



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



UFMG

ÁUREA RODRIGUES CORDEIRO

Variação térmica ambiental para emissão de folhas estoloníferas e eficiência fotossintética em *Paspalum* sp.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração Fisiologia vegetal.

Belo Horizonte – MG

2017



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Botânica
Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



ÁUREA RODRIGUES CORDEIRO

**Variação térmica ambiental para emissão de folhas estoloníferas e
eficiência fotossintética em *Paspalum* sp.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração Fisiologia vegetal.

Orientador: Dr. Marcel Giovanni Costa França

Coorientadora: Dra. Ana Paula de Faria

Belo Horizonte – MG

2017

043 Cordeiro, Áurea Rodrigues.
Variação térmica ambiental para emissão de folhas estoloníferas e eficiência fotossintética em *Paspalum* sp. [manuscrito] / Áurea Rodrigues Cordeiro. - 2017.

44 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Dr. Marcel Giovanni Costa França. Coorientadora: Dra. Ana Paula de Faria.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas.

1. Fisiologia vegetal. 2. *Paspalum*. 3. Termotolerância. 4. Temperatura. I. França, Marcel Giovanni Costa. II. Faria, Ana Paula de. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 581

**Dissertação defendida e aprovada, em 24 de fevereiro de 2017,
pela banca examinadora constituída pelos professores:**


Dr. Marcel Giovanni Costa França (UFMG)


Dr. Geraldo Wilson Afonso Fernandes (UFMG)


Dra. Janáina Guernica Silva (Uni-BH)

Debaixo do céu há momento para tudo,
e tempo certo para cada coisa: Tempo para nascer
e tempo para morrer. Tempo para plantar
e tempo para arrancar a planta.

(Eclesiastes 3, 1-2)

“O importante e bonito do mundo é isso:
que as pessoas não estão sempre iguais, ainda não foram terminadas,
mas que elas vão sempre mudando.

(Guimarães Rosa)

AGRADECIMENTOS

A Deus, por ter me concedido a graça de pertencer a uma família tão linda.

Aos meus pais pelo exemplo e dedicação todos esses anos da minha existência e às minhas irmãs pela amizade e amor.

Ao meu esposo Lucas, pelo companheirismo, amor e compreensão das horas que precisei estar ausente para desenvolver este trabalho. Ao meu filho José Davi, por me fazer querer ser uma pessoa melhor a cada dia, me superar para dar a ele o meu melhor. Aos dois por, às vezes, fazerem papel de estagiários nos finais de semana.

Ao Dr. Marcel Giovanni Costa França, pela orientação. Por ter dedicado uma parte do seu precioso tempo para me guiar nesse trabalho árduo e também gratificante. Serei eternamente grata!

À Dr^a. Ana Paula de Faria, pela coorientação. Por também ter dedicado parte do seu precioso tempo para tornar esse trabalho melhor. Muito obrigada de coração.

Ao Alexandre Duarte, que também embarcou nesse trabalho e me auxiliou em todas as suas etapas.

Aos colegas e amigos, “filhotes” do mesmo orientador, Cliciana Holanda, Cristiane Sarmiento, Daniela Boaneres, Felipe Della Torre, Karina Kementári, muito obrigada pela parceria, pela amizade e por tornar mais leves os dias de trabalho duro. Esse trabalho tem a colaboração de cada um. Aos demais colegas do departamento de Botânica da UFMG, por também me ajudarem de alguma maneira sempre que precisei: Ailton Rodrigues, Andrea Lanna, Cíntia de Almeida, Cristiane J. Silva, Deborah Soares, Fernanda Silva, Jenny Paucar, Túlio Gabriel.

Aos técnicos de laboratório: Socorro (Fisiologia Vegetal) e Wagner (Anatomia Vegetal) pelo suporte. O trabalho de vocês é indispensável para o andamento dos trabalhos.

À Capes, pela bolsa concedida. Também à FAPEMIG e ao CNPq pelo apoio financeiro. Ao ICB/UFMG pelo espaço concedido.

A todos que de alguma maneira contribuíram para a realização desse trabalho o meu ‘muito obrigada’. Que a vida lhes proporcione em dobro!

