

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM *GLYCINE MAX* E *BRACHIARIA BRIZANTHA*
SOB DIFERENTES REGIMES DE TEMPERATURA**

HILTON FABRÍCIO VÍTOLO

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM *GLYCINE MAX* E *BRACHIARIA BRIZANTHA*
SOB DIFERENTES REGIMES DE TEMPERATURA**

HILTON FABRÍCIO VÍTOLO

Dissertação apresentada a Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, Universidade do Oeste Paulista, como parte dos requisitos obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Área de Concentração: Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Maia Souza

366.2
V845p

Vítolo, Hilton Fabrício.

Plasticidade Fenotípica em Glycine Max e
brachiaria Brizantha sob diferentes regimes de
temperatura / Hilton Fabrício Vítolo. – Presidente
Prudente, 2011.

44 f.

Dissertação (Mestrado em Agronomia.) –
Universidade do Oeste Paulista – UNOESTE:
Presidente Prudente – SP, 2011.

Bibliografia

1. Espécie C3 e C4. 2. Temperatura.
Biomassa. 3. Trocas gasosas foliares. 4.
Plasticidade fenotípica. I. Título.

HILTON FABRÍCIO VÍTOLO

**PLASTICIDADE FENOTÍPICA EM *GLYCINE MAX* E *BRACHIARIA BRIZANTHA*
SOB DIFERENTES REGIMES DE TEMPERATURA**

Dissertação apresentada a Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, Universidade do Oeste Paulista, como parte dos requisitos obtenção do título de Mestre em Agronomia.

Presidente Prudente, 15 de Fevereiro de 2011

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Gustavo Maia Souza
Universidade do Oeste Paulista –UNOESTE
Presidente Prudente - SP

Prof^a Dr^a. Ana Cláudia Pacheco Santos
Universidade do Oeste Paulista –UNOESTE
Presidente Prudente - SP

Prof. Dr. Rafael Vasconcelos Ribeiro
Instituto Agronômico de Campinas - IAC
Campinas - SP

DEDICATÓRIA

*Dedico este trabalho a Deus, pelas bênçãos imensuráveis e seu imutável amor, a
Ele toda honra e glória.*

AGRADECIMENTOS

Ao meu pai Antônio e minha mãe Elisabete, pelo carinho, confiança e exemplo de superação diante dos desafios que a vida nos proporciona.

Aos meus irmãos Frank e Fernando, que sempre obtive incentivo para a realização desta pesquisa.

À minha namorada e futura esposa Thaynara, pelo seu amor, companheirismo, apoio e orações que foram de extrema importância para a condução deste trabalho.

Aos meus queridos sobrinhos Bianca e Luís Fernando, fonte de amor e humildade.

Às minhas cunhadas Sheila e Inain, pelo carinho e incentivo.

A toda minha família.

Ao professor e orientador Dr. Gustavo Maia Souza, pela amizade e inestimável contribuição científica e intelectual.

A todos os professores do programa de mestrado em Agronomia da UNOESTE, pelo apoio e ensino de qualidade.

Aos colegas do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal (ECOLAB) pelo companheirismo e os muitos momentos de alegria compartilhados.

Aos irmãos na fé da Primeira Igreja Batista de Presidente Prudente, pelas orações.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro.

“A verdadeira medida de um homem não se vê na forma como ele se comporta em momentos de conforto e conveniência, mas em como se mantém em tempos de controvérsia e desafio.”

Martin Luther King Jr.

RESUMO

Plasticidade fenotípica em *Glycine max* e *Brachiaria brizantha* sob diferentes regimes de temperatura

O ambiente em que as plantas estão imersas, além dos recursos necessários para sua sobrevivência, oferece uma série de restrições ao seu desenvolvimento imposta por variações de fatores bióticos e abióticos, principalmente a temperatura. Todavia, as respostas às alterações do ambiente de produção agrícola são variáveis entre as diferentes espécies cultivadas, especialmente no que se refere às diferenças entre plantas de metabolismo C3 e C4. O objetivo deste trabalho foi comparar as respostas fisiológicas de duas espécies cultivadas tropicais de metabolismo fotossintético C3 e C4 crescidas em diferentes regimes de temperatura e, verificar suas respectivas capacidades de aclimação. As espécies avaliadas foram: *Glycine max* (L.) Merr. cv. Codetec 202 (Fabaceae) do ciclo C3 e *Brachiaria brizantha* cv. Marandú (Poaceae) do ciclo C4. As plantas foram submetidas em câmara climatizada tipo Fitotron (Eletrolab, modelo EL 011) sob temperatura (diurna/noturna) de 20/15, 30/20 e 40/20°C. As medidas das variáveis da rede fotossintética foram extraídas de Curvas A/Ci, Curvas A/DFFF, Fluorescência da clorofila a, além de variáveis de crescimento. Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA, $p < 0,05$) e as médias comparadas pelo teste de Tukey ($p < 0,05$), além dos cálculos de índice de plasticidade fenotípica (IPF). Os resultados mostraram que sob temperatura baixa as perdas de biomassa foram maiores que sob temperatura alta em ambas as espécies, o mesmo ocorreu em relação aos danos nas membranas. Por outro lado, a capacidade fotossintética da espécie C3 foi mais estável nas diferentes temperaturas testadas, enquanto que a espécie C4 apresentou um aumento significativo a 40°C e uma redução significativa a 20°C. Concluindo, o conjunto de resultados indicou que a temperatura baixa causou maiores danos a ambas as espécies, particularmente na espécie C4. Por outro lado, ambas as espécies mostraram maior capacidade de aclimação a temperatura elevada. De forma geral, a espécie C4 apresentou uma plasticidade fenotípica comparável a espécie C3.

Palavras-chave: Espécie C3 e C4. Temperatura. Biomassa. Trocas gasosas foliares. Plasticidade fenotípica

ABSTRACT

Phenotypic plasticity in *Glycine Max* and *Brachiaria brizantha* under different temperature regimes

The environmental in which plants are subjected, and the resources necessary for its survival offers a series of restrictions on development imposed by variations in biotic and abiotic factors, mainly temperature. However, responses to environmental changes in agricultural production are variable between different crop species, especially with regard to differences between plants of C3 and C4 metabolism. The aim of this study was to compare the physiological responses of two tropical crop species with C3 and C4 photosynthetic metabolism grown in different temperature regimes, and verify their capacity for acclimatization. The species studied were: *Glycine max* (L.)Merr, cv. Codetec 202 (Fabaceae) of the cycle C3 and *Brachiaria brizantha*, cv. Marandú (Poaceae) of the C4 cycle. The plants were treated in a chamber type phytotron (Eletrolab, model EL 011) at temperature (day/night) of 20/15, 30/20 and 40/20°C. Measurements of the photosynthetic variables were extracted from curves A/Ci, curves A/PPFD, chlorophyll fluorescence, and growth variables. Data were subjected to analysis of variance (ANOVA, $p < 0.05$) and means compared by Tukey test ($p < 0.05$) and calculating the index of phenotypic plasticity (IPP). The results showed that under low temperature biomass losses were higher than under high temperature in both species, the same occurred in relation to membrane damage. On the other hand, the photosynthetic capacity of C3 species was more stable at different temperatures, whereas C4 species showed a significant increase at 40°C and a significant reduction at 20°C. In conclusion, the set of results indicated that low temperature caused greater damage to both species, particularly in the C4 species. Moreover, both species showed a greater capacity for acclimation to high temperature. In general, the C4 species showed a phenotypic plasticity comparable to the C3 species.

Keywords: C3 and C4 species. Temperature. Biomass. Leaf gas exchange. Phenotypic plasticity

LISTA DE ABREVIÇÕES

AF	Área Foliar (cm^2)
Amax-CO ₂	Assimilação máxima em CO ₂ saturante ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
Amax-luz	Assimilação máxima em luz saturante ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
DAE	Dreno alternativo de elétrons
EM	Extravasamento de membrana (μS)
EQA	Eficiência quântica aparente ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
ETR	Taxa aparente de transporte de elétrons
Fr	Fotorrespiração ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
Fv/Fm	Eficiência quântica potencial do fotossistema II
Fv'/Fm'	Eficiência quântica da antena
ICC	Índice de conteúdo de clorofila
LS	limitação estomática
AEF	Área específica foliar ($\text{cm}^2 \text{ g}^{-1}$)
MSC	Massa seca do caule (g)
MSF	Massa seca da folha (g)
MSR	Massa seca da raiz (g)
MST	Massa seca total (g)
NPQ	Quenching não fotoquímico
PA/R	Relação parte aérea/raiz (g)
Pcom- CO ₂	Ponto de compensação à luz (Pa)
Pcom-luz	Ponto de compensação à luz ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
Psat- CO ₂	Ponto de saturação ao CO ₂ (Pa)
Psat-luz	Ponto de saturação ao CO ₂ ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
qP	Quenching fotoquímico
Rd	Respiração no escuro ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
$\Delta F/Fm'$	Eficiência quântica efetiva do fotossistema II
ε	Eficiência aparente de carboxilação ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

