

**EFEITOS DA TEMPERATURA AMBIENTE NA FOTOSSÍNTESE E NO
CRESCIMENTO EM PLANTAS JOVENS DE CANA-DE-AÇÚCAR**

ANDERSON GUERRA

**EFEITOS DA TEMPERATURA AMBIENTE NA FOTOSSÍNTESE E NO
CRESCIMENTO EM PLANTAS JOVENS DE CANA-DE-AÇÚCAR**

ANDERSON GUERRA

Dissertação de Mestrado apresentada a Pró-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação, Universidade do Oeste Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Agronomia - Área de Concentração: Produção Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Maia Souza

633.31
G934e

Guerra, Anderson.

Efeitos da temperatura ambiente na fotossíntese e no crescimento em plantas jovens de cana-de-açúcar / Anderson Guerra. – Presidente Prudente, 2013.

31 f.: il.

Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Universidade do Oeste Paulista – Unoeste, Presidente Prudente, SP, 2013.

Bibliografia.

Orientador: Gustavo Maia Souza

1. *Saccharum* spp. 2. Eficiência de Carboxilação. 3. Matéria seca do colmo.

Campus I Rua José Bongiovani, 700 · Cidade Universitária · CEP 19050 920 · Presidente Prudente SP · Tel| Fax: 18 3229 1000
Campus II Rodovia Raposo Tavares, Km 572 · Bairro Limoeiro · CEP 19067 175 · Presidente Prudente SP · Tel| Fax: 18 3229 2000

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "EFEITOS DA TEMPERATURA AMBIENTE NA FOTOSSÍNTESE E NO CRESCIMENTO EM PLANTAS JOVENS DE CANA-DE-AÇÚCAR"

AUTOR: ANDERSON GUERRA


ORIENTADOR: GUSTAVO MAIA SOUZA

Aprovado(a) como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE em AGRONOMIA

Área de Concentração PRODUÇÃO VEGETAL, pela Comissão Examinadora:


Dr. Gustavo Maia Souza

UNOESTE - Universidade do Oeste Paulista / Presidente Prudente-SP


Dr. Marcelo de Almeida Silva

UNESP - Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho / Botucatu-SP


Dr. Tadeu Alcides Marques

UNOESTE - Universidade do Oeste Paulista / Presidente Prudente-SP

Data da realização: 28 de Agosto de 2013.

DEDICATÓRIA

Dedico este trabalho a todas as pessoas a minha volta que me incentivaram,
principalmente aos meus familiares e a DEUS.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a DEUS por ter me dado forças e me encorajado nos momentos difíceis.

Agradeço aos meus pais, irmãos, namorada e amigos que sempre me motivavam com palavras de apoio e incentivo.

Agradeço ao orientador, o Professor, Dr. Gustavo Maia Souza, pela confiança e pelos ensinamentos que foram me passados.

Agradeço a todos do laboratório Ecolab, em especial Alexandrius, Kézia, Suzana, Tiago, Wilian, Fabricio, Fernando.

Agradeço a todos que de qualquer forma puderam me ajudar no desenvolvimento deste trabalho.

*"Quando morremos, nada pode ser levado conosco, com a exceção das sementes
lançadas por nosso trabalho e do nosso conhecimento".*

(Dalai-Lama)

RESUMO

Efeitos da temperatura ambiente na fotossíntese e no crescimento em plantas jovens de cana-de-açúcar

A temperatura é considerada tanto um fator limitante como um fator estimulante para a fotossíntese. A redução do potencial fotossintético e conseqüentemente do crescimento da planta pode estar ligada a diversos fatores fisiológicos. O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito da temperatura sobre a fotossíntese e o crescimento do colmo da cana-de-açúcar em sua fase inicial. O experimento foi conduzido na UNOESTE situada em Presidente Prudente – SP, durante o período de Novembro de 2011 a Abril de 2012, em câmara climatizada tipo fitotron com controle constante de temperatura, fotoperíodo e irradiação. O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado (DIC), estudando-se o desenvolvimento inicial da cana-de-açúcar em três regimes de temperatura: temperaturas baixas (19°C diurna e 13°C noturna); temperaturas médias (29°C diurna e 23°C noturna); temperaturas altas (33°C diurna e 27°C noturna), tendo para cada tratamento oito repetições. As parcelas experimentais foram constituídas por vasos plásticos com capacidade para 12 kg de solo, contendo um colmo de cana-de-açúcar. As mudas de cana-de-açúcar se desenvolveram nesse ambiente controlado durante cinco meses com irrigação diária e mantidas sob capacidade de campo. As avaliações consistiram de fluorescência da clorofila a, potencial fotossintético através da curva A/Ci, balanço diário de CO₂, a altura, o diâmetro e a matéria seca do colmo. O regime de baixas temperaturas foi mais prejudicial ao crescimento inicial da cana-de-açúcar do que o regime com altas temperaturas. As baixas temperaturas afetaram negativamente as taxas fotossintéticas através da redução da eficiência das enzimas fotossintéticas e pelos danos gerados no aparato fotossintético, diminuindo, portanto, o crescimento inicial do colmo da cana-de-açúcar. Em baixas temperaturas, o colmo da cana-de-açúcar teve menor matéria seca, e também menor crescimento em altura de colmo.

Palavras-chave: Eficiência de Carboxilação; *Saccharum* spp; Matéria Seca do Colmo.

ABSTRACT

Effects of temperature on photosynthesis and growth of young plants of cane sugar

The temperature is considered either as a limiting factor stimulating factor for photosynthesis. The reduction of photosynthetic potential, and consequently the growth of the plant can be linked to several physiological factors. The aim of this study was to evaluate the effect of temperature on photosynthesis and growth of the stem of cane sugar in its initial phase. The experiment was conducted at UNOESTE located in Presidente Prudente - SP, during the period November 2011 to April 2012 in climatic chambers with phytotron type constant control of temperature, photoperiod and irradiation. The experimental design was a completely randomized design (CRD), studying the early development of cane sugar in three temperature regimes: low temperature (19 ° C day and 13 ° C night), average temperatures (29 ° C day and 23 ° C night); high temperatures (33 ° C day and 27 ° C night) with eight replicates for each treatment. The plots consisted of plastic pots with a capacity of 12 kg of soil, containing a culm of cane sugar. Seedlings of cane sugar developed in a controlled environment for five months with daily irrigation and maintained under field capacity. Evaluations consisted of chlorophyll fluorescence, photosynthetic potential through the curve A / Ci, daily balancing of CO₂, the height, diameter and stem dry matter. The regime of low temperatures was more harmful to the initial growth of cane sugar than the regime with high temperatures. Low temperatures negatively affected photosynthetic rates by reducing the efficiency of photosynthetic enzymes and damages caused by the photosynthetic apparatus, thereby reducing the initial growth of the stem of cane sugar. At low temperatures, the stalk of cane sugar had lower dry matter, and also less growth in height of stem.