Sumário

RESUMO	9
ABSTRACT	10
1- INTRODUÇÃO	11
2. OBJETIVOS.....	15
2.1. Objetivo geral	15
2.2. Objetivos específicos.....	16
3. MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1. Material Vegetal e Condições de Cultivo	16
3.2. Determinação da porcentagem final da emissão da primeira folha (%E) e a velocidade de emissão da primeira folha (VE).....	17
3.3. Determinação do tempo térmico para emissão de folhas	18
3.4. Medidas de crescimento	19
3.5. Acúmulo de Biomassa.....	19
3.6. Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE)	20
3.7. Medidas de fluorescência da clorofila.....	20
3.8. Quantificação de pigmentos cloroplastídicos.....	20
3.9. Tolerância do fotossistema II ao aumento da temperatura.....	21
3.10. Análises estatísticas.....	21
4. RESULTADOS	22
4.1. Determinação da porcentagem final da emissão de folhas (%E) e da velocidade de emissão da primeira folha (VE)	22
4.2. Determinação do tempo térmico para emissão de folhas	23
4.3. Medidas de crescimento	24
4.4. Acúmulo de biomassa	26
4.5. Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE)	27
4.6. Eficiência fotossintética do fotossistema II (FSII) e conteúdo de pigmentos	27
4.7. Tolerância do fotossistema II (FSII) ao aumento da temperatura.....	28
5. DISCUSSÃO.....	28
5.1. Determinação da porcentagem final (%E) e velocidade de emissão (VE) das folhas ..	28
5.2. Determinação do tempo térmico para emissão de folhas	31
5.3. Avaliações do crescimento foliar	32
5.4. Acúmulo da biomassa	33
5.5. Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE)	34

5.6. Eficiência fotossintética do fotossistema II (FSII) e conteúdo de pigmentos	35
5.7. Tolerância do fotossistema II ao estresse térmico agudo	36
6. CONCLUSÕES.....	37
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37

RESUMO

Dentre muitos fatores ambientais, a temperatura do ar está fortemente relacionada à distribuição das plantas nos diferentes ecossistemas, já que cada espécie vegetal está condicionada a uma determinada faixa térmica ambiental. O aumento previsto e em curso nas médias de temperatura global deixa incerteza quanto à adaptação das espécies frente às alterações climáticas. As pastagens são um componente importante das paisagens naturais e também para a pecuária, setor de significativa importância econômica para o Brasil. As espécies do gênero *Paspalum* se destacam pelo grande potencial forrageiro e, como muitas são nativas do Brasil, não representam ameaça invasora aos biomas brasileiros. Neste trabalho foi determinado o tempo térmico para a emissão de folhas a partir de estolões e foram avaliadas as relações entre temperatura de crescimento e termotolerância em *Paspalum* sp. Estolões coletados no Campus da UFMG foram colocados para brotar nas temperaturas de 15, 20, 25, 30, 25/15 e 30/20°C, para a determinação da temperatura base (T_b), temperatura máxima (T_c), temperatura ótima (T_o) e o tempo térmico (θ_g) para a brotação. Além disso, foram avaliados porcentagem final de folhas, velocidade de emissão, comprimento das folhas, acúmulo de massa seca, área foliar, área foliar específica, rendimento quântico potencial e efetivo, excesso relativo de elétrons e termotolerância. A T_b encontrada foi 13,5°C e a T_c de 43,5°C. O θ_{50} (θ_g) foi de 49,5°Cd. Embora a T_b encontrada tenha sido de 13,5°C, as plantas crescidas sob temperatura de 15°C não apresentaram crescimento satisfatório para a realização dos procedimentos de avaliação de fotossíntese e termotolerância. A temperatura de 30°C foi a que induziu a maior velocidade de emissão de folhas e por isso foi determinada como a T_o . Houve maior acúmulo de biomassa apenas para as raízes crescidas a 20°C. A maior área foliar foi obtida aos 25 e 30°C e a maior área foliar específica aos 25°C. O maior rendimento quântico efetivo foi obtido nas temperaturas acima dos 20°C e o maior rendimento quântico potencial no tratamento de 25°C. O excesso relativo de elétrons foi maior entre 20 e 25°C e não foram observadas diferenças na termotolerância. O modelo de tempo térmico mostrou-se como uma ferramenta adequada para a predição da emissão foliar e crescimento de *Paspalum* sp., e a temperatura de crescimento não influenciou na termotolerância da espécie.