LISTA DE TABELAS

- TABELA 1 - Valores médios de eficiência quântica aparente (EQA), respiração no escuro (Rd), fotorrespiração (Fr), assimilação máxima em luz saturante ($A_{\max\text{-luz}}$), pontos de compensação à luz ($P_{\text{com-luz}}$), ponto saturação à luz ($P_{\text{sat-luz}}$) e dreno alternativo de elétrons (DAE) em plantas de soja e brachiaria submetidas a diferentes regimes de temperatura. *valores de Fr em gramíneas C4 podem ser considerados insignificantes em níveis de Ci acima de $200 \mu\text{L mol}^{-1}$ 26
- TABELA 2 - Valores médios de eficiência aparente de carboxilação (Γ), assimilação máxima em CO_2 saturante ($A_{\max\text{-CO}_2}$), ponto de compensação ao CO_2 ($P_{\text{com-CO}_2}$), ponto de saturação ao CO_2 ($P_{\text{sat-CO}_2}$) e limitação estomática ao CO_2 (Ls) em plantas de soja e brachiaria submetidas diferentes regimes de temperatura 28
- TABELA 3 - Valores médios da eficiência quântica potencial do FSII (F_v/F_m), eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_m'$), eficiência quântica da antena (F_v'/F_m'), *quenching* fotoquímico (qP), *quenching* não fotoquímico (NPQ) e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) em plantas de soja e brachiaria submetidas a diferentes regimes de temperatura 31
- TABELA 4 - Valores médios da análise estrutural e de crescimento em plantas de soja e brachiaria submetidas a diferentes regimes de temperatura. Massa seca da folha (MS_F), massa seca do caule (MS_C), massa seca da raiz (MS_R), massa seca total da parte aérea (MS_T), área foliar (AF), relação parte aérea/raiz (PA/R), massa específica da folha (MEF), índice de conteúdo de clorofila (ICC) e extravazamento de membrana, (EM) 33
- TABELA 5 - Cálculo de índice de plasticidade fenotípica (IPF) para cada parâmetro fisiológico entre os diferentes regimes de temperatura (20, 30 e 40°C) 34

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	12
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	18
2.1 Medidas das Variáveis Fotossintéticas	19
2.1.1 Curvas A/Ci	19
2.1.2 Curvas A/DFFF	20
2.2 Fluorescência da Clorofila <i>a</i>	21
2.3 Variáveis de Crescimento.....	22
2.4 Extravazamento de Eletrólitos Celulares.....	22
2.5 Índice de Conteúdo de Clorofila	23
2.6 Análise Estatística dos Resultados	23
2.7 Índice de Plasticidade Fenotípica.....	24
3 RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	25
4 CONCLUSÃO.....	31
REFERÊNCIAS.....	36

1 INTRODUÇÃO

A atividade agrícola, a despeito das tecnologias de manejo empregadas e do melhoramento das espécies cultivadas, é susceptível às intempéries climáticas o que acarreta, via de regra, reduções do potencial produtivo das culturas. A agropecuária no Brasil é baseada em grandes culturas de espécies de ciclo C3 e de ciclo C4, como a soja e espécies forrageiras tropicais como as do gênero *Brachiaria* sp, respectivamente.

As espécies do gênero *Brachiaria* sp são conhecidas e utilizadas na pecuária desde a década de 1950, no Brasil, entretanto, a verdadeira expansão deu-se nas décadas de 70 e 80, principalmente nas regiões de clima mais quente. Entre as espécies de *Brachiaria*, a *B. brizantha* é uma das mais difundidas no país (ZIMMER et al., 1995). A espécie *Brachiaria brizantha* cv. Marandú, uma das principais espécies forrageiras no Brasil, é uma planta originária da África, perene, de hábito de crescimento em touceiras de até 1,5 m. Essa espécie apresenta elevada produtividade em solos de média à alta fertilidade, é resistente à cigarrinha, responde prontamente à aplicação de fertilizantes e apresenta boa capacidade de rebrota. Por outro lado, a cultivar Marandú apresenta média tolerância à seca, necessita de uma pluviosidade acima de 1000 mm por ano, e apresenta tolerância ao sombreamento (PIRES, 2006).

A soja (*Glycine max* (L.) Merr.) é uma das culturas de maior importância econômica no Brasil. Como resultado da pesquisa realizada no país, hoje é possível cultivá-la em todo o território nacional. Todavia, a ocorrência de adversidades climáticas ainda é um fator de risco e de insucesso no cultivo de soja. Em relatório sobre a seguridade agrícola elaborado pelo Ministério do Planejamento indica-se a ocorrência de secas como o principal evento prejudicial à cultura, representando 71% dos casos (GOPEFERT et al., 1993).

O ambiente afeta um organismo de muitas maneiras e em qualquer momento. Dentre os fatores ambientais que restringem o desenvolvimento vegetal estão os fatores abióticos adversos que incluem condições desfavoráveis de intensidade de luz, temperatura, CO₂, umidade do ar, suprimento de água e minerais

(SCHULZE et al., 2002). Todavia, as respostas às alterações do ambiente de produção agrícola são variáveis entre as diferentes espécies cultivadas, especialmente no que se refere às diferenças entre plantas de metabolismo C3 e C4. Nesses ambientes com condições desfavoráveis, a reduzida ou insignificante fotorrespiração nas espécies C4 confere vantagem adaptativa em relação às plantas do tipo C3 (SAGE; KUBIEN, 2007; STEPIEN; KLOBUS, 2005; YOSHIMURA et al., 2004; WARD et al., 1999). Por outro lado, segundo Sage e McKown (2006) as espécies C3 tendem a apresentar maior plasticidade fenotípica da fotossíntese do que espécies C4, o que deve contribuir para a maior restrição na distribuição geográfica e ecológica das plantas com metabolismo C4.

A temperatura do ambiente é considerada tanto um fator limitante quanto estimulante dos processos fisiológicos da planta. Seu efeito no desenvolvimento e sobrevivência das plantas depende da intensidade e duração do estresse térmico. Tanto um longo período com temperatura elevada moderada, quanto uma breve exposição a uma temperatura extrema podem causar sérias injúrias na planta (CLEN et al., 1982; GEORGIEVA, 1999; SHEN et al., 2008). Segundo Kubien e Sage (2003), a temperatura é um dos fatores ambientais que afeta diretamente o desenvolvimento e a distribuição de espécies C3 e C4. Porém, raramente há um fator de estresse único em condições de campo, frequentemente há sinergia entre múltiplos fatores potenciais de estresse. Geralmente o superaquecimento está associado com a forte irradiância, elevado déficit de pressão de vapor (DPV) e escassez de recursos hídricos. Assim, esses fatores juntos resultam na intensificação dos efeitos deletérios decorrentes das altas temperaturas podendo levar a planta a uma condição de estresse, acarretando mudanças nas características metabólicas, fisiológicas e anatômicas. Tais modificações podem atenuar os efeitos deletérios na planta proveniente das temperaturas elevadas (LEVITT, 1980; LARCHER, 1995).

Em condições de temperatura ótima para as espécies C3 e C4, a taxa fotossintética tende a aumentar, mas sob temperaturas acima desta faixa, a fotossíntese decresce. A eficiência quântica de plantas C3 diminui gradualmente na medida em que a temperatura aumenta, diferentemente de plantas C4, que tendem a manter altas taxas fotossintéticas (EDWARDS; WALKER, 1983).

Fisiologicamente, a resposta fotossintética à temperatura varia entre espécies e também dentro da mesma espécie sob diferentes temperaturas de crescimento. Em plantas C3, a taxa de assimilação de CO₂ é geralmente limitada pela ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase, que tem sua atividade carboxilase diminuída ou inibida por temperaturas elevadas (BERRY; BJORKMAN, 1980; HÄLLGREN et al., 1991). Em medidas de trocas gasosas, a temperatura ótima para fotossíntese sob luz saturante tem sido relacionada às mudanças da temperatura de crescimento. Respostas de A (assimilação de CO₂) em relação Ci (concentração de CO₂ sub estomático) sob diferentes temperaturas podem ser interpretadas em razão dos processos bioquímicos que controlam a resposta da fotossíntese (SAGE, 1994; LONG et al., 2004). Durante a fase limitada pela Rubisco, a assimilação de CO₂ ainda aumenta, mas durante a fase limitada pela triose-P a fotossíntese não é mais dependente do CO₂ (VON CAEMMERER, 2000). Em condições elevadas de concentração de CO₂, os sítios de carboxilação são supridos e a taxa fotossintética é limitada pelas reações bioquímicas. Em plantas C3, a concentração de CO₂ acima dos níveis atmosféricos, favorece a fotossíntese, pois a Rubisco não é saturada e a oxigenação é inibida. Plantas C4 tendem a ser saturadas mesmo em concentrações baixas de CO₂, devido aos efetivos mecanismos de concentração de CO₂, que permitem a folha manter taxas fotossintéticas altas com baixos valores de Ci (BARRY; BJORKMAN, 1980; BJORKMAN, 1981; SAGE, 1994; LONG et al., 2004).

Por outro lado, os processos fotoquímicos, tais como a absorção de luz e o transporte de elétrons, são praticamente imunes aos efeitos diretos da temperatura. Os processos fotoquímicos são afetados quando processos bioquímicos são induzidos termicamente, devido às mudanças na fluidez das membranas dos tilacóides (NILSEN; ORCUTT, 1996).

Para ambos os tipos de metabolismo a resposta fotossintética em função da temperatura está relacionada aos níveis de fotorrespiração, a qual é praticamente nula nas plantas C4. Os níveis mais elevados da temperatura ótima para fotossíntese nas plantas C4 em relação as plantas C3 podem ser atribuídos aos mecanismos de concentração de CO₂ devido à alta capacidade de assimilação de carbono da PEP carboxilase no metabolismo C4. Em condições de campo, altas temperaturas estão

freqüentemente acompanhadas pelo déficit hídrico, resultando no fechamento estomático, que reduz a disponibilidade de CO_2 e pode diminuir a relação CO_2/O_2 nos cloroplastos (FOYER; NOCTOR, 2000). A redução da disponibilidade de CO_2 afeta de forma mais significativa as plantas de metabolismo C3, uma vez que a afinidade da PEPcase pelo HCO_3^- é maior do que a afinidade da Rubisco pelo CO_2 , mesmo que a disponibilidade de CO_2 seja reduzida. Embora plantas C4 apresentem temperatura ótima para a fotossíntese maior do que as plantas C3, a fotossíntese é geralmente inibida quando a temperatura foliar excede temperaturas em torno de 38°C (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; EDWARDS; WALKER, 1983; LEEGOOD; EDWARDS, 1995; KERBAUY, 2008; MASSAD et al., 2007; DWYER et al., 2007; KUBIEN; SAGE, 2008; CRAFTS-BRANDNER et al. 1997).