Keywords: Carboxylation Efficiency; *Saccharum* spp; Dry Stem.

LISTA DE SIGLAS

<i>Fv/Fm</i>	Potencial quântico do fotossistema II
<i>Amax</i>	Assimilação líquida máxima de CO ₂ (<i>Amax</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)
<i>Vcmax</i>	Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (<i>Vcmax</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)
<i>Vpmax</i>	Taxa máxima de carboxilação da PEP-Case (<i>Vpmax</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)
<i>FR</i>	Fotorrespiração (<i>FR</i> , μmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)
<i>Ls</i>	Limitação estomática relativa da fotossíntese (<i>Ls</i>)
<i>Pn_B</i>	Fotossíntese bruta (mol CO ₂ dia ⁻¹)
<i>A_{LD}</i>	Assimilação líquida diária (mol CO ₂ dia ⁻¹)
<i>Rd</i>	Respiração diária (mol CO ₂ dia ⁻¹)

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	16
2.1	Atributos Avaliados.....	17
2.1.1	Fluorescência da clorofila a.....	17
2.1.2	Potencial fotossintético realizado.....	17
2.1.3	Balanço de CO ₂ diário realizado.....	18
2.1.4	Atributos biométricos.....	19
2.1.5	Análise estatística.....	19
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	20
4	CONCLUSÕES.....	27
5	REFERÊNCIAS.....	28

1 INTRODUÇÃO

A cana-de-açúcar (*Saccharum* spp.) é uma planta alógama, pertence à divisão Magnoliophyta, Classe Liliopsida, sub-classe Commelinidae, ordem Cyperales, família Poaceae, tribo Andropogonae e sub tribo Saccharininae (CASTRO; KLUGE, 2001), sendo considerada originária do Sudeste Asiático, na grande região da Nova Guiné e Indonésia (MOZAMBANI et al., 2005). No Brasil há indícios de que o seu cultivo seja anterior a época do descobrimento, mas seu desenvolvimento se deu posteriormente, com a criação de engenhos e plantações trazidas pelos portugueses (SEGATO et al., 2006). Esta cultura tem sido cultivada no Brasil desde 1532 (FIGUEIREDO, 2008), e é considerada uma das melhores opções para a produção de energia renovável, com grande importância no cenário agrícola mundial (SOUZA et al., 2005).

Fisiologicamente, é uma planta de metabolismo fotossintético do tipo C4, apresentando alta taxa fotossintética e de eficiência na utilização da água. A cana é adaptada às condições de alta intensidade luminosa, altas temperaturas e relativa escassez de água (SEGATO et al., 2006).

A referida cultura ocupa vasta região no território brasileiro, sendo cultivada entre as latitudes 31° e 5° do hemisfério Sul. Essa faixa climática tropical apresenta uma estação hiberna acentuada, com dias mais curtos e mais frios, característica acentuada próximo ao Trópico de Capricórnio, que compreende a região mais tradicional de cana do Centro-sul do Brasil. Em grande parte, a região tropical caracteriza-se por verão chuvoso e inverno seco. As áreas situadas em latitudes menores são aquelas onde o déficit hídrico é bastante pronunciado, devido à distribuição de chuvas mais concentrada ao longo do ciclo e também pelas temperaturas máximas mais elevadas, que promovem maior evapotranspiração, afetando o acúmulo de biomassa da cana-de-açúcar. Os principais componentes climáticos que controlam o crescimento, a produção e qualidade da cana são temperatura, luz e umidade disponível (CAMARGO; CAMARGO, 2005).

É uma cultura de grande importância social, econômica e ambiental para o Brasil, que é o maior produtor mundial, seguido da Índia e Austrália. O Brasil desponta como líder mundial na exportação de açúcar, e na utilização da cana como fonte de energia renovável. Nos últimos anos, houve um incremento na área plantada e na produção, estimulados pelo aumento das exportações e

principalmente pela crescente participação dos veículos bicombustíveis na frota automotiva brasileira (CONAB, 2013).

A área cultivada com cana-de-açúcar que será colhida na safra 2012/13 está estimada em 8,5 milhões de hectares, com um crescimento de 2,0% em relação à safra passada. O Estado de São Paulo é o maior produtor, com 51,87% do total. A produtividade média brasileira está estimada em 69,8 Tc.ha⁻¹, 4,2% a mais do que a safra de 2011/12, onde a média nacional foi de 67 Tc.ha⁻¹ (CONAB, 2013).

Um dos principais fatores que confere a cana-de-açúcar esse alto potencial produtivo está relacionado a sua fisiologia fotossintética C4, espécies que são mais eficientes na fixação do carbono atmosférico em açúcares do que as plantas C3, principalmente em condições de temperatura elevada e de restrição hídrica. As plantas C4 representam apenas 4% de toda flora mundial, porém, elas contribuem em 20% na produtividade global de alimentos e energia (GHANNOUM et al., 2003).

A via fotossintética C4 apresenta uma série de modificações bioquímicas e anatômicas em relação as plantas C3, fazendo com que o CO₂ se concentre em torno da enzima ribulose 1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) (LONG, 1998). Diferentemente das espécies C3 que são dependentes de apenas uma enzima (Rubisco), duas enzimas fotossintéticas (Rubisco, PEP-Case) controlam a fotossíntese das plantas C4 (MATSUOKA et al., 2001). Os primeiros passos do ciclo C4 ocorrem no mesofilo, envolvendo a conversão do CO₂ em bicarbonato que reage com o fosfoenolpiruvato (PEP), em uma reação catalisada pela PEP carboxilase, produzindo o oxaloacetato, o ácido C4, por isso o termo C4. O oxaloacetato é convertido em outros ácidos C4 (malato, aspartato e alanina), que difundem-se dentro das células do feixe da bainha onde elas são descarboxiladas, liberando CO₂ para a fixação do carbono pela Rubisco, no ciclo C3 (GANNHOUM, 2009). Essa elevada concentração de CO₂ no local de carboxilação da Rubisco confere as plantas C4 uso mais eficiente da água e do nitrogênio, e por consequência, maior potencial de produção (LONG, 1998).