Palavras-chave: *Paspalum*, tempo térmico, temperatura, emissão foliar, termotolerância.

ABSTRACT

Among several environmental factors, air temperature is strongly related to plant distribution in different ecosystems once each plant species is conditioned to a given environmental thermal range. The forecast and ongoing increases in global temperature averages make things uncertain when it comes to species adaptation facing climate changes. Pastures are a relevant component of natural landscapes and cattle raising – a significantly important economy sector in Brazil. The *Paspalum* genus species are highlighted due to the forage potential, and since many species are native from Brazil, they do not represent a threat to Brazilian biomes. In this study, the thermal time for stoloniferous leaf growth and the relations between growth temperature and thermal tolerance in *Paspalum* sp. were determined. Stolons harvested in UFMG campus were placed to grow in different temperature of 15, 20, 25, 30, 25/15 and 30/20 °C to establish base temperature (T_b) maximum temperature (T_c), optimum temperature (T_o) and thermal time (θ_g) to grow. Besides that, parameters like leaf final percentages, leaf growth speed, leaf length, dry weight accumulation, leaf area, specific leaf area, potential and effective quantum yield, electron relative excess and thermotolerance were evaluated. The T_b found was 13.5°C and T_c of 43.5 °C. The θ_{50} (θ_g) was 49.5°Cd. The temperature of 30°C was the one which induces the highest speed of leaf growth and that is why it was determined as T_o . There was a higher biomass accumulation for roots grown at 20°C. The largest leaf area was obtained at 25 and 30 °C, and the largest specific leaf area at 25 °C. The greatest effective quantum yield was obtained above 20°C, and the potential quantum yield at the temperature of 25°C. The relative electron excess was higher between 20 and 25°C and there were no differences in thermal tolerance. The thermal time model presented itself as an adequate tool to predict leaf growth and growth of *Paspalum* sp. Growth temperature did not influence the species thermotolerance.

Keywords: *Paspalum*, thermal time, temperature, leaf emission, thermotolerance.

1- INTRODUÇÃO

O desenvolvimento das plantas é afetado por fatores bióticos e abióticos (STRECK, 2002a). As condições ambientais de um local e suas interações definem quais espécies irão compor seu ecossistema (BEGON *et al.*, 2006). O regime hídrico, a temperatura média do ar, as características físico-químicas do solo são fatores determinantes para a riqueza de espécies vegetais (GRUBB, 1977). Entre os fatores abióticos a temperatura do ar é um dos que mais influencia o desenvolvimento vegetal (HODGES, 1991; SCHONS *et al.*, 2007; MARTINS *et al.*, 2007), podendo restringi-lo (SCHULZE *et al.*, 2002). O gradiente de biodiversidade desde os polos até a região tropical reafirma a importância da temperatura média do ar, dentre outros fatores como luz e umidade, para a composição de espécies de uma região (SCHERRER & KORNER, 2011).

Os efeitos da temperatura ambiente na ecofisiologia das plantas são bem conhecidos. Este fator ambiental afeta o funcionamento enzimático, e dessa maneira o metabolismo como um todo (GILLOOLY *et al.*, 2001). Temperaturas muito baixas podem tornar o metabolismo mais lento e paralisar a ação enzimática, e temperaturas mais elevadas podem comprometer o metabolismo por desnaturação proteica a tal ponto, que leva a um impedimento definitivo do metabolismo celular (SALISBURY & ROSS, 2012). Outro aspecto importante acerca da temperatura na ecofisiologia das plantas é o recrutamento de novos indivíduos para a comunidade local, ou seja, a germinação das sementes (CARDOSO, 2011). Cada espécie está adaptada a uma faixa ideal de temperatura, fora da qual ocorre o comprometimento de todo o desenvolvimento.