Segundo Berry; Björkman, (1980); Mamedov et al. (1993) e Havaux (1993) quando a temperatura excede o ponto ótimo para a fotossíntese considera-se que os danos primários estão associados à perda de estabilidade e desestruturação físico-química das biomembranas, o que afeta a estabilidade do aparato fotossintético, localizado nas membranas dos tilacóides, sobretudo o fotossistema II. Após afetar a integridade funcional das membranas do cloroplasto e da mitocôndria, os processos como a fotossíntese e a respiração tendem a ser prejudicados, uma vez que dependem da atividade de transporte de elétrons e enzimas associados à membrana.

Os efeitos da temperatura na respiração entre espécies são relativamente similares. Os citocromos, responsáveis pelo transporte de elétrons na respiração, são sensíveis à temperatura. Além disso, o impacto da temperatura na respiração está também associado com alterações na função das membranas mitocondriais.

Por outro lado, o aparato fotoquímico apresenta maior tolerância aos aumentos de temperatura, mantendo as taxas de transporte de elétrons relativamente estáveis (NILSEN; ORCUTT, 1996). Assim, a redução das taxas de assimilação de CO_2 e a manutenção das taxas de transporte de elétrons podem ocasionar uma sobrecarga de energia no aparato fotoquímico, levando à produção de espécies reativas de oxigênio (ROS) (BLOKHINA et al., 2003). Nesta condição, o fluxo de elétrons para o oxigênio molecular (O_2) é aumentado, favorecendo a produção de radical superóxido (O_2^-) pela reação de Mehler (FOYER; NOCTOR, 2003).

Como parte de mecanismos termoprotetores, após breves períodos de exposição a temperaturas elevadas (choque térmico) plantas sintetizam proteínas conhecidas como proteínas de choque térmico (Heat Shock Proteins-HSPs), as quais auxiliam as células a suportar o estresse, funcionando como chaperonas moleculares (TAIZ; ZEIGER, 2004; GEORGIEVA 1999; TROLINDER; SHANG, 1991; SHEN et al., 2008).

Embora os efeitos das altas temperaturas sobre o aparato fotossintético sejam restritivos, a exposição a longos períodos nas condições sub-letais pode levar a uma aclimação fisiológica da planta, permitindo a manutenção de sua homeostase (FLEXAS et. al., 2006). Considerando a suposta maior plasticidade fenotípica às altas temperaturas de espécies C3 em relação às de metabolismo C4 (SAGE; MCKOWN, 2006), é provável que espécies cultivadas de metabolismo C3, desenvolvidas e adaptadas às condições tropicais de temperaturas mais elevadas, possam apresentar uma homeostase tão eficiente quanto as plantas de metabolismo C4 crescidas sob temperaturas supra-ótimas.

Por outro lado, baixa temperatura é um dos fatores abióticos limitantes para o desenvolvimento e crescimento de plantas não adaptadas ao frio, sendo determinante na distribuição de comunidades vegetais de importância agrícola (NILSEN; ORCUTT, 1996). A redução da temperatura influencia a cinética das reações químicas, diminuindo a liberação de energia metabólica. Também, a absorção de água e nutrientes é restringida assim como a translocação de seiva bruta e elaborada, prejudicando o crescimento das plantas (KRAMER, 1942; MARKHART et al., 1979).

Em geral, plantas C3 são mais tolerantes às baixas temperaturas e exibem maior capacidade fotossintética em relação às plantas de metabolismo C4 (MONSON et al., 1983; SAGE; PEARCY, 1987, 2000), devido o aumento da atividade carboxilase da Rubisco em espécies C3. As plantas de metabolismo C4 expostas ao frio apresentam uma diminuição da produtividade fotossintética e desenvolvimento da cultura, envolvendo um aumento na dissipação de energia de excitação da antena no FS II, danos no centro de reação do FSII, redução da atividade enzimática do ciclo de Calvim-Benson, e, principalmente, limitando as atividades das enzimas PEPcase e piruvato ortofosfato diquinase (DU et al., 1999). Trabalhos realizados com espécies C4

indicaram de forma generalizada que o conteúdo da Rubisco é o fator que limita a fotossíntese sob baixas temperaturas. Sob esta mesma condição de estresse ambiental, Asada (1996) sugeriu que outro fator que favorece a redução da assimilação de carbono é o aumento no fluxo de O_2 contribuindo para a produção de espécies reativas de O_2 , tais como superóxido, H_2O_2 e radical hidroxila, que são extremamente danosas para os lipídios, proteínas e pigmentos das biomembranas, sobretudo dos tilacóides.

Nesse contexto, um suporte fundamental para subsidiar programas de melhoramento é a melhor compreensão de mecanismos fisiológicos que conferem a manutenção da homeostase frente às adversidades ambientais, estabelecendo critérios operacionais e fisiologicamente consolidados para a seleção e testes de novos materiais vegetais.

Homeostase é um caso particular de estabilidade de qualquer tipo de sistema biológico. Operacionalmente, considera-se que um sistema perdeu sua homeostase quando, após uma perturbação ambiental, 'parâmetros-chave' de sua organização não mais retornarem ao estado inicial. O conceito de plasticidade fenotípica foi inicialmente definido por Bradshaw (1965) como sendo as respostas de organismos a diferentes condições ambientais ou estímulos. Essa definição, bastante geral, pode ser reduzida a um tipo comumente estudado de plasticidade que é a 'plasticidade do desenvolvimento', definida como as mudanças no desenvolvimento que seguem a percepção e integração da informação ambiental (NOVOPLANSKY, 2002). O estudo da plasticidade fenotípica deve considerar diferentes níveis hierárquicos de organização, uma vez que há uma continuidade de respostas entre esses níveis, isto é, os sinais ambientais percebidos no nível celular resultam em mudanças fisiológicas e de crescimento, podendo afetar características morfológicas da planta (SCHLICHTING; SMITH, 2002).

De acordo com esse contexto, esse estudo teve como objetivo comparar as respostas fisiológicas de duas espécies cultivadas tropicais de metabolismo fotossintético C3 e C4, crescidas em um regime de temperatura diurna alta (40°C) e baixa (20°C), e verificar suas respectivas capacidades de aclimação.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado no Laboratório de Ecofisiologia Vegetal pela Universidade do Oeste Paulista (UNOESTE) em Presidente Prudente, SP.

Sementes de *Brachiaria brizantha* (braquiária cv. Marandu) e *Glycine max* (soja cv. CD 202) foram germinadas na casa de vegetação do campus II da UNOESTE em vasos contendo 2,5 kg de argissolo vermelho/amarelo, misturado com substrato vegetal na relação 1:1, possuindo as seguintes características químicas: pH em CaCl_2 de 6 acidez potencial (H+Al) de $20 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, alumínio (Al^{3+}) $0 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, matéria orgânica (M.O.) 85 g dm^{-3} , cálcio (Ca^{2+}) $55 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, magnésio (Mg^{2+}) $40 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, potássio (K^+) $10 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, fósforo 128 mg dm^{-3} , enxofre (SO_4^{2-}) $163 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, soma de bases (SB) $106 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$, CTC $125 \text{ mmol}_c \text{ dm}^{-3}$ e V% 84,8. Posteriormente as plantas foram submetidas a três regimes de temperatura em câmara climatizada tipo Fitotron (Eletrolab, modelo EL 011), onde a umidade relativa do ar foi mantida em 60 % e fotoperíodo de 16 horas de luz (com densidade de fluxo de fótons em torno de $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Os regimes de temperatura foram (20/15°C, 30/20°C e 40/20°C), diurna/noturna respectivamente. As temperaturas diurnas (20, 30 e 40 °C) foram estabelecidas após uma análise de curvas fotossintéticas em resposta a temperatura, utilizando o medidor de trocas gasosas LI-6400, variando a temperatura na câmara de amostragem de 15 a 45 °C, com irradiância constante de $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, CO_2 a 380 ppm e umidade na câmara em 60%.

As plantas de soja foram submetidas aos tratamentos de temperatura quando o quarto trifólio estava totalmente expandido (fase fenológica V4), enquanto as plantas de braquiária primeiro passaram por um corte de homogeneização realizado a 15 cm do solo, 50 dias após a germinação em condições de casa de vegetação. As plantas cresceram nessas condições durante trinta dias, sem restrição hídrica (irrigação diária) para que em todas as condições experimentais desenvolvessem novos módulos de crescimento com folhas totalmente expandidas nas condições específicas de cada regime de temperatura. Para cada tratamento foram utilizadas 8 repetições (plantas), com delineamento experimental inteiramente casualizado.

Os ambientes foram monitorados diariamente por um sistema HOBO (modelo H08-004-02, EUA) de coleta automática de temperatura e umidade, e a irradiância avaliada com um piranômetro (modelo Li-200, Li-Cor, EUA) e um quantômetro (modelo Li-190SA) acoplados a um leitor digital (modelo Li-250A, Li-Cor, EUA).

2.1 Medidas das Variáveis Fotossintéticas

Nos tratamentos de cada experimento foram realizadas curvas de resposta fotossintética ao CO₂ (curvas A/Ci, onde A corresponde à assimilação líquida de CO₂ e Ci é a concentração intercelular de CO₂) e curvas de resposta fotossintética a luz (A/DFFF, onde DFFF é a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos).