A temperatura tem grande influência nas trocas gasosas da cana-de-açúcar, podendo ser considerada tanto um fator limitante como estimulante dos processos fisiológicos da planta (SHEN et al., 2004). A temperatura é um dos principais fatores que influenciam a distribuição geográfica das plantas e também na

produtividade, apresentando grande efeito na atividade fisiológica em diferentes escalas espaciais e temporais (SAGE; KUBIEN, 2007).

A temperatura ótima para o crescimento de plantas C4 é maior do que a observada para plantas C3, pois normalmente são plantas que habitam regiões tropicais e subtropicais (MACHADO; PAULSEN, 2001). A temperatura ideal para que as espécies C4 alcancem seu potencial fotossintético é tipicamente 10 °C maior do que a temperatura ideal para as espécies C3. Mostrando o porquê é muito difícil encontrar espécies C4 em climas frios e temperados (LONG, 1998).

A fotossíntese é altamente dependente da temperatura, uma vez que a máxima taxa de carboxilação é fortemente influenciada pela variação da temperatura (BERRY; FARQUHAR, 1978).

Quando cultivada a 10 °C, a taxa fotossintética da cana reduz em aproximadamente 20% em relação à cultivada a 30 °C (DU; NOSE; WASANO, 1999; INMAN-BAMBER et al., 2010). A redução na taxa fotossintética nesse caso está relacionada com a alta demanda de energia necessária para ativar as enzimas e também pela condição de temperatura ótima para a fotossíntese nessas plantas, que é em torno de 30 °C.

Du, Nose e Wasano (1999) sugeriram que a fotossíntese C4 é sensível a baixas temperaturas devido a instabilidade das enzimas do ciclo C4 (PEPCase). Kubien et al. (2003) relataram possível redução no conteúdo da Rubisco em espécies C4, pois essas espécies apresentam elevada concentração de CO₂ nas células da bainha vascular. O alto controle da fotossíntese C4 pela Rubisco pode ser uma característica inerente dessa via fotossintética, o que faz com que essas espécies não sejam comuns em climas frios.

A redução das taxas de acúmulo de biomassa na cana-de-açúcar sob temperaturas baixas no inverno é bem conhecida. Esse fato constitui um grande componente do processo de maturação natural do colmo da cana-de-açúcar, pois em temperaturas mais baixas a sacarose é armazenada no colmo devido a redução forte no dreno relacionado ao crescimento estrutural (VAN HEERDEN et al., 2010).

Altas temperaturas também podem causar limitações à planta. A alta temperatura ocasiona uma rápida perda de água por evapotranspiração que provoca a desidratação dos tecidos (MACHADO; PAULSEN, 2001). Essa desidratação por sua vez, faz as membranas celulares se romperem, reduzindo o metabolismo da planta e, conseqüentemente, sua taxa de fotossíntese e crescimento (SOUZA;

BUCKERIDGE, 2010). Ebrahim et al. (2008) demonstraram que, quando cultivadas a 45 °C, as folhas secam mais cedo e há aumento no perfilhamento quando comparadas à cana crescida a 27 °C. Além disso, há redução de crescimento e no acúmulo de açúcar.

Tradicionalmente entende-se que sob temperaturas acima de 25° C, a taxa fotossintética das plantas C4 é limitada pelo transporte de elétrons no cloroplasto, porque a velocidade de carboxilação da PEPcase excede a velocidade máxima de transporte de elétrons, como também pode ser limitada pela taxa de regeneração da PEPcase e da Rubisco, (VON CAEMMERER; FURBANK, 1999). Em estudos mais recentes tem-se observado que a Rubisco tem sua atividade reduzida em altas temperaturas, devido à incapacidade desta enzima manter o seu ritmo de carboxilação (SALVUCCI; CRAFTS-BRANDNER, 2004).

DWYER et al. (2007) observaram que três espécies C4 demonstraram aclimação mais evidente quando cultivadas a 35 °C em comparação quando foram cultivadas a 25 °C, mostrando que as plantas C4 exibem certo grau de plasticidade fenotípica para determinadas mudanças ambientais. Em resposta ao aumento da temperatura, as plantas C4 não somente podem aumentar suas taxas fotossintéticas, mas elas se aclimatam, ajustando a capacidade de realocar recursos de nitrogênio entre os componentes fotossintéticos.

Vitolo, Souza e Silveira (2012) observaram que a baixa temperatura causou danos consideráveis na espécie C4 (*Brachiaria* sp.), e também, que em alta temperatura essa espécie apresentou grande capacidade de aclimação, mostrando que algumas espécies C4 podem apresentar plasticidade fenotípica comparável às espécies C3.

Embora tenha-se bom conhecimento sobre os efeitos da temperatura sobre o metabolismo fotossintético em cana-de-açúcar, em termos de capacidade fotossintética, estudos analisando o quanto a limitação das taxas fotossintéticas máximas podem efetivamente influenciar o balanço diário de carbono na folha são raros. Uma vez que a translocação de fotoassimilados da folha para as regiões de crescimento dependem extamente desse balanço, estudos envolvendo o desenvolvimento dessas plantas em diversas temperaturas, auxiliará a elaboração de modelos climáticos que pode se tornar uma estratégia para a tomada de decisões em relação à cultura de cana no Brasil, contribuindo para melhor compreensão de como essas plantas irão responder às mudanças climáticas.

Neste contexto, o objetivo deste estudo foi avaliar o efeito da temperatura sobre a fotossíntese, bem como os efeitos sobre crescimento do colmo de cana-de-açúcar em sua fase inicial.

2 MATERIAL E MÉTODOS

O experimento foi conduzido na Universidade do Oeste Paulista (UNOESTE) situada em Presidente Prudente – SP, durante o período de Novembro de 2011 a Abril de 2012, em câmara climatizada tipo fitotron (Eletrolab, modelo EI 011), pois com controle constante de temperatura, fotoperíodo e irradiância.