O processo de germinação das sementes, o crescimento e as mudanças de estágio no ciclo de vida das plantas são influenciados pela temperatura média do ambiente, a qual é dinâmica ao longo do dia e sua variação pode exceder o limite mínimo e máximo suportáveis pelos organismos (CARDOSO, 2011). As relações entre o desenvolvimento vegetal e as condições ambientais ótimas são pouco estudadas para as gramíneas no âmbito da fisiologia vegetal. A temperatura pode ser um fator determinante do metabolismo e do desenvolvimento (CARDOSO, 2011; HODGES, 1991; SCHONS *et al.*, 2007; MARTINS *et al.*, 2007; PAULA & STRECK, 2008; TRENTIN *et al.*, 2008; STRECK *et al.*, 2009; LANGNER *et al.*, 2016).

Nas duas últimas décadas muitos autores destacaram a influência da temperatura na emissão foliar e a exigência mínima de calor para cada espécie emitir suas folhas (CAO &

TIBBITTS, 1995; OLIVEIRA *et al.*, 2000; XUE *et al.*, 2004; DELLAI *et al.*, 2005; PAULA *et al.*, 2005; ANDRADE *et al.*, 2005; MARTINS *et al.*, 2007; PIVETTA *et al.*, 2007; SCHONS *et al.*, 2007; BANDEIRA *et al.*, 2011; HANAUER *et al.*, 2014; ALVES *et al.*, 2016; CARVALHO *et al.*, 2016). O modelo de tempo térmico ou graus-dia tem se mostrado interessante para este tipo de estudo, e baseia-se no fato de que uma determinada espécie necessita de uma quantidade acumulada de calor, graus-dia ($^{\circ}\text{Cd}$), para ser capaz de emitir folhas. Além disso, a temperatura mínima (T_b) e a máxima (T_c) podem ser determinadas com o uso desse modelo. Para cada espécie vegetal, existem três temperaturas cardinais características (mínima, ótima e máxima) que descrevem uma faixa de temperatura onde uma determinada espécie pode crescer (GARCIA-HUIDOBRO *et al.*, 1982). A temperatura mínima ou base (T_b) é a menor na qual a espécie se desenvolve, e a temperatura máxima (T_c), é o limite superior acima do qual a espécie não se desenvolve, ou se desenvolve tão lentamente que, para fins de estimativas, pode ser considerado desprezível (McMASTER & WILHELM, 1997).

O conceito de soma térmica é uma medida de tempo biológico que leva em conta o efeito da temperatura nos processos fisiológicos da planta e, assim, é uma medida de tempo mais realística do que o tempo expresso em dias do calendário contemporâneo (GILMORE & ROGERS, 1958; YIN *et al.*, 1995; STREK, 2002a; CARDOSO, 2011). Cada grau térmico acima da temperatura base corresponde a um grau-dia ($^{\circ}\text{Cd}$) (CARDOSO, 2011). Assim o parâmetro graus-dia é obtido pelo produto do tempo acumulado para a emissão foliar, em dias, pela quantidade de calor acumulado, em graus Celsius (TRUDGILL *et al.*, 2005). Cada espécie vegetal ou cultivar possui uma temperatura-base para o seu desenvolvimento (CAMARGO *et al.*, 1986) e vários trabalhos utilizam o modelo de tempo térmico para estabelecer a emissão foliar (OLIVEIRA *et al.*, 2000; XUE *et al.*, 2004; DELLAI *et al.*, 2005; PAULA *et al.*, 2005; ANDRADE *et al.*, 2005; MARTINS *et al.*, 2007; PIVETTA *et al.*, 2007; SCHONS *et al.*, 2007; BANDEIRA *et al.*, 2011). No entanto, para as condições do Brasil e com as espécies nativas, especialmente aquelas para o uso forrageiro, muito pouco é conhecido.