2.1.1 Curvas A/Ci

As curvas A/Ci foram realizadas variando-se a concentração de CO₂ ambiente dentro da câmara de amostragem de um analisador de gases por infravermelho (Li-6400XTR, LiCor, EUA) entre 0 e 100 Pa (LONG; BERNACCHI, 2003). As medidas foram realizadas sob irradiância saturante (1200 μmol m⁻² s⁻¹), e déficit de pressão de vapor em torno de 1,5 kPa, mantida com um gerador de ponto de orvalho (modelo Li-610, Li-Cor) acoplado ao Li-6400XTR. As curvas foram ajustadas conforme modelo proposto por Monteiro e Prado (2006):

$$A = A_{max} (1 - e^{-c(Ci-CP)}),$$

Onde A é a assimilação de CO₂ momentânea, A_{max} é a máxima assimilação de CO₂, c é a constante relativa à convexidade da curva, Ci concentração momentânea de CO₂, CP é o ponto de compensação ao CO₂.

As variáveis derivadas das curvas A/Ci analisadas foram: máxima assimilação de CO₂ (A_{max} , capacidade fotossintética); eficiência aparente de carboxilação (k), estimada a partir do trecho linear inicial da curva A/Ci; e limitação estomática relativa da fotossíntese (L_s), calculada segundo Farquhar e Sharkey (1982)

$$L_s = [(A' - A)/A'] * 100,$$

onde A' é a assimilação de CO₂ quando C_i equivale a concentração atmosférica de CO₂ ($370 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$) e A é a assimilação de CO₂ quando a concentração de CO₂ na câmara de amostragem for similar a concentração atmosférica.

2.1.2 Curvas A/DFFF

A fotossíntese em plantas pode ser descrita quantitativamente pelas curvas de A/DFFF que discriminam alguns pontos: máxima assimilação de CO₂; ponto de compensação a luz (PCL); ponto de saturação a luz (PSL) no qual 90% de assimilação de CO₂ máxima é atingida; rendimento quântico aparente (μ), correspondendo ao inclinação da região linear inicial da curva A/DFFF; e respiração da folha (R_f) quando DFFF = $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Folhas sadias e totalmente expandidas foram submetidas a diferentes intensidades de DFFF, desde 0 até $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 3 a 6 minutos, dependendo da velocidade de estabilização das leituras, sendo registradas as leituras ao final de cada etapa. Durante estas medições, a concentração de CO₂ na câmara de amostragem do Li-6400XTR foi mantida em $380 \mu\text{mol mol}^{-1}$, a temperatura da folha foi ajustada de acordo com a temperatura de crescimento, e o déficit de pressão de vapor foi mantido em torno de 1,5 kPa com auxílio de um gerador de ponto de orvalho (modelo Li-610, Li-Cor) acoplado ao Li-6400XTR. A luz para as curvas foi fornecida com uma fonte de LEDs de emissão no espectro do vermelho acoplada a câmara de amostragem do Li-6400XTR.

As curvas de resposta A/DFFF foram ajustadas de acordo com a equação de (PRADO; MORAES, 1997).

$$A = A_{max} (1 - e^{-c(DFFF-CP)}),$$

Onde, A é a assimilação de CO_2 momentânea, A_{max} é o máximo assimilação de CO_2 , c é a constante relacionada à convexidade da curva, e CP é o ponto de compensação de luz.

Todas as curvas A/Ci e A/DFFF foram realizadas em quatro plantas por tratamento em cada experimento das 9:00 as 11:00h, período de maior atividade fotossintética (PRADO; MORAES, 1997).

A fotorrespiração para as plantas C3 foi calculada de acordo com Sharkey (1988) utilizando os valores da trocas gasosas (A_{max} e R_d) no ponto de saturação luminoso. Segundo Carmo-Silva et al. (2008) a fotorrespiração em espécies de gramíneas C4 com C_i acima de 200 ppm é negligenciável, dessa forma, esse parâmetro não foi calculado para a braquiária.

2.2 Fluorescência da Clorofila a

A avaliação da atividade fotoquímica, por meio da análise de fluorescência da clorofila *a*, foi realizada simultaneamente às curvas A-DFFF com o fluorômetro de luz modulada (LI-6400-40) acoplado ao Li-6400XTR. Os parâmetros determinados foram: eficiência quântica potencial (F_v/F_m) e efetiva ($\Delta F/F_m'$) do fotossistema II (FSII), coeficiente de extinção não-fotoquímico [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$] da fluorescência e a taxa de transporte de elétrons ($ETR = DFFF * \Delta F/F_m' * 0,5 * 0,84$) (BILGUER et al., 1995). Os valores de F_m e F_v indicam, respectivamente, as fluorescências máxima e variável determinadas após 30 minutos de adaptação ao escuro. F_m' e F_s são, respectivamente, a fluorescência máxima e no estado de equilíbrio dinâmico na presença de luz, e F_0' representa a fluorescência basal após a excitação do FSII.

O dreno alternativo de elétrons (*DAE*) foi calculado como a relação entre a eficiência quântica efetiva do FSII no ponto de saturação à luz ($\Delta F/F_m'$) e a eficiência quântica de fixação de CO_2 (ϕCO_2), conforme proposto por Ribeiro et al. (2003).

$$DAE = \Delta F/F_m' / \phi\text{CO}_2$$

ϕCO_2 foi calculado de acordo com Edwards & Baker (1993)

$$\phi\text{CO}_2 = [(A_{maxL} + R_D) / (P_{satL} * 0,84)]$$

2.3 Variáveis de Crescimento

A área foliar total foi medida com um integrador portátil de área foliar (modelo LI-3000A, Li-Cor, USA), e a área foliar específica foi obtida pela relação entre a área foliar e a massa seca das folhas. Para a quantificação da massa seca (g), as folhas foram armazenadas em sacos de papel, identificadas e mantidas em estufa sob uma temperatura de 70 °C até obtenção de massa constante. Ao final dos tratamentos a massa seca total das plantas foi avaliada fracionando-se entre massa seca da raiz e parte área.

2.4 Extravazamento de Eletrólitos Celulares

O vazamento de eletrólitos celulares foi avaliado por condutividade elétrica de uma solução aquosa. Foram coletados 10 discos de folhas extraídos de cada repetição em todos os tratamentos, em seguida foram colocados em um recipiente plástico com 10 mL de deionizada, os recipientes com a solução foram tampados e mantidos à temperatura de 25° C por 24 horas. Após a encubação, a condutividade do meio foi determinada (Xi) com o auxílio de um medidor portátil de condutividade elétrica

(LTLutron, modelo CD-4301). Após a avaliação da condutividade elétrica em condições naturais, a solução foi submetida a banho Maria a 60°C por 3 horas, em seguida a condutividade elétrica do meio foi avaliada novamente (X_f). O Extravasamento de eletrólitos foi expresso como a porcentagem de condutividade em relação à condutividade total após o aquecimento por 60 minutos a 80° C $[(X_i/X_f) \times 100]$ (CAMPOS; THI, 1997).

Essa técnica permite avaliar a integridade das membranas celulares visto que quanto menor a condutividade elétrica da solução, menor é a quantidade de eletrólitos que extravasam das membranas indicando seu grau de integridade.

2.5 Índice de Conteúdo de Clorofila

Para a obtenção do teor de clorofila nas folhas, utilizou-se um medidor portátil de clorofila (modelo CCM-200, OPTI-SCIENCE, USA), tomando-se sempre o cuidado de evitar a nervura central.

2.6 Análise Estatística dos Resultados

Os resultados de cada variável foram analisados por meio de análise de variância (ANOVA, $p = 0,05$) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($p = 0,05$).

2.7 Índice de Plasticidade Fenotípica

Valores de Índice de Plasticidade Fenotípica (IPF) foram calculados para alguns parâmetros fisiológicos essenciais entre os diferentes regimes de temperatura (20, 30 e 40°C), de acordo com Rozendaal et al. (2006) e Valladares et al. (2006):

$$\text{IPF} = (\text{média máxima} - \text{média mínima}) / (\text{média máxima})$$

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Os resultados mostraram que os valores de $A_{\text{max-luz}}$ aumentaram significativamente nas duas espécies em resposta ao aumento de temperatura, contudo, a braquiária obteve maiores valores de $A_{\text{max-luz}}$ ($p < 0,05$) em comparação a soja, uma diferença de 34% (Tabela 1), o que indica uma melhor eficiência de espécies do tipo C4 em relação à C3 sob temperatura mais elevadas. Quando submetidas à baixa temperatura, os valores de $A_{\text{max-luz}}$ tenderam a aumentar na soja, enquanto a braquiária apresentou uma redução de 32,5% em relação o controle. Em geral, o crescimento em baixas temperaturas resulta no aumento da capacidade fotossintética em espécies do metabolismo C3, devido o alto teor de nitrogênio foliar, que via de regra, está associada à síntese de clorofila. Isto foi confirmado no presente trabalho, onde os valores de índice de conteúdo de clorofila (ICC) na soja aumentaram sob condição de 20°C (Tabela 4). Outro aspecto que favorece a assimilação de carbono em plantas C3 crescidas no frio, é o aumento da atividade das enzimas fotossintéticas. Em muitos casos, isto inclui a Rubisco, resultando no aumento da atividade desta enzima (BADGER et al., 1982; YAMORI et al., 2005; HIKOSAKA et al., 2006; SAGE; KUBIEN, 2007). Em contrapartida, as plantas de metabolismo C4 são mais sensíveis ao frio, pois as enzimas do ciclo C4 são lábeis a baixas temperaturas, principalmente a PEPcase e a piruvato ortofosfato diquinase (DU, NOSE; WASANO 1999). Vários trabalhos realizados com plantas de metabolismo C4 sob baixas temperaturas demonstraram que a capacidade da Rubisco pode limitar a taxa fotossintética abaixo de 20°C (KUBIEN et al., 2003, LEEGOOD; EDWARDS, 1996; FRACHEBOUD et al., 1999; PITTERMANN; SAGE, 2000, 2001).