O delineamento experimental adotado foi o inteiramente casualizado (DIC), estudando-se o desenvolvimento inicial da cana-de-açúcar em três regimes de temperatura: regime de temperaturas baixas (19°C diurna e 13°C noturna); regime de temperaturas médias (29°C diurna e 23°C noturna) e regime de temperaturas altas (33°C diurna e 27°C noturna), cada tratamento contou com 8 (oito) repetições.

A parcela experimental foi constituída de vasos plásticos com capacidade para 12 kg de solo contendo um colmo de cana-de-açúcar por vaso (os perfilhos extras que foram emergindo eram cortados).

Foi coletado 1m³ de solo, tipo argissolo vermelho/amarelo eutrófico de textura arenosa média, da camada 0 – 0,2 m de profundidade para o preenchimento dos vasos e para análise completa da fertilidade. O solo foi corrigido de acordo com as recomendações de Vitti e Mazza (2008) para a cultura da cana-de-açúcar. Após a correção, o solo foi pesado e colocado em vasos plásticos na quantidade de 12 kg de solo. Utilizou-se mudas retiradas de soqueiras da variedade RB86-7515, selecionadas através do “roguing” (NOGUEIRA, 2006), esta operação é realizada sistematicamente visando a remoção de plantas que apresentam doenças (como carvão e escaldadura) que podem ser transmitidas pela muda coletada.

Após o preparo das mudas, as mesmas foram transferidas para uma câmara climatizada tipo Fitotron, onde a umidade relativa do ar foi mantida em torno de 60%, com fotoperíodo de 14 horas de luz (com densidade de fluxo de fótons em torno de 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), e temperaturas mantidas de acordo com cada tratamento acima. As plantas foram mantidas em capacidade de campo, com irrigação diária.

Durante o desenvolvimento inicial da cana-de-açúcar, que se deu aos 45 dias após o início dos tratamentos na câmara Fitotron, foram realizadas as seguintes análises fisiológicas: Fluorescência da clorofila a; curva A/Ci e o balanço diário de CO₂ na folha +1, numeradas pelo sistema de Kуйjiper (1991) As plantas se desenvolveram nesse ambiente controlado durante cinco meses, após esse período

as plantas foram coletadas inteiras e encaminhadas para análise dos atributos biométricos: altura, diâmetro e massa seca do colmo.

2.1 Atributos Avaliados

2.1.1 Fluorescência da clorofila *a*

Nos três regimes de temperatura foi avaliada a fluorescência da clorofila *a*, por um fluorímetro de imagem (modelo Fluorcam, Photon Systems Instruments), de onde avaliaram-se os valores de F_0 (Fluorescência inicial); F_m (Fluorescência máxima) e F_v (Fluorescência variável) ($F_v = F_m - F_0$), a partir desses parâmetros foi calculada a eficiência quântica potencial (F_v/F_m) do fotossistema II (PSII).

As medidas foram realizadas entre 09h e 11h da manhã, e antes de iniciar as análises as folhas analisadas permaneceram durante 30 minutos no escuro (período de adaptação).

2.1.2 Potencial fotossintético realizado

Nos três regimes de temperatura foi avaliado o potencial fotossintético por meio de curvas de resposta ao CO_2 (curvas A/Ci). As curvas A/Ci foram realizadas variando-se a concentração de CO_2 ambiente dentro da câmara de amostragem de um analisador de gases por infra-vermelho (IRGA, modelo CIRAS-2, PPSsystem) entre 0 e 2000 ($\mu\text{mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (LONG; BERNACCHI, 2003). As medidas foram realizadas sob irradiância saturante de 1600 $\mu\text{mol de fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Após as avaliações, as curvas foram ajustadas conforme modelo proposto por Von Caemmerer e Quick (2000), calculando-se a taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}), taxa máxima de carboxilação da PEP-Case (V_{pmax}) e a fotorespiração (F_R). Através de ajustes da curva A/Ci pelo programa estatístico Origin 6.0 foi extraído o valor de assimilação máxima de CO_2 (A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)

Calculou-se a limitação estomática relativa da fotossíntese (L_s), segundo a fórmula de Farquhar e Sharkey (1982):

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

Onde A' é a assimilação de CO_2 quando C_i equivale a concentração atmosférica de CO_2 ($370 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$) e A é a assimilação de CO_2 quando a concentração de CO_2 na câmara de amostragem é similar a concentração atmosférica.

2.1.3 Balanço de CO_2 diário realizado

Nos três regimes de temperatura foi avaliado o balanço de assimilação de CO_2 diário. Para isso foram realizadas seis avaliações no período de 24 horas da assimilação líquida de CO_2 (assimilação com luz) e da respiração da planta (respiração no escuro). As avaliações foram realizadas de 4 em 4 horas nos seguintes horários: 02hs; 06hs; 10hs; 14hs; 18hs e 22hs. Deste balanço extraíram-se os seguintes dados: Balanço diário de CO_2 (B_D), fotossíntese bruta (Pn_B) e respiração (R_d).

O balanço diário líquido (B_D) foi realizado segundo a fórmula:

$$B_D = A_{LD} - R_N,$$

Onde A_{LD} é a assimilação líquida de CO_2 durante todo o período de luz e R_N é a respiração da planta durante o período sem luz (noite).

O cálculo da fotossíntese bruta (Pn_B) foi realizado segundo a fórmula:

$$Pn_B = A_{LD} + R_d,$$

Onde R_d é a respiração total durante todo o período de 24hs.

2.1.4 Atributos biométricos

Ao término do período de desenvolvimento na câmara fitotron (150 dias após o início dos tratamentos) avaliou-se a matéria seca do colmo, após secagem em estufa a 60°C até obtenção de massa constante, o diâmetro do colmo, a altura das plantas, e o número de folhas totais.

2.1.5 Análise estatística

Todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA, $p < 0,05$) e ao teste de comparação de médias Tukey ($p < 0,05$).

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

De forma geral os resultados dos parâmetros fisiológicos observados no experimento demonstraram que o tratamento com regime de temperatura baixa (19/13°C) reduziu significativamente a eficiência fotossintética das plantas (Tabela 1).