Variações mais amplas nas condições climáticas de uma região podem comprometer a dinâmica populacional de um ecossistema, afetando principalmente as espécies mais vulneráveis (PEÑUELAS & FILELLA, 2001; PARMESAN & YOHE, 2003). O aumento das médias de temperatura do planeta tem alertado para este problema (IPCC, 2014). Desde o

século XVII, com o surgimento das indústrias, houve o aumento exponencial da concentração de gases de efeito estufa na atmosfera. Esse aumento dos gases é consequência principalmente da intensificação da queima de combustíveis fósseis e tem sido considerado como indutor das mudanças climáticas globais (MAGRIN *et al.*, 2014). Além disso, o desmatamento desordenado para implantação de atividades industriais e da agropecuária vem contribuindo para o agravamento dos impactos ambientais (SATHLER *et al.*, 2015; BUIZER *et al.*, 2014; BESSAT *et al.*, 2003).

Estudos realizados, e que fazem projeções para mudanças climáticas, alertam para a possibilidade do aumento das médias de temperaturas do ar em até 6°C e redução no volume de precipitações em algumas regiões do planeta, além da intensificação e aumento da duração de fenômenos climáticos como ondas de calor e tempestades (MAGRIN *et al.*, 2014). É provável que tais alterações intensifiquem a condição de estresse ambiental para as plantas nos diferentes ecossistemas. As mudanças nas médias de temperatura em longo prazo podem alterar os ambientes como são conhecidos hoje devido a mudanças possíveis na composição das comunidades vegetais (SHI *et al.*, 2015; KLANDERUD & TOTLAND 2005; PRIETO *et al.*, 2009; DIELEMAN *et al.*, 2015). O aumento da temperatura do ambiente afetará o metabolismo das plantas, bem como o regime hídrico e a disponibilidade de nutrientes no solo (CANTAREL *et al.*, 2013).

A compreensão sobre as características fisiológicas das plantas é importante porque a partir dela se consegue estabelecer e prever o impacto que as mudanças no ambiente terão sobre seu crescimento e sobrevivência, as variáveis possíveis de resposta e, como cada espécie se comportará frente à limitação de recursos (LAVOREL & GARNIER 2002; VIOLLE *et al.*, 2007). Um dos efeitos esperados em gramíneas, causado pelo aumento da temperatura em longo prazo, é a diminuição da biomassa aérea resultante de uma limitação progressiva de nitrogênio (N) disponível no solo (CANTAREL *et al.*, 2013; NEWTON *et al.*, 2010). O N é essencial na composição de proteínas que participam do processo de fotossíntese (CHAPIN *et al.*, 1993; GRIME, 2001; WRIGHT *et al.*, 2004).

As ondas de calor freqüentes ou o aumento drástico da temperatura podem prejudicar tanto a produção de biomassa quanto o processo fotossintético, afetando principalmente o fotossistema II (FSII) e causando redução na fixação de carbono (REICH & OLEKSYN, 2004; SULEYMAN *et al.*, 2008). O estresse moderado da temperatura pode diminuir a eficiência da ribulose biscofosfato carboxilase oxigenase (RuBisCO) e levar a prejuízos na

fotossíntese (LAW & CRAFTS-BRANDNER, 1999; SHARKEY, 2005). Tal prejuízo é resultado da sensibilidade da RuBisCO a altas temperaturas, e não propriamente da RuBisCO, a altas temperaturas (SHARKEY, 2005).

No Brasil há uma grande preferência no uso de gramíneas exóticas, especialmente aquelas de origem africana, para uso intensivo como forragem e pastagem já que apresentam significativa produção de biomassa, rápido e maior crescimento conforme o aumento da temperatura e são também mais eficientes no uso da água (KLINK & MOROSINI, 1997; TSUHAKO, 2010). Por outro lado, por serem espécies que demonstram grande potencial invasor, acabaram por ocupar ambientes já degradados e de baixa fertilidade ou da ocorrência de espécies nativas com menor potencial competitivo (FREITAS, 1999; PIVELLO *et al.*, 1999; SILVÉRIO *et al.*, 2013; ELLER & OLIVEIRA, 2016; FONSECA *et al.*, 2014). A opção por espécies gramíneas nativas e com similar potencial forrageiro em substituição às espécies exóticas invasoras contribui para manutenção da biodiversidade local e constitui uma alternativa que limitará os prejuízos já causados pela substituição de áreas nativas para a formação de pastagens.