Os pontos de compensação ($P_{\text{com-luz}}$) e saturação à luz ($P_{\text{sat-luz}}$) mostraram um aumento significativo à 20°C e 40°C na soja, enquanto a braquiária apresentou um aumento apenas em condições de 20°C, atingindo valores superiores aos observados em soja. Os valores de eficiência quântica aparente (EQA) apresentaram uma redução somente na espécie C4 sob temperatura de 20°C. Isso mostra a maior susceptibilidade da espécie C4 à temperaturas baixas (FRYER et al., 1998), fazendo que haja um

aumento da necessidade de energia luminosa para o processo fotossintético em função da redução da eficiência quântica.

TABELA 1 - Valores médios de eficiência quântica aparente (EQA), respiração no escuro (Rd), fotorrespiração (Fr), assimilação máxima em luz saturante ($A_{\text{max-luz}}$), pontos de compensação à luz ($P_{\text{com-luz}}$), ponto saturação à luz ($P_{\text{sat-luz}}$) e dreno alternativo de elétrons (DAE) em plantas de soja e braquiária submetidas a diferentes regimes de temperatura. Letras maiúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre as espécies dentro de cada tratamento de temperatura; letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre os tratamentos de temperatura dentro de cada espécie

Temperatura °C	Soja			Braquiária		
	20	30	40	20	30	40
EQA	0,057 ^{Aa}	0,053 ^{Aa}	0,061 ^{Aa}	0,035 ^{Bb}	0,063 ^{Aa}	0,067 ^{Aa}
Rd ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	2,5 ^{Aa}	1,2 ^{Bb}	2,4 ^{Aa}	2,1 ^{Aa}	2,2 ^{Aa}	2,4 ^{Aa}
F_R ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	3,2 ^b	3,7 ^b	6,1 ^a	.*	.*	.*
$A_{\text{max-luz}}$ ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	15,2 ^{Aab}	13,2 ^{Bb}	18,5 ^{Ba}	13,7 ^{Ac}	20,34 ^{Ab}	27,6 ^{Aa}
$P_{\text{com-luz}}$ ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	43,1 ^{Ba}	21,3 ^{Ab}	36,9 ^{Aab}	60,7 ^{Aa}	32,6 ^{Ab}	35,6 ^{Ab}
$P_{\text{sat-luz}}$ ($\mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	716 ^{Ba}	493 ^{Bb}	714 ^{Aa}	977 ^{Aa}	757 ^{Aa}	679 ^{Aa}
DAE	3,53 ^{Ab}	4,02 ^{Aa}	4,09 ^{Aa}	2,69 ^{Bb}	2,98 ^{Bab}	3,19 ^{Ba}

* valores de Fr em gramíneas C4 podem ser considerados insignificantes em níveis de Ci acima de 200 $\mu\text{L mol}^{-1}$ (CARMO-SILVA et al., 2008).

Nos parâmetros extraídos das curvas A/Ci (Tabela 2), ambas as espécies apresentaram valores de A_{maxCO_2} maiores quando submetidas à temperatura elevada e menores sob baixa temperatura. Porém, os valores de A_{maxCO_2} sob 20°C na espécie C3 foram maiores ($p < 0,05$) em relação a C4. Os valores de eficiência de carboxilação aparente (ϵ) na braquiária aumentaram a medida em que os níveis de temperatura foram incrementados, enquanto na soja não foram detectadas diferenças estatísticas nos valores de ϵ sob influência dos tratamentos de temperatura. Entre as espécies, os valores de ϵ da braquiária foram muitas vezes superiores aos observados em soja nas

temperaturas de 30 e 40°C. Em função do aparato de concentração de CO₂, as espécies C4 possuem tipicamente atividade de carboxilação superior às espécies C3 (SAGE, 2002).

Em um ambiente natural, as plantas estão vulneráveis a condições climáticas adversas. Alta temperatura associada com irradiação excessiva tende a aumentar o déficit de pressão de vapor da atmosfera (DPV), favorecendo a transpiração e contribuindo para o fechamento estomático com conseqüente limitação da concentração interna de CO₂ e tendência da diminuição da taxa fotossintética. Isso é corroborado pelos valores de limitação estomática ao CO₂ (Ls) (Tabela 2) que aumentaram significativamente na soja em resposta a temperatura de 40°C, aumentando a resistência a entrada de CO₂ na folha, enquanto foi observada uma redução nos valores de Ls na braquiária ($p < 0,05$). A Ls da espécie C4 aumentou sob 20°C e foi o dobro em relação a espécie C3 sob baixa temperatura, o que deve ser um fator importante para explicar a maior redução nos valores de $A_{\max\text{CO}_2}$ na espécie C4 (Tabela 2).

Além dos fatores relacionados à limitação estomática, os níveis mais elevados da temperatura ótima para fotossíntese nas plantas C4 em relação a C3 podem ser atribuídos aos mecanismos de concentração de CO₂, devido à alta atividade da PEP carboxilase no metabolismo C4. Em altas temperaturas, a relação entre as solubilidades do dióxido de carbono e oxigênio (CO₂/O₂) aumenta devido ao maior decréscimo na solubilidade do CO₂ (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; JORDAN; OGREN, 1984). Logo, a alta temperatura afeta a fotossíntese pelo aumento na resistência do mesófilo foliar à passagem do CO₂ em relação ao O₂ (KHAIRI et al., 1976). Isso facilita a oxigenação da RuBP, favorecendo a fotorrespiração especialmente em plantas C3 (LAWLOR, 1979; BERNACCHI et al., 2002; AL-KHATIB; PAULSEN, 1984; KRAMER, 1980). Entretanto, no presente estudo, embora os valores de fotorrespiração (Fr) tenham aumentado significativamente nas plantas de soja sob 40°C, a capacidade fotossintética não foi reduzida (Tabela 1). Assim, provavelmente esse aumento da Fr pode ter atuado com um dreno alternativo de elétrons, uma vez que os valores de ETR a 40°C aumentaram 50 % (Tabela 3) em relação a um aumento de 40 % da capacidade fotossintética (Tabela 1).

TABELA 2 - Valores médios de eficiência aparente de carboxilação (ϵ), assimilação máxima em CO₂ saturante ($A_{\max\text{-CO}_2}$), ponto de compensação ao CO₂ ($P_{\text{com-CO}_2}$), ponto de saturação ao CO₂ ($P_{\text{sat-CO}_2}$) e limitação estomática ao CO₂ (Ls) em plantas de soja e braquiária submetidas diferentes regimes de temperatura

Temperatura °C	Soja			Braquiária		
	20	30	40	20	30	40
ϵ	0,878 ^{Aa}	0,497 ^{Ba}	0,563 ^{Ba}	0,936 ^{Ac}	2,714 ^{Ab}	4,397 ^{Aa}
$A_{\max\text{CO}_2}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	16,7 ^{Ab}	20,2 ^{Ab}	29,5 ^{Aa}	11,1 ^{Bb}	20,6 ^{Aa}	25,4 ^{Aa}
P_{comCO_2} (Pa)	7,2 ^{Aa}	7,0 ^{Aa}	8,4 ^{Aa}	3,5 ^{Ba}	1,6 ^{Bb}	2,5 ^{Bab}
P_{satCO_2} (Pa)	47 ^{Ab}	84 ^{Aa}	83 ^{Aa}	30 ^{Ba}	14 ^{Bb}	13 ^{Bb}
LS	9,80 ^{Bb}	16,94 ^{Ba}	20,99 ^{Aa}	18,71 ^{Aa}	14,63 ^{Ba}	6,87 ^{Bb}

Letras maiúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre as espécies dentro de cada tratamento de temperatura; letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre os tratamentos de temperatura dentro de cada espécie

Os valores do DAE mantiveram-se relativamente constantes em ambas as espécies, embora tenha havido tendência de aumento em temperatura elevada. Contudo, a soja apresentou maiores valores ($p < 0,05$) em comparação à braquiária, uma diferença em torno de 23,5% (Tabela 1). O dreno alternativo de elétrons (DAE) funciona como uma via de escape para o excesso de energia proveniente da cadeia de transporte de elétrons da etapa fotoquímica, tal aspecto colabora para a manutenção de níveis adequados de espécies reativas de oxigênio (ROS), mantendo a integridade do aparato fotossintético mesmo sob condições de estresse ambiental, seja de caráter biótico ou abiótico (RIBEIRO et al., 2004; KOZAKI; TAKEBA, 1996; CORNIC; FRESNEAU, 2002, HAUP-HERTING; FOCK, 2002; LEVINE, 1999; GECHEV et al., 2002, 2009).

Segundo Berry; Björkman (1980) e Mamedov et al. (1993), quando a temperatura excede o ponto ótimo para a fotossíntese, considera-se que os danos primários estão associados à perda de estabilidade e desestruturação físico-química das biomembranas, o que afeta a estabilidade do aparato fotossintético, localizado nas membranas dos tilacóides, sobretudo o fotossistema II. Como resultado da ocorrência

de danos à integridade funcional das membranas do cloroplasto e da mitocôndria, processos como a fotossíntese e a respiração tendem a ser prejudicados, uma vez que são dependentes da atividade de transporte de elétrons e enzimas associadas às biomembranas. Os resultados deste trabalho sugerem a ocorrência de um processo de aclimação das plantas, minimizando tais efeitos, uma vez que sob alta temperatura não houve aumento de danos aparentes na estrutura das membranas, como indicado pela comparação dos resultados do extravasamento de eletrólitos para as temperaturas de 30 e 40°C. Isso é suportado pelo aumento das taxas respiratórias (R_d) (Tabela 1), que podem ter contribuído para o fornecimento de energia para processos de reparo celular. Por outro lado, o crescimento sob temperatura baixa causou maiores valores de EM, indicando maiores danos às membranas, principalmente na espécie C4. Esse maior dano na membrana deve ter contribuído para a significativa redução dos valores de ETR na braquiária (Tabela 3), em virtude de uma maior desestruturação do aparato fotoquímico (ALLEN; ORT, 2001; SUZUKI; MITTLER, 2006).