Tabela 1. Atributos fisiológicos: Assimilação máxima de CO₂ (*A*_{max}, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (*V*_{cmax}, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), Taxa máxima de carboxilação da PEP-Case (*V*_{pmax}, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), Fotorrespiração (*Fr*, μmol CO₂ m⁻² s⁻¹), Limitação estomática relativa da fotossíntese (*L*_s), Potencial quântico do fotossistema II (*F*_v/*F*_m) da folha da cana-de-açúcar desenvolvida sob três regimes de temperatura.

Atributos fisiológicos	Temperaturas		
	19/13°C	29/23°C	33/27°C
<i>A</i> _{max}	12,76 ^B	33,49 ^A	23,52 ^A
<i>V</i> _{cmax}	16,62 ^B	37,75 ^A	25,87 ^{AB}
<i>V</i> _{pmax}	40,62 ^A	50,26 ^A	48,95 ^A
<i>FR</i>	0,21 ^B	0,61 ^A	0,25 ^B
<i>L</i> _s	4,04 ^B	32,32 ^A	15,22 ^{AB}
<i>F</i> _v / <i>F</i> _m	0,68 ^B	0,74 ^A	0,72 ^A

Letras maiúsculas comparam os regimes de temperatura. Teste estatístico de Tukey (p<0,05).

A assimilação máxima de CO₂ (*A*_{max}) foi maior nos tratamentos com temperaturas médias (29/23°) e altas (22/27°). A *A*_{max} do tratamento com temperaturas baixas foi de 12,76 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, já a *A*_{max} dos tratamentos com temperaturas médias e altas foram de 33,49 e 23,52 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹, respectivamente (Tabela 1). Esses tratamentos foram 61,9% e 45,7% maiores que o tratamento com temperaturas baixas. Apesar do tratamento com temperaturas médias e altas terem sido iguais estatisticamente, observou-se que o tratamento com temperaturas médias foi 29,8% maior do que o tratamento com temperaturas altas, sugerindo que as altas temperaturas podem ter causado redução na eficiência da fotossíntese.

Du, Nose e Wasano (1999) avaliaram o efeito da temperatura baixa (10°C) em três espécies de cana-de-açúcar e observaram que as taxas fotossintéticas das três espécies reduziram. Massad, Tuzet e Bethenod (2007),

avaliando as taxas fotossintéticas do milho através da curva A/C_i em seis temperaturas (15, 20, 25, 30, 35 e 40° C), observaram aumento das taxas fotossintéticas a partir de 15° C, até a temperatura de 35° C e, a partir desta, houve redução das taxas fotossintéticas. Porém, os autores perceberam que as máximas taxas fotossintéticas desta espécie C4 ocorreram entre 30 e 40°C. Estes resultados em milho estão de acordo com os dados apresentados por Ward (1987), onde a máxima capacidade fotossintética se encontra na faixa dos 30°C. Laisk e Edwards (1997) sugeriram que a temperatura ótima da espécie C4 de sorgo foi de 35°C. Como também observado em estudo realizado por Crafts-Brander e Salvucci (2002), a temperatura ótima para a cultura do milho foi entre 28 e 37,5°C.

Os demais atributos fisiológicos avaliados no experimento explicam a redução da A_{max} sob baixas temperaturas. A eficiência da enzima Rubisco foi alterada pelos regimes de temperaturas. No tratamento com temperaturas médias observou-se maior valor da velocidade de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) do que o tratamento com temperaturas baixas. Já o tratamento com temperaturas altas foi igual estatisticamente aos tratamentos com temperaturas baixas e médias. A V_{cmax} do tratamento com temperaturas médias foi de 37,75 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 56% maior do que a V_{cmax} do tratamento com temperaturas baixas. A V_{cmax} do tratamento com temperaturas altas foi de 25,87 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 35,7% maior do que o tratamento com temperaturas frias, e 31,5% menor do que o tratamento com temperaturas médias (Tabela 1). A velocidade de carboxilação da PEP-Case (V_{pmax}) verificou-se estatisticamente igual nos três regimes de temperaturas avaliados. Assim, é possível inferir que a enzima rubisco é mais sensível às temperaturas frias do que a enzima exclusiva do ciclo C4 (PEP-Case).

Massad, Tuzet e Bethenod (2007), em um estudo com a cultura do milho, observaram que a V_{cmax} e a V_{pmax} aumentaram linearmente a partir de 15°C até 30°C, e que até os 35°C o valor da V_{cmax} foi constante. Estes resultados também foram observados no presente trabalho, sendo que as temperaturas baixas reduziram a V_{cmax} , entretanto, a maior V_{cmax} foi observada no regime de temperatura 29/23°C, porém, neste estudo não foi observada diferença na V_{pmax} em função dos três regimes de temperaturas estudados.

A redução da eficiência da enzima Rubisco (V_{cmax}) sob altas temperaturas é bem conhecida, devido ao fato de que, sobre altas temperaturas a função oxigenase da Rubisco aumenta, devido à maior solubilidade do O_2 sob altas

temperaturas (VON CAEMMERER; QUICK, 2000). Baixas temperaturas também reduzem a eficiência da Rubisco, esse efeito deve-se ao fato de que, baixas temperaturas limitam a capacidade de regeneração da Rubisco, reduzindo sua eficiência de carboxilação (CRAFTS-BRANDER; SALVUCCI, 2000).

Os efeitos das baixas temperaturas nas espécies do ciclo C4 também já foram relatados em diversos estudos. A redução da fotossíntese de espécies C4 está correlacionada à sensibilidade da enzima PEP-Case (LEEGOD; EDWARDS, 1996; DU, NOSE, WASANO, 1999).

A fotorespiração (*FR*), apesar de ser considerada praticamente insignificante nas plantas C4, apresentou diferença entre os regimes de temperatura. A *FR* foi maior no tratamento com temperaturas médias. Neste tratamento o valor da fotorespiração foi de $0,61 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 65,5% e 59% maior do que o tratamento com temperaturas baixas e altas, respectivamente (Tabela 1).