O gênero *Paspalum* pertence à família Poaceae e destaca-se pelo grande número de espécies com potencial forrageiro e por possuir espécies nativas do Brasil (AGUINAGA, 2004; NABINGER *et al.*, 2000). A utilização de espécies desse gênero mostrou-se bastante vantajosa para a formação de forragem e pastagem em áreas de campo cerrado devido à alta produção de massa seca (SOUZA FILHO *et al.*, 1992; BATISTA & GODOY, 2000; PROVAZZI *et al.*, 2005); algumas espécies apresentaram capacidade de regeneração ao pisoteio e ao fogo, resistência a pragas (LIMA & GODIN, 1982) e ao sombreamento (SCHREINER, 1987) e, além disso, desenvolvem-se bem em solos ácidos e oligotróficos (LIMA & GONDIM, 1982).

Praticamente não se consegue identificar uma formação vegetal brasileira sem que haja uma espécie de *Paspalum* fazendo parte da estrutura vegetacional, e em muitas dessas formações, as gramíneas são dominantes e responsáveis pela produção da maior parcela da forragem disponível. A importância das espécies do gênero *Paspalum* vem sendo evidenciada graças à sua adaptabilidade aos diferentes ecossistemas e à grande diversidade existente, principalmente no sul do continente americano, sendo sugerido, por vários pesquisadores, ser este o centro de origem e diversificação genética da maioria das espécies deste gênero (CHASE, 1937; BURTON, 1945; MANNETJE, 1961; BURTON, 1962; BURTON, 1967;

BATISTA & GODOY, 1992). Estas espécies, sendo nativas dos ecossistemas brasileiros, apresentam menor risco de provocar algum desequilíbrio ecológico, quando comparadas àquelas exóticas. A grande variabilidade genética disponível favorece projetos de melhoramento genético das espécies, visando à obtenção de cultivares mais adaptados aos diferentes nichos ecológicos.

Um estudo conduzido com as espécies africanas invasoras *Urochloa brizatha*, *U. decumbens* e *Megathyrsus maximus* para avaliar os efeitos dos aumentos de temperatura e da concentração atmosférica do CO₂, mostrou que as mudanças climáticas previstas para o final do século não afetarão de maneira negativa essas espécies (FARIA *et al.* 2015), podendo comprometer severamente as espécies nativas que não apresentarem o mesmo potencial para o crescimento e a sobrevivência sob tais mudanças climáticas.

A conservação dos ambientes naturais tem se tornado cada vez mais urgente para a preservação das espécies nativas. Estudos cujo foco seja os aspectos da ecofisiologia de espécies de gramíneas nativas e como elas irão se comportar com o agravamento das mudanças climáticas globais ainda estão aquém do ideal. Assim, esta dissertação teve como objetivo determinar o tempo térmico para a emissão de folhas a partir de estolões, uma vez que a taxa de germinação das sementes comerciais de *Paspalum* sp. foi previamente testada e significativamente pequena quando comparada ao potencial da propagação vegetativa de seus estolões. Por se tratar de uma espécie com ampla distribuição na América do Sul, é esperado que *Paspalum* sp. cresça em temperaturas cardinais de extensa faixa térmica, o qual confirme que a espécie é adaptada para a permanência nos ambientes onde as médias de temperatura sofrerão maior aumento das temperaturas médias conforme previsto pelo IPCC 2014. Objetivou-se também avaliar as relações entre o aumento da temperatura média atmosférica e o metabolismo celular através da avaliação da atividade fotossintética, conteúdo de pigmentos cloroplastídicos, área foliar, área foliar específica, termotolerância e o crescimento pelo acúmulo de biomassa. Foi formulada a hipótese de que plantas crescidas em temperaturas maiores possam apresentar vantagens fisiológicas com relação às plantas crescidas nas menores temperaturas.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Determinar as temperaturas cardinais para emissão foliar a partir de órgãos vegetativos (estolões) de *Paspalum* sp., avaliar as respostas de seu crescimento através da massa seca (MS), área foliar (AF) e are foliar específica (AFE) em diferentes temperaturas, além de avaliar se a temperatura de crescimento afeta a atividade fotossintética e a termotolerância celular desta espécie.