Em condições de frio e calor, os valores de respiração no escuro (R_d) aumentaram significativamente na soja, enquanto na braquiária, os mesmos tenderam a aumentar apenas em temperatura elevada (Tabela 1). A alta taxa de R_d pode ser um resultado combinado de custo energético para a manutenção celular e maior disponibilidade de carboidratos devido às maiores taxas de assimilação (SIMS; PEARCY, 1991; ATKIN, 2009), como foi indicado por nossos resultados relacionando o aumento da capacidade fotossintética (Tabelas 1 e 2) com o aumento da respiração (Tabela 1) e, no caso da soja, levando a manutenção da estrutura das membranas pelo aumento da respiração de manutenção (Tabela 4).

Embora fosse esperado que a temperatura elevada reduzisse a eficiência fotoquímica das plantas (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; MAMEDOV et al., 1993; HAVAUX 1993), os valores de eficiência quântica potencial do FSII (F_v/F_m) não evidenciaram sinais de fotoinibição (Tabela 3). Na braquiária, os parâmetros de eficiência quântica da antena (F_v'/F_m'), eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_m'$) e quenching fotoquímico (qP), foram significativamente maiores na temperatura de 40°C, com aumentos de 18,2%, 44,5% e 31,8% respectivamente. Sob temperatura de 20°C, os valores de

F_v'/F_m' e $\Delta F/F_m'$ decresceram ($p < 0,05$) apenas na espécie C4. A soja apresentou um padrão semelhante à braquiária, exceto o qP que não sofreu variações.

Em temperatura de 40°C, os valores do qP da soja foram menores ($p < 0,05$) em comparação à braquiária. Por outro lado, sob temperatura de 20 e 30°C, a soja apresentou valores maiores ($p < 0,05$) que a braquiária nos parâmetros de F_v'/F_m' , $\Delta F/F_m'$ e qP . Comparando-se os ambientes, o *quenching* não fotoquímico (NPQ) na espécie C4 foi significativamente ($p < 0,05$) menor sob temperatura elevada, não sendo alterado na espécie C3, embora tendesse a diminuir. Pastenes; Horton (1996) e, Bukhov et al. (1999) relataram que moderado estresse térmico provoca um aumento na condutância de prótons no tilacóide e no fluxo cíclico de elétrons em torno do PSI, o que poderia explicar o aumento de ETR observado em nossos resultados. Além disso, altas temperaturas podem aumentar o conteúdo de pigmentos fotossintéticos, contribuindo para uma maior eficiência do aparato fotoquímico (ORMROD et al., 1999). Leipner et al. (1999) relatam também uma redução nos pigmentos em plantas C4 sob condições de temperatura baixa, como foi observado em ambas as espécies em nosso estudo (Tabela 4). Os valores de taxa de transporte de elétrons (ETR) foram superiores ($p < 0,05$) em ambas as espécies na temperatura de 40°C, entretanto, não diferiram entre si neste regime de temperatura. Sob condição de 20°C, a braquiária obteve menores valores ($p < 0,05$) de ETR, enquanto a soja tendeu a aumentar em relação a temperatura de referência de 30°C (Tabela 3).

TABELA 3 - Valores médios da eficiência quântica potencial do FSII (F_v/F_m), eficiência quântica efetiva do FSII ($\Delta F/F_m'$), eficiência quântica da antena (F_v'/F_m'), *quenching* fotoquímico (qP), *quenching* não fotoquímico (NPQ) e taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) em plantas de soja e braquiária submetidas a diferentes regimes de temperatura

Temperatura °C	Soja			Braquiária		
	20	30	40	20	30	40
F_v/F_m	0,73 ^{Ab}	0,74 ^{Bb}	0,79 ^{Aa}	0,75 ^{Ab}	0,78 ^{Aa}	0,79 ^{Aa}
F_v'/F_m'	0,35 ^{Ac}	0,40 ^{Ab}	0,45 ^{Aa}	0,23 ^{Bc}	0,36 ^{Bb}	0,44 ^{Aa}
$\Delta F/F_m$	0,18 ^{Ac}	0,22 ^{Ab}	0,25 ^{Aa}	0,10 ^{Bc}	0,15 ^{Bb}	0,27 ^{Aa}
qP	0,52 ^{Aa}	0,54 ^{Aa}	0,54 ^{Ba}	0,42 ^{Bb}	0,43 ^{Bb}	0,63 ^{Aa}
NPQ	2,22 ^{Aa}	2,20 ^{Aa}	1,87 ^{Aa}	2,78 ^{Aa}	2,53 ^{Aa}	1,81 ^{Ab}
ETR ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	62,67 ^{Ab}	57,36 ^{Ab}	85,93 ^{Aa}	42,50 ^{Bc}	66,14 ^{Ab}	94,58 ^{Aa}

Letras maiúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre as espécies dentro de cada tratamento de temperatura; letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre os tratamentos de temperatura dentro de cada espécie.

Os resultados de análise de crescimento (Tabela 4) indicaram que a alocação de biomassa foi sensível a exposição às diferentes temperaturas de crescimento, como observado em outros estudos (WILLIAMS; BLACK, 1993; BRUHN et al., 2000; LOVEYS et al., 2002). Em geral, os valores de todos os parâmetros avaliados foram reduzidos em ambas as espécies nas temperaturas de crescimento de 20 e 40°C, como a massa seca total (MS_T) e área foliar (AF). Porém, as principais diferenças detectadas foram na braquiária, onde a massa seca foliar, massa seca do caule e massa seca total foram reduzidas significativamente sob 40°C, além de uma redução de 50% na massa seca da raiz sob 20°C. Na soja, apenas a MS_T mostrou uma redução significativa ($p < 0,05$) à 20 e 40°C. Contudo, o efeito no crescimento foi mais acentuado quando as espécies foram submetidas à baixa temperatura. Mas em geral, a braquiária obteve maior acúmulo de biomassa em relação à soja (Tabela 4).

A relação PA/R não foi significativamente afetada pelos tratamentos de temperatura (Tabela 4). Entretanto, a soja apresentou valores maiores de PA/R em

relação à braquiária, com diferença significativa sob 20 e 40°C, indicando a maior alocação de biomassa nas raízes nas plantas de metabolismo C4.

Em ambas as espécies, sob regimes de temperatura 20 e 40°C, os valores da área foliar (AF) decresceram. Importante ressaltar que essa redução foi mais acentuada no frio para as duas espécies, principalmente na espécie C4 que apresentou uma redução de 60%, enquanto na soja a redução foi de 42%. Os valores de área foliar específica (AEF) foram menores ($p < 0,05$) na soja sob 40°C, ocorrendo ainda maior redução sob condições de baixa temperatura. Os menores valores detectados na braquiária foram sob temperaturas de 20°C. Nas espécies C3 e C4, o ICC foi significativamente ($p < 0,05$) maior na temperatura de 40°C, tendo um aumento em média de 50%. Sob baixa temperatura, os valores de ICC na soja também aumentaram, porém foram menores quando comparados aos valores observados a 40°C. De forma geral, a braquiária foi mais afetada pelo frio, mostrando uma redução no ICC de 36% e 59% em relação às temperaturas de 30 e 40°C, respectivamente.

TABELA 4 - Valores médios da análise estrutural e de crescimento em plantas de soja e braquiária submetidas a diferentes regimes de temperatura. Massa seca da folha (MS_F), massa seca do caule (MS_C), massa seca da raiz (MS_R), massa seca total da parte aérea (MS_T), área foliar (AF), relação parte aérea/raiz (PA/R), área específica foliar (AFE), índice de conteúdo de clorofila (ICC) e extravasamento de membrana, (EM)

Temperatura °C	Soja			Braquiária		
	20	30	40	20	30	40
MS_F (g)	3,38 ^b	4,57 ^a	3,94 ^{ba}	5,17 ^c	11,27 ^a	6,62 ^b
MS_C (g)	1,45 ^b	5,97 ^a	4,18 ^a	3,57 ^c	13,31 ^a	7,71 ^b
MS_R (g)	1,20 ^a	2,43 ^a	1,55 ^a	4,36 ^b	8,16 ^a	8,21 ^a
MS_T (g)	5,90 ^c	12,97 ^a	9,67 ^b	13,10 ^c	32,74 ^a	22,54 ^b
AF (cm^2)	591,39 ^c	1026,53 ^a	773,79 ^b	924,04 ^c	2323,20 ^a	1321,91 ^b
PA/R (g)	4,82 ^{Aa}	5,30 ^{Aa}	6,44 ^{Aa}	2,09 ^{Ba}	3,51 ^{Aa}	1,96 ^{Ba}
AFE ($cm^2 g^{-1}$)	175,83 ^{Ac}	225,06 ^{Aa}	197,74 ^{Ab}	180,11 ^{Ab}	208,08 ^{Ba}	199,91 ^{Aa}
ICC	17,04 ^{Ab}	10,6 ^{Bc}	26,5 ^{Aa}	10,33 ^{Bc}	16,2 ^{Ab}	25,8 ^{Aa}
EM ($ms g^{-1}$)	57,64 ^{Ba}	44,26 ^{Ab}	41,68 ^{Ab}	83,00 ^{Aa}	40,73 ^{Ab}	38,33 ^{Ab}

Letras maiúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre as espécies dentro de cada tratamento de temperatura; letras minúsculas diferentes indicam diferença estatística ($p < 0,05$) entre os tratamentos de temperatura dentro de cada espécie

A partir de uma análise de plasticidade fenotípica de algumas características marcantes (Tabela 5), nossos resultados mostram que, apesar das espécies apresentarem variações relativas similares da biomassa, as respostas fisiológicas à temperatura foram distintas. A espécie C3 apresentou menor variação da capacidade fotossintética (A_{maxluz}) em resposta às temperaturas de crescimento (IPF = 0,29) em relação a espécie C4 (IPF = 0,50), com maior estabilidade das membranas (IPF de 0,28 e 0,54, respectivamente). Essa maior estabilidade das membranas na soja pode ser explicada pelo aumento do custo respiratório (AMTHOR, 1994; NELSON, 1994) nas temperaturas de 20 e 40°C. Enquanto o valor do IPF da Rd na soja foi de 0,50, na braquiária foi de apenas 0,12 sem variação estatística entre os tratamentos (Tabela 1).