Os valores da limitação estomática (*Ls*) sugerem que o fechamento estomático em função dos três regimes de temperaturas avaliados não contribuíram para a redução da *Amax*. A *Ls* foi significativamente maior no tratamento com temperaturas médias, em que foram observados os maiores valores de *Amax*, do que no tratamento com temperaturas baixas (Tabela 1). Já o tratamento com temperaturas altas apresentou valor de *Ls* estatisticamente igual aos demais tratamentos. Du, Nose e Wasano (1999) observaram que a condutância estomática não foi responsável pela redução das taxas fotossintéticas de três espécies de cana-de-açúcar quando submetidas à temperaturas baixas, essa conclusão está de acordo com estudos anteriores (TAYLOR; SLACK; MCPHERSON, 1974; LEEGOOD; EDWARDS, 1996).

Como a eficiência das enzimas Rubisco e Pep-Case, os fatores relacionados aos processos fotoquímicos também contribuíram para a redução da *Amax*. O tratamento que foi mais afetado pelos regimes de temperatura foi o tratamento com temperaturas baixas, neste tratamento a eficiência quântica potencial do fotossistema II (*Fv/Fm*) foi de 0,68, enquanto que a *Fv/Fm* dos tratamentos com temperaturas médias e altas foram de 0,74 e 0,72, respectivamente.

A redução da *Fv/Fm* pode estar associada ao excesso de elétrons gerados pela fotossíntese, devido ao fato de que baixas temperaturas reduzem a eficiência das enzimas, sendo assim, reduzido o consumo dos produtos

fotoquímicos, o que causa o excesso de elétrons. O primeiro dano gerado por esse excesso de elétrons é a perda da estabilidade e a desestruturação físico-química das biomembranas dos tilacóides, afetando o fotossistema II. Após afetar a integridade funcional das membranas do cloroplasto e das mitocôndrias, os processos como a fotossíntese e a respiração também podem ser prejudicados, uma vez que dependem da atividade de transporte de elétrons e enzimas associados à membrana (MAMEDOV; HAYASHI; MURATA, 1993; HAVAUX, 1993).

Analisando o balanço de CO₂ diário (Figura 1) observou-se que o tratamento com temperaturas médias resultou em maior assimilação líquida diária (A_{LD}) do que os demais tratamentos avaliados. O valor de A_{LD} foi de 590,0 mol de CO₂ dia⁻¹, 44,1% a mais que o tratamento com temperaturas altas, e 69,2% maior que o tratamento com temperaturas baixas, em que nestes tratamentos a A_{LD} foi 330,0 e 182,0 mol de CO₂ dia⁻¹, respectivamente. A A_{LD} representou 69,7% da Pn_B do tratamento com temperaturas baixas, já no tratamento com temperaturas médias a A_{LD} representou 77,6% da Pn_B , e no tratamento com temperaturas altas a A_{LD} representou 69,3% da Pn_B .

A fotossíntese bruta (Pn_B) também foi maior no tratamento com temperaturas médias. Neste tratamento a Pn_B foi de 760,0 mol de CO₂ dia⁻¹, 37,4% a mais do que o tratamento com temperaturas altas (476,0 mol de CO₂ dia⁻¹) e 65,7% a mais do que o tratamento com temperaturas baixas (261,0 mol de CO₂ dia⁻¹). Apesar desta diferença observada na A_{LD} e na Pn_B entre os três regimes de temperatura, a porcentagem da respiração dentro de cada tratamento se manteve proporcional, sendo que no tratamento com temperaturas baixas a respiração foi 30,3% fotossíntese bruta, já no tratamento com temperaturas médias a respiração representou 22,4% e no tratamento com temperaturas altas foi de 30,7% da fotossíntese bruta. Apesar desta baixa variação entre as taxas respiratórias dos três regimes de temperatura, pode observar-se que a respiração do tratamento com temperaturas médias foi percentualmente menor do que os demais tratamentos, demonstrando que este atributo foi o menos afetado pelas temperaturas avaliadas.

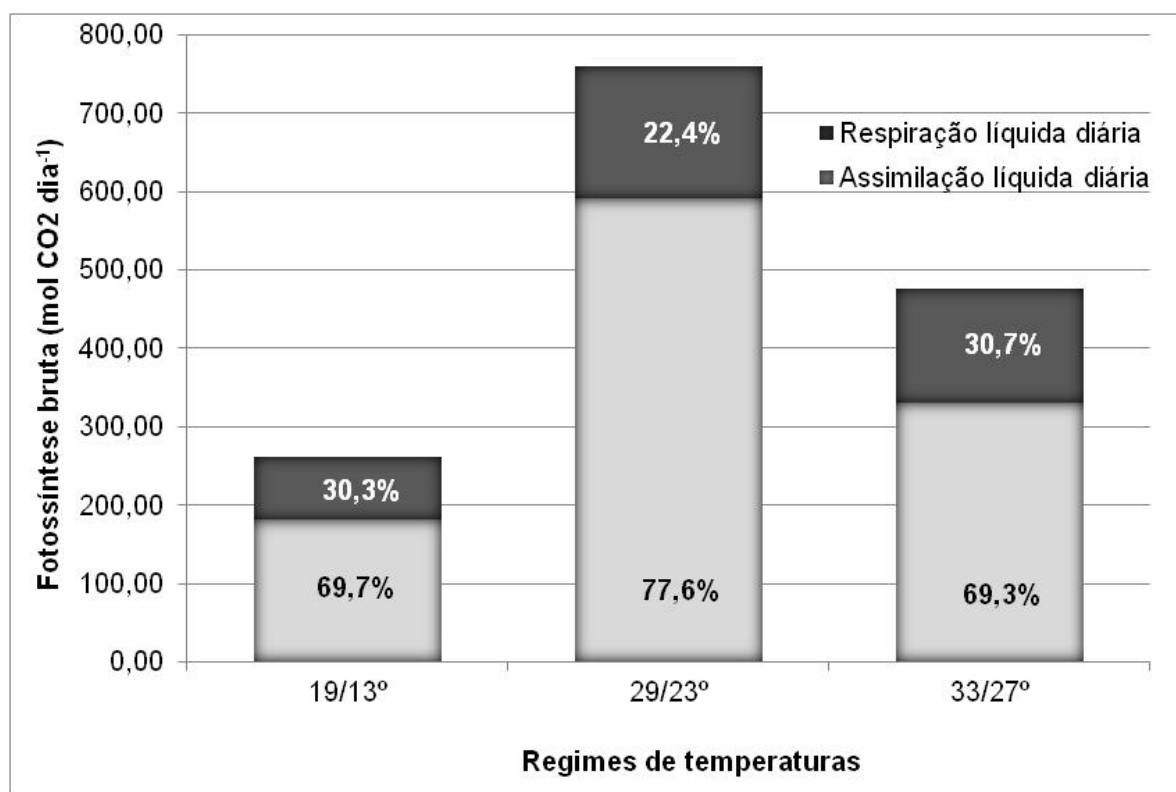


Figura 1. Balanço de CO₂ diário na cultura da cana-de-açúcar em três regimes de temperatura. (Fotossíntese bruta, $Pn_B = \text{Assimilação líquida diária} + \text{respiração diária}$). As porcentagens de Assimilação líquida diária (A_{LD}) e respiração (R_d) em relação a Pn_B estão expressas dentro de cada coluna.