2.2. Objetivos específicos

- Determinar as temperaturas cardinais (T_b , T_0 e T_c) e o tempo térmico necessário para emissão da primeira folha. Além da determinação da amplitude térmica para emissão foliar a partir de estolões, avaliar as implicações com as mudanças climáticas globais.
- Avaliar os efeitos da temperatura de crescimento de *Paspalum* sp. no acúmulo da massa seca, área foliar e área foliar específica.
- Avaliar os efeitos da temperatura de crescimento de folhas no investimento em pigmentos cloroplásticos e nas relações com as repostas do fotossistema II a fluorescência da clorofila.
- Avaliar se a temperatura de crescimento se relaciona à termotolerância foliar em *Paspalum* sp.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material Vegetal e Condições de Cultivo

O experimento foi conduzido no Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Campus Pampulha. A espécie utilizada neste estudo pertence ao gênero *Paspalum*, da família Poaceae. As plantas utilizadas foram obtidas de estolões (Figura 1) coletados nas proximidades do Instituto de Ciências Biológicas (ICB), Campus Pampulha da UFMG no mês de maio de 2016. Após a coleta foi realizada a remoção de folhas e de raízes secas. Padronizou-se a obtenção de segmentos contendo mesmo número

de nós. Os estolões variavam muito em espessura e tamanho dos entrenós, o que impossibilitou adotar parâmetros como mesma massa ou comprimento dos fragmentos.

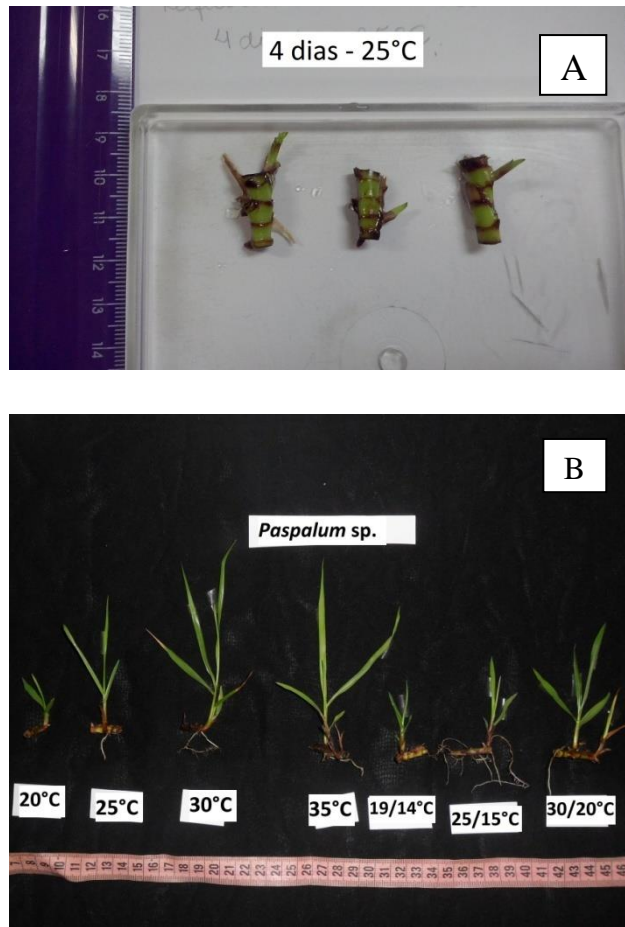


Figura1. Estolões de *Paspalum sp.* aos 4 dias crescendo à temperatura de 25°C (A) e plântulas aos 35 dias em diferentes temperaturas (B).

3.2. Determinação da porcentagem final da emissão da primeira folha (%E) e a velocidade de emissão da primeira folha (VE)

Os estolões foram banhados em solução de nistatina 2% para evitar a contaminação por fungos e colocados em caixas tipo Gerbox forradas com 3 folhas de papel filtro umedecidos com a mesma solução. Em seguida, as caixas tipo Gerbox com o material vegetal foram transferidas para câmaras de germinação (BODs) onde foram submetidas às temperaturas de crescimento. Em cada uma das temperaturas foram colocadas 6 caixas com 10 estolões cada. Os tratamentos de temperaturas constantes foram 15, 20, 25, 30 e 35°C; e os tratamentos de temperaturas alternadas máxima/mínima, de 25/15 e 30/20°C. Todas as

câmaras de germinação foram ajustadas para a manutenção de um fotoperíodo de 12 horas. As observações de emissão foliar foram feitas diariamente durante 30 dias. Considerou-se emitidas apenas aquelas que apresentaram no mínimo 2 mm de comprimento, medidas com paquímetro digital. A partir dos resultados obtidos foi calculada a porcentagem final de emissão foliar (%E) e a velocidade de emissão foliar ($VE = 1/t$).