TABELA 5 - Valores de Índice de Plasticidade Fenotípica (IPF) calculados para alguns parâmetros fisiológicos essenciais entre os diferentes regimes de temperatura (20, 30 e 40°C)

IPF	Soja	Braquiária
$A_{\text{max-luz}}$	0,29	0,50
Rd	0,50	0,12
EM	0,28	0,54
MS_T	0,55	0,60

De acordo com Rozendaal et al. (2006) e Valladares et al. (2006)

4 CONCLUSÃO

O conjunto de resultados indicou que a temperatura baixa causou maiores danos a ambas as espécies, particularmente na espécie C4. Por outro lado, ambas as espécies mostraram maior capacidade de aclimação a temperatura elevada. De forma geral, contrariamente ao observado na literatura a espécie C4 apresentou uma plasticidade fenotípica comparável à espécie C3.

REFERÊNCIAS

AL-KHATIB, K.; PAULSEN, G. M. Mode of high temperature injury to wheat during grain development. **Physiology Plant**, n. 3, v. 61, p. 363–368, 1984.

ALLEN, D. J.; ORT, D. R. Impacts of Chilling Temperatures on Photosynthesis in Warmclimate Plants. **Trends in Plant Science**, n. 1, v. 6, p. 36–42, 2001.

AMTHOR, J. S. Respiration and Carbon Assimilate Use. In: BOOTE, K. J. et al. (eds.). **Physiology and Determination of Crop Yield**. Madison: ASA/CSSA/SSSA, 1994. p. 221-250.

ASADA, K. Radical production and scavenging in the chloroplast. In: BAKER, N. R. (ed.). **Photosynthesis and the Environment**. Dordrecht Netherland: Kluwer Academic Publisher, 1996. p. 123-150.

ATKIN, O. K.; MACHERE, L. D. The crucial role of plant mitochondria orchestrating drought tolerance. **Annals of Botany**, n. 3, v. 103, p. 581-597, 2009.

BADGER, M. R.; BJÖRKMAN, O.; ARMOND, P. A. An analysis of photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants—temperature acclimation in the desert evergreen *Nerium oleander* L. **Plant Cell and Environmental**, n. 1, v. 5, p. 85–99, 1982.

BERNACCHI, C. J. et al. Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and limitations to photosynthesis in vivo. **Plant Physiology**, n. 4, v. 130, p. 1992-1998, 2002.

BERRY, J. A.; BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review Plant Physiology**, v. 31, p. 491-543, 1980.

BILGUER, W.; SCHREIBER, U.; BOCK, M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. **Oecologia**, n. 4, v. 102, p. 425-432, 1995.

BJÖRKMAN, O. Responses to different quantum flux densities. In: LANGE, O. et al. (eds.). **Encyclopedia of Plant Physiology**. V. 12A. Berlin: Springer, 1981. p. 57-107. (New Series).

BLOKHINA, O.; VIROLAINEN, E.; FAGERSTEDT, K. V. Antioxidants, Oxidative Damage and Oxidative Deprivation Stress: a Review. **Annals of Botany**, n. 2, v. 91, p. 179-194, 2003.

BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, v. 13, p. 115-155, 1965.

BRUHN, D.; LEVERENZ, J. W.; SAXE, H. Effects of tree size and temperature on relative growth rate and its components of *Fagus sylvatica* seedlings exposed to two partial pressures of atmospheric [CO₂]. **New Phytologist**, n. 3, v. 146, p. 415–425, 2000.

BUKHOV, N. G. et al. Heat sensitivity of chloroplast and leaves: leakage of protons from thylakoids and reversible activation of cyclic electron transport. **Photosynthesis Research**, n. 1, v. 59, p. 81-93, 1999.

CARMO-SILVA, A. E. et al. Photorespiration in C₄ grasses remains slow under drought conditions. **Plant, Cell and Environment**, n. 7, v. 31, p. 925-940, 2008.

CLEN, H. H.; SHEN, Z. Y.; LI, P. H. Adaptability of Plants to High Temperature Stress. **Crop Science**, n. 4, v. 22, p. 719-725, 1982.

CORNIC, G.; FRESNEAU, C. Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. **Annals of Botany**, n. 7, v. 89, p. 887-894, 2002.

CRAFTS-BRANDER, S. J.; VAN DE LOO F. J.; SALVUCCI, M. E. The two forms of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase differ in sensitivity to elevated temperature. **Plant Physiology**, n. 2, v. 114, p. 439–444, 1997.

DUY, C.; NOSE, A.; WASANO, K. Effects of chilling temperature on photosynthetic rates, photosynthetic enzyme activities and metabolite levels in three sugarcane species. **Plant, Cell and Environment**, n. 3, v. 22, p. 317–324, 1999.

DWYER, S. A. et al. High temperature acclimation of C4 photosynthesis is linked to changes in photosynthetic biochemistry. **Plant, Cell and Environment**, n. 1, v. 30, p. 53–66, 2007.

EDWARDS, G.; WALKER, D. **C3, C4: Mechanisms and Cellular and Environmental Regulation of Photosynthesis**. Berkeley: University of California Press, 1983.

FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 33, p. 317-345, 1982.

FLEXAS, J. et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. **Physiologia Plantarum**, n. 3, v. 127, p. 343-352, 2006.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signaling. **New Phytologist**, n. 3, v. 146, p. 359-388, 2000.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplast, peroxisomes and mitochondria. **Plant Physiology**, n. 3, v. 119, p. 355-364, 2003.

FRACHEBOUD, Y. et al. Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.). **Journal of Experimental Botany**, n. 338, v. 50, p. 1533-1540, 1999.

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**, n. 32, v. 116, p. 571-580, 1998.

GECHEV, T. et al. Reactive Oxygen Species as Signaling Molecules Controlling Stress Adaptation in Plants. In: PESSARAKLI, M. **Handbook of Photosynthesis**. Boca Raton: Taylor & Francis, 2009.

GEORGIEVA, K. Some mechanisms of damage and acclimation of the photosynthetic apparatus due to high temperature. **Bulgarian Journal of Plant Physiology**, v. 25, n. 3/4, p. 89-99, 1999.

GOPEFERT, H., ROSSETTI, L. A., SOUZA, J. Eventos generalizados e seguridade Agrícola. Brasília: IPEA, Ministério do Planejamento, 1993. p. 281.

HÄLLGREN, J. E.; STRAND, M.; LUNDMARK, T. Temperature stress. In: RAGHAVENDRA, A.S. (ed.). **Physiology of trees**. New York: John Wiley and Sons, 1991. p. 301-335.

HAUPT-HERTING, S.; FOCK, H. P. Oxygen exchange in relation to carbon assimilation in water-stressed leaves during photosynthesis. **Annals of Botany**, n. 7, v. 89, p. 851–859, 2002.

HAVAUX, M. Rapid photosynthetic adaptation to heat stress triggered in potato leaves by moderately elevated temperatures. **Plant, Cell and Environment**, n. 4, v. 16, p. 461-467, 1993.

HEATH, R. L.; PACKER, L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and Stoichiometry of fatty acid peroxidation. **Archives Biochemistry Biophysics**, n. 1, v. 125, p. 189-198, 1968.

HIKOSAKA, K. et al. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of Experimental Botany**. n. 2, v. 57, p. 291–302, 2006.

JORDAN, D. B.; OGREN, W. L. The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Dependence on ribulose bisphosphate concentration, pH and temperature. **Planta**, n. 4, v. 1641, p. 308-313, 1984.

KERBAUY, G. B. **Fisiologia Vegetal**. 2.ed. São Paulo: Guanabara Koogan, 2008. p. 82-133.

KHAIRI, M. M. A.; HALL, A. E. Temperature and humidity effects on net photosynthesis and transpiration of Citrus. **Physiologia Plantarum**, n. 1, v. 36, p. 29-34, 1976.

KOZAKI, A.; TAKEBA, G. Photorespiration protects C3 plants from photooxidation. **Nature**, v. 384, p. 557-560, 1996.

KRAMER, P. J. Species Differences with Respect to Water Absorption at Low Soil Temperatures. **American Journal of Botany**, v. 29, n. 9, p. 828-832, 1942.

KRAMER, P. J. Drought stress and origin of adaptation. In: TURNER, N. C.; KRAMER, P.J. (eds.). **Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress**. New York, NY: John Wiley, 1980. p. 6–20.

KUBIEN, D. S.; SAGE, R. F. C4 grasses in boreal fens: their occurrence in relation to microsite characteristics. **Oecologia**, n. 3, v. 137, p. 330–337, 2003.

KUBIEN, D. S.; SAGE, R.F. The temperature response of photosynthesis in tobacco with reduced amounts of Rubisco. **Plant, Cell and Environment**, n. 4, v. 31, p. 407–418, 2008.

KUBIEN, D. S. et al. C4 Photosynthesis at Low Temperature. A Study Using Transgenic Plants with Reduced Amounts of Rubisco. **Plant Physiology**, n. 3, v. 132, p. 1577–1585, 2003.

LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology**. New York: Springer-Verlag, 1995.

LAWLOR, D. W. Effects of water and heat stress on carbon metabolism of plants with C3 and C4 photosynthesis. In: MUSSEL, H.; STAPLES, R. C. (eds.). **Stress Physiology in Crop Plants**. New York: John Wiley and Sons, 1979. p. 304–326.

LEEGOOD, R. C.; EDWARDS, G. E. Carbon metabolism and photorespiration: temperature dependence in relation to other environmental factors. In: BAKER, N. R. (ed.). **Photosynthesis and the Environment**, 1995. p. 191–221.

LEVINE, A. Oxidative Stress as a Regulator of Environmental Responses in Plants. In: LERNER, H. R. (ed.). **Plants Responses to Environmental Stresses**. New York: Marcel Dekker, 1999. p. 247-264.

LEVITT, J. **Responses of Plants to Environmental Stresses**. v. I. New York: Acad. Press. 1980.

LONG, S. P.; BERNACCHI, C. J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. **Journal of Experimental Botany**, n. 392, v. 54, p. 2393-2401, 2003.

LONG, S. P. et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plants face the future. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 591–628, 2004.

LOVEYS, B. R. et al. Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast- and slow-growing plant species. **Plant, Cell and Environment**, n. 8, v. 25, p. 975–987, 2002.

MAMEDOV, M.; HAYASHI, H.; MURATA, N. Effects of glycerinebetaine and unsaturation of membrane lipids on heat stability of photosynthetic electron transport and phosphorylation reactions in *Synechocystis* PCC6803. **Biochimica Biophysica Acta**, v. 1142, n. 1/2, p. 1–5, 1993.

MARKHART, A. H. et al. Effect of Temperature on Water and Ion Transport in Soybean and Broccoli Systems. **Plant Physiology**, n. 1, v. 64, p. 83-87, 1979.

MASSAD, R. S.; TUZET, A.; BETHENOD, O. The effect of temperature on C4-type leaf photosynthesis parameters. **Plant, Cell and Environment**, n. 9, v. 30, p. 1191–1204, 2007.

MISHRA, R. K.; SINGHAL, G. S. Function of Photosynthetic Apparatus of Intact Wheat Leaves under High Light and Heat Stress and Its Relationship with Peroxidation of Thylakoid Lipids. **Plant Physiology**, v. 98, n. 1, p. 1-6, 1992.

MONSON, R. K.; LITTLEJOHN Jr., R. O.; WILLIAMS, G. J. Photosynthetic adaptation to temperature in four species from the Colorado shortgrass steppe: a physiological model for coexistence. **Oecologia**, n. 1, v. 58, p. 43-51, 1983.

MONTEIRO, J. A.; PRADO, C. H. B. A. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress. **Photosynthetica**, n. 1, v. 44, p. 39-45, 2006.

NELSON, C. J. Apparent Respiration and Plant Productivity, Use. In: BOOTE, K. J. et al. (eds). **Physiology and Determination of Crop Yield**. Madison: ASA/CSSA/SSSA, 1994. p. 251-258.

NILSEN, E.T.; ORCUTT, D. M. **The physiology of plants under stress**: abiotic factors. New York: John Wiley and Sons, 1996.

NOVOPLANSKY, A. Developmental plasticity in plants: implications of non-cognitive behavior. **Evolutionary Ecology**, n. 3, v. 16, p. 177-188, 2002.

ORMROD, D. P. et al. Elevated temperature and carbon dioxide affect chlorophylls and carotenoids in Douglas-Fir seedlings. **International Journal Plant Science**, n. 3, v. 160, p. 529–534, 1999.

PASTENES, C.; HORTON, P. Effects of high temperature on photosynthesis in beans (l. oxygen evolution and chlorophyll fluorescence). **Plant Physiology**, n. 3, v. 112, p. 1253-1260, 1996.

PIRES, W. **Manual de pastagem: formação, manejo e recuperação**. Viçosa: Aprenda fácil, 2006. p. 302.

PITTERMANN, J.; SAGE, R. F. Photosynthetic performance at low temperature of *Bouteloua gracilis* Lag., a high-altitude C₄ grass from the RockyMountains, USA. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 8, p. 811–823, 2000.

PITTERMANN, J.; SAGE, R. F. The response of the high altitude C₄ grass *Muhlenbergia montana* (Nutt.) A. S. Hitchc. to long- and short-term chilling. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 357, p. 829–838, 2001.

PRADO, C. H. B. A.; MORAES, J. A. P. V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of cerrado vegetation under field conditions.

Photosynthetica, n. 1, v. 33, p. 103-112, 1997.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. D.; OLIVEIRA, R. F. Early photosynthetic responses of sweet Orange plants infected with *Xylella fastidiosa*. **Physiological and Molecular Plant Pathology**, n. 3, v. 62, p. 167-173, 2003.

RIBEIRO, R. V.; MACHADO, E. C.; OLIVEIRA, R. F. Growth- and leaf-temperature effects on photosynthesis of sweet orange seedlings infected with *Xylella fastidiosa*.

Plant Pathology, n. 3, v. 53, p. 334-340, 2004.

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, n. 2, v. 20, p. 207-216, 2006.

SAGE, R. F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: the gas exchange perspective. **Photosynthesis Research**, n. 3, v. 39, p. 351-368, 1994.

SAGE, R. F. Variation in the K_{cat} of Rubisco in C₃ and C₄ plants and some implications for photosynthetic performance at high and low temperature. **Journal of experimental Botany**, n. 369, v. 53, p. 609-620, 2002.

SAGE, R. F.; PEARCY, R. W. The nitrogen use efficiency of C3 and C4 plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). **Plant Physiology**, n. 3, v. 84, p. 59-963, 1987.

SAGE, R. F.; PEARCY, R. W. The physiological ecology of C4 photosynthesis. In: LEEGOOD, R. C.; SHARKEY, T. D.; VON CAEMMERER, S. (eds). **Photosynthesis: physiology and metabolism**. Dordrecht: The Netherlands: Kluwer Academic, 2000. p. 497-532.

SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, n. 9, v. 30, p. 1086-1106, 2007.

SAGE, R. F.; MCNKOWN, A. D. Is C4 photosynthesis less phenotypically plastic than C3 photosynthesis? **Journal of Experimental Botany**, n. 2, v. 57, p. 303-317, 2006.

SCHLICHTING, C. D.; SMITH, H. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. **Evolutionary Ecology**, n. 3, v. 16, p. 189-211, 2002.
SCHULZE, E. D.; BECK, E.; MULLER-HOHENSTEIN, K. **Plant Ecology**. Berlin: Springer-Verlag, 2002.

SHARKEY, T. D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Plant Physiology**, v. 73, p. 147-152. 1998.

SHEN, H. et al. Characteristics of leaf photosynthesis and simulated individual carbon budget in *Primula nutans* under contrasting light and temperature conditions. **Journal of Plant Research**, n. 2, v. 121, p. 191-200, 2008.

SIMS, D. A.; PEARCY, R. W. Photosynthesis and respiration in *Alocasia macrorrhiza* following transfers to high and low light. **Oecologia**, n. 3, v. 86, p. 447-453, 1991.

SOUZA, G. M.; OLIVEIRA, R. F. Estabilidade e complexidade em sistemas biológicos. In: SOUZA, G. M.; D'OTTAVIANO, I. M. L.; GONZALES, M. E. Q. (Eds.). **Auto-organização: estudos interdisciplinares**. Campinas: CLE/UNICAMP, 2004. v. 38, p. 123-136.

STEPIEN, P.; KLOBUS, G. Antioxidant defense in the leaves of C3 and C4 plants under salinity stress. **Physiologia Plantarum**, n. 1, v. 125, p. 31-40, 2005.

SUZUKI, N.; MITTLER, R. Reactive Oxygen Species and Temperature Stresses: A Delicate Balance between Signaling and Destruction. **Plant Physiology**, n. 1, v. 126, p. 45–51, 2006.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3.ed. Porto Alegre: Artmed Editora, 2004.

TROLINDER, N. L.; SHANG, S. In vitro selection and regeneration of cotton resistant to high temperature stress. **Plant Cell Reports**, n. 9, v. 10, p. 448-452, 1991.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimations of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of Ecology**, n. 6, v. 94, p. 1103-1116, 2006.

VON CAEMMERER, S. **Biochemical Models of Leaf Photosynthesis**. Collingwood: CSIRO Publishing, 2000. (Techniques in Plant Science n2).

WARD, J. K. et al. Comparative responses of model C3 and C4 plants to drought in low and elevated CO₂. **Global Change Biology**, n. 8, v. 5, p. 857-867, 1999.

WILLIAMS, D. G.; BLACK, R. A. Phenotypic variation in contrasting temperature environments – growth and photosynthesis 280 Atkin et al. in *Pennisetum setaceum* from different altitudes on Hawaii. **Functional Ecology**, v. 7, p. 623–633, 1993.

YAMORI, W.; NOGUCHI, K.; TERASHIMA, I. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. **Plant, Cell and Environment**, n. 4, v. 28, p. 536–547, 2005

YOSHIMURA, Y.; KUBOTA, F.; UENO, O. Structural and biochemical bases of photorespiration in C4 plants: quantification of organelles and glycine decarboxylase. **Planta**, n. 2, v. 220, p. 307-317, 2004.

ZIMMER, A. H.; EUCLIDES, V. P. B.; MACEDO, M. C. M. Manejo de plantas forrageiras do gênero *Brachiaria*. In: PEIXOTO, A. M.; MOURA, J. C.; FARIA, V. P. (Eds.). **Plantas forrageiras de Pastagens**. Piracicaba: FEALQ, 1995. p. 101-143.