As respostas biométricas (Tabela 2) das plantas de cana-de-açúcar estão relacionadas aos resultados observados na A_{max} , em que foi verificado que a matéria seca do colmo foi significativamente afetada pelas baixas temperaturas, resultado também observado na A_{max} . A maior matéria seca do colmo foi observada nos tratamentos com temperaturas médias e altas, em que as massas foram de 71,50 e 63,75 gramas, ou seja 73,6% e 70,4% maiores do que no tratamento com temperaturas baixas, respectivamente. Embora similares estatisticamente, a matéria seca do colmo teve pequena diferença entre os tratamentos com temperaturas médias e altas, sendo que a massa seca do colmo do tratamento com temperaturas médias foi de 10,8% maior do que no tratamento com temperaturas altas.

O diâmetro do colmo também foi maior no tratamento com temperaturas médias, apresentando valores em torno de 26,27 mm. A maior espessura do colmo no tratamento com temperaturas médias proporcionou aos

colmos maior massa, conforme observado acima. Por outro lado, o menor diâmetro observado no tratamento com temperaturas altas, pode ser relacionado a maior altura das plantas a qual foi 29,46 cm maior do que no tratamento com temperaturas médias e 64,6% maior no tratamento com temperaturas baixas.

Tabela 2. Atributos biométricos cana-de-açúcar

Tratamentos	Matéria			
	Seca Colmo (g)	Diâmetro do colmo (mm)	Altura (cm)	Nº de folhas (120 dias)
19/13°C	18,87 ^b	24,34 ^b	44,35 ^c	6 ^a
29/23°C	71,50 ^a	26,27 ^a	95,82 ^b	8 ^a
33/27°C	63,75 ^a	23,13 ^b	125,28 ^a	5 ^a

Letras minúsculas comparam os regimes de temperatura.

Teste estatístico de Tukey ($p < 0,05$).

Analisando estes dados, pode-se perceber que o tratamento com temperaturas altas apresentou maior altura, porém, seu colmos foram mais finos, já o tratamento com temperaturas médias, apesar de ter resultado menor em crescimento da planta, apresentou colmos mais espessos. O tratamento desenvolvido sob baixas temperaturas resultou em desenvolvimento inferior tanto em altura, como também na massa seca dos colmos.

Inmam-Bamber (2004), avaliando o efeito da temperatura sobre o desenvolvimento da cana-de-açúcar, observou que baixas temperaturas reduzem significativamente a massa do colmo da cana-de-açúcar, e que a redução da área foliar, com conseqüente redução da interceptação da radiação, são os fatores que levaram a redução da massa do colmo. Vitolo, Souza e Silveira (2012), avaliando o efeito da temperatura (20, 30 e 40°C) sobre uma espécie C4 (*Brachiaria* sp.) observou que a matéria seca total das plantas reduziu nos tratamentos com temperatura baixa e alta, 20 e 40°C, respectivamente.

Nota-se que o número de folhas positivas foi em valor absoluto menor no tratamento com regime de temperaturas altas aos 120 dias de crescimento da cultura (Tabela 2), sugerindo que as plantas reduziram área foliar para perder menos água para a atmosfera devida às altas temperaturas e conseqüente maior demanda atmosférica por vapor de água.

No tratamento com regime de temperaturas médias observou-se o maior número absoluto de folhas positivas, comparando-se com os demais regimes avaliados. Altas temperaturas causam redução significativa na matéria seca da parte aérea e na taxa de crescimento. Em milho e na cana-de-açúcar a taxa de expansão foliar é alterada pelas altas temperaturas (ASHRAF; HAFEEZ, 2004; WAHID; CLOSE, 2007).

4 CONCLUSÕES

Concluiu-se que o regime de baixas temperaturas foi mais prejudicial ao crescimento inicial da cana-de-açúcar do que o regime com altas temperaturas.

As baixas temperaturas afetaram negativamente as taxas fotossintéticas através da redução da eficiência das enzimas fotossintéticas e pelos danos gerados no aparato fotossintético, diminuindo, portanto, o crescimento inicial do colmo da cana-de-açúcar.

Em regimes de baixas temperaturas, o colmo da cana-de-açúcar teve menor matéria seca, e também menor crescimento em altura de colmo.

5 REFERÊNCIAS

- ASHRAF, M.; HAFEEZ, M. Thermotolerance of pearl millet and maize at early growth stages: growth and nutrient relations. **Biology Plant**. v.48, p.81–86, 2004.
- BERRY, J.A.; FARQUHAR, G.D. The CO₂ concentrating function of C₄ photosynthesis. A biochemical model. In: Proceedings of the 4th International Congress on Photosynthesis. **Proceedings...** London, England: Biochemical Society, 1978. p.119–13.
- CAMARGO, A.P.; CAMARGO, M.B.P. Latitude e o tipo climático. **O Agrônomo**, Campinas, v.57, p.17, 2005.
- CASTRO, P.R.C.; KLUGE, R.A. **Ecofisiologia de culturas extrativas**. Cana-de-açúcar, seringueira, coqueiro, dendezeiro e oliveira. Cosmópolis: Stoller do Brasil, 2001.
- CONAB. Companhia Nacional de Abastecimento. **Levantamento de Safra para a cana-de-açúcar**. Disponível em: <http://www.conab.gov.br>. Acesso em: 15 Fev 2013.
- CRAFTS-BRANDNER, S.J.; SALVUCCI, M.E. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. In: Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. **Proceedings ...** 2002. p.13430–13435.
- DU, Y.C.; NOSE, A.; WASANO, K. Effects of chilling temperature on photosynthetic rates, photosynthetic enzyme activities and metabolite levels in leaves of three sugarcane species. **Plant, Cell and Environment**, 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**, v.30, n.1, p.53–66, 2007.
- EBRAHIM, M.K. et al. Growth and sugar storage in sugarcane grown at temperature below and above optimum. **Journal Plant Physiology**, v.153, p.593–602, 2008.
- FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v.33, p.317-345, 1982.
- FIGUEIREDO, P. Breve história da cana-de-açúcar e do papel do Instituto Agrônomo no seu estabelecimento no Brasil. In: DINARDO-MIRANDA, L.L.; VASCONCELOS, A.C.M.; LANDELL, M.G.A. (Eds.). **Cana-de-açúcar**. Campinas: Instituto Agrônomo, 2008. p.31-44.
- GHANNOUM, O. et al. Nonstomatal limitations are responsible for droughtinduced photosynthetic inhibition in four C₄ Grasses. **New Phytologist**, n.159, p.599–608, 2003.
- GHANNOUM, O. C₄ Photosynthesis and water stress. **Annals of Botany**, n.103, p.635–644, 2009.

