectos técnicos da cultura da *Physalis*. Pelotas: UFPel, 2008. 100 p.
- SOLECKA, D.; BOUDET, A. M.; KACPERSKA, A. Phenylpropanoid and anthocyanin changes in low temperature treated winter oilseed rape leaves. *Plant Physiology Biochemistry*, v. 37, n. 6, p. 491-496, 1999.
- SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Science*, v. 5, n. 12, p. 537-542, 2000.
- SUN, P.; MANTRI, N.; MÖLLER, M.; SHEN, J.; SHEN, Z.; JIANG, B.; CHEN, C.; MIAO, Q.; LU, H. Influence of light and salt on the growth of alien invasive tropical weed *Ageratum conyzoides*. *Australian Journal of Crop Science*, v. 6, n. 4, p. 739-748, 2012.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 4 ed. Porto Alegre: Artmed, 2009. 848 p.

Bertoncelli et al. (2015)

UMESHA, S. Phenylalanine ammonia lyase activity in tomato seedlings and its relationship to bacterial canker disease resistance. *Phytoparasitica*, v. 34, n. 1, p. 68-71, 2006.

USDA. United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Services. Plants profile: *Physalis L.* <http://plants.usda.gov/java/profile?symbol=physa> Acesso em 11/09/2013.

WANG, H.; GU, M.; CUI, J.; SHI, K.; ZHOU, Y.; YU, J. Effects of light quality on CO₂ assimilation, chlorophyll-fluorescence quenching, expression of Calvin cycle genes and carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, v. 96, n. 1, p. 30-37, 2009.

WHITSON, M. *Calliphysalis* (Solanaceae): a new genus from Southeastern USA. *Rhodora*, v. 114, n. 958, p. 133-147, 2011.

WILD, A.; HOLZAPFEL, A. The effect of blue and red light on the content of chlorophyll, cytochrome f, soluble reducing sugars, soluble proteins and the nitrate reductase activity during growth of the primary leaves of *Sinapis alba*. In: SENGER, H. (ed.). *The blue light syndrome*. Springer, Berlin, 1980, p. 444-451.

WILHELM, C.; KRÁMER, P.; WILD, A. Effect of different light qualities on the ultrastructure, thylakoid membrane composition and assimilation metabolism of *Chlorella fusca*. *Physiologia Plantarum*, v. 64, n. 3, p. 359-364, 1985.

XIONG, J.; PATIL, G. G.; MOE, R.; TORRE, S. Effects of diurnal temperature alternations and light quality on growth, morphogenesis and carbohydrate content of *Cucumis sativus L.* *Horticulturae*, v. 128, n. 3-4, p. 56-60, 2011.

YAMANE, K.; INOTSUME, A.; NAKAJIMA, Y.; WADA, Y.; YAMAKI, Y.; HAYASHI, M.; SHIMIZU, A. Effects of light intensity, number of florets, and water stress on quality and soluble carbohydrates contents of potted carnation. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, v. 79, n. 3, p. 301-307, 2010.