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.

INMAN-BAMBER, N.G. et al. Sucrose accumulation in sugarcane is influenced by temperature and genotype through the carbon source–sink balance. **Crop & Pasture Science**, v.61, p.111–121, 2010.

INMAN-BAMBER, N.G. Sugarcane water stress criteria for irrigation and drying off. **Field Crops Research**, v.89, p.107-122, 2004.

KUBIEN, D.S. et al. C4 photosynthesis at low temperature. A study using transgenic plants with reduced amounts of Rubisco. **Plant Physiology**, v.132, p.1577–1585, 2003.

LAISK, A.; EDWARDS, G.E. Oxygen and electron flow in C4 photosynthesis: mehler reaction, photorespiration and CO2 concentration in the bundle sheath. **Planta**, v.205, p.632–645, 1997.

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**. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1996. p.191-221.

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**, v.54, p.2393-2401, 2003.

LONG, S.P. Environmental responses. In: SAGE, R.F.; MONSON, R.K. (Eds). C4 plant biology. Toronto: **Academic Press**, 1998. p.215–249.

MACHADO, S.; PAULSEN, G.M. Combined effects os drougth and high temperatures on water relations of wheat and sorghum. **Plant Soil**, v.233, p.179-187, 2001.

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.

MATSUOKA, M. et al. Molecular engineering of C-4 photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.52, p.297–314, 2001.

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

MOZAMBANI, A.E. et al. História e morfologia da cana-de-açúcar, In: SEGATO, S.V. et al. **Atualização em produção de cana-de-açúcar**. Piracicaba: Cadernos Planalsucar, 2005.

NOGUEIRA, G.A. Produção de mudas de cana-de-açúcar. In: **Atualização em produção de cana-de-açúcar**. Jaboticabal: Funep, 2006. p.79-92.

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

SALVUCCI, M.E; CRAFTS-BRANDNER, S.J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. **Physiologia Plantarum**, v.120, n.179–186, 2004.

SEGATO, S.V. et al. **Atualização em produção de cana-de-açúcar**. Piracicaba: Funep, 2006.

SHEN, Y. et al. Seasonal variation of energy partitioning in irrigated lands. **Hydrological Processes**, v.18, p.2223-2234, 2004.

SOUZA, A.P.; BUCKERIDGE, M.S.A Fotossíntese em cana-de-açúcar e sua importância estratégica para enfrentar as mudanças climáticas globais. In: CORTEZ, L.A.B. (Coord.) Bioetanol de cana-de-açúcar. **P&D para produtividade e sustentabilidade**. São Paulo: Blucher, 2010. p.359-363.

SOUZA, Z.M. et al. Manejo de palhada de cana colhida sem queima, produtividade do canavial e qualidade do caldo. **Ciência Rural**, v.35, p.1062-1068, 2005.

TAYLOR, A.O.; SLACK, C.R.; MCPHERSON, H.G. Plant under climatic stress. VI. Chilling and light effects on photosynthetic enzymes of sorghum and maize. **Plant Physiology**, v.54, p.696–701, 1974.

TERUEL, D.A.; BARBIERI, V.; FERRARO JUNIOR, L.A. Sugarcane leaf area index modeling under different soil water conditions. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v.54, p.39-44, 1997.

VAN HERDEEN, P.D.R. et al. Biomass accumulation in sugarcane: unravelling the factors underpinning reduced growth phenomena. **Journal of Experimental Botany**, v.61, p.2877-2887, 2010.

VITOLO, H.F.; SOUZA, G.M.; SILVEIRA, J.A.G. Cross-scale multivariate analysis of physiological responses to high temperature in two tropical crops with C3 and C4 metabolism. **Environmental and Experimental Botany**, v.80, n.54-62, 2012.

VITORELLO, V.A.; CAPALDI, F.R.; STEFANUTO, V A. Recent advances in aluminum toxicity and resistents in higher plants. **Brazilian Journal Plant Physiology**, v.17, n.1, 2005.

VITTI, G.C.; MAZZA, J.A. Planejamento, estratégias de manejo e nutrição da cana-de-açúcar. **Informações Agrômicas**, v.97, 2008. (Encarte Técnico).

VON CAEMMERER, S.; QUICK, W.P. Rubisco: physiology in vivo. In: (LEEGOOD, R.C.; SHARKEY, T.D.; VON CAEMMERER, S. (Eds.). **Photosynthesis: physiology and metabolism**. Dordrecht, Netherlands: Kluwer, 2000. p.85–113.

VON CAEMMERER, S; FURBANK, R.T. Modelling C4 photosynthesis. In: SAGE, R.F.; MONSON, R.K. (Eds). C4 Plant Biology. Toronto: Academic Press, 1999. p.173–211.

WAHID, A.; CLOSE, T.J.; Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. **Biology Plantarum**, v.51, p.104-109, 2007.

WARD, D.A. The temperature acclimation of photosynthetic responses to CO₂ in *Zea mays* and its relationship to the activities of photosynthetic enzymes and the CO₂-concentrating mechanism of CO₂ photosynthesis. **Plant Cell Environment**, v.10, p.407–411, 1987.