3.3. Determinação do tempo térmico para emissão de folhas

Para determinar o tempo térmico para emissão de folhas dos estolões, os mesmos foram avaliados diariamente durante 30 dias. A amplitude térmica para emissão de folhas foi determinada a partir da obtenção das temperaturas cardinais (T_b e T_c). Para avaliar a exigência de temperatura para a emissão da primeira folha (temperaturas sub-ótimas) foi aplicado o modelo de tempo térmico [$\theta_g = (T - T_b) \times t_g$], (equação 1), onde θ_g é a quantidade de graus-dia ($^{\circ}\text{Cd}$) necessária para a emissão da fração g (fração percentual de emissão da primeira folha assumindo uma variação de 0 a 100% e que no caso do presente trabalho corresponderá à porcentagem de emissão da primeira folha observada), T é a temperatura de incubação do estolão, T_b é a temperatura base ou mínima para que ocorra a emissão, e t_g é o tempo necessário para a emissão foliar da fração g (exemplo, tempo necessário para obter 10% de emissão da primeira folha); adaptado de GARCIA-HUIDOBRO *et al.*, 1982).

O valor de T_b foi estimado pelo método de regressão probítica (BRADFORD, 1995). As porcentagens diárias acumuladas de emissão, correspondente a cada t_g para as temperaturas consideradas infra-ótimas, foram transformadas em probit e plotados contra $\log[(T - T_b)t_g]$, em uma única figura (CARDOSO & PEREIRA, 2009). Os pontos foram ajustados de acordo com o modelo linear, $\text{probit}(g) = a + \{\log [(T - T_b)t_g]\} / \sigma$ (equação 2), onde T é a temperatura experimental, a o intercepto; e σ é o desvio padrão representado pelo inverso do coeficiente de inclinação da reta.

Para a escolha da T_b , diferentes valores foram experimentados até se obter o melhor ajuste da curva (maior R^2) (BRADFORD, 1995). Procedimento similar foi usado para as temperaturas supra-ótimas para se encontrar a temperatura máxima (T_c), apenas substituindo-se $[(T - T_b)t_g]$ por $[(T_c - T)t_g]$, na equação 2. As porcentagens diárias acumuladas de emissão, correspondente a cada t_g para as temperaturas consideradas supra-ótimas, foram transformadas em probit e plotados contra $\log T_c$, em uma única figura. Por meio da regressão probítica foram

experimentados diferentes valores de tempo térmico no modelo, até obter o melhor ajuste (maior R^2). A temperatura ótima (T_o) foi considerada aquela de maior emissão da primeira folha com maior velocidade de emissão foliar.

Para exibir o decurso da emissão foliar isotérmica em escala de graus-dia, multiplicou-se o tempo (dias) pelo fator $(T-T_b)$ para o intervalo infra-ótimo. Os tempos esperados para a germinação nas faixas térmicas infra-ótimas foram estimados a partir da equação 1, isolando-se o t_g segundo a equação: $t_g = [10^{(\text{probit}(g)-a) \times \sigma}] / (T-T_b)$ para a faixa infra-ótima, (equação 3). A relação entre a distribuição de θ_g e as porcentagens de emissão foi feita a partir da equação $[\text{probit}(g) = 5 + 1/\sigma \times (\log \theta - \mu)]$, (equação 4), onde σ (desvio padrão) é a recíproca da inclinação da reta de $\log \theta_g$ versus $\text{probit } g$; e μ o valor mediano da distribuição de θ_g (GUMMERSON, 1986; BRADFORD, 1995). Os valores de emissão da primeira folha esperada e observada foram comparados pelo teste de coeficiente de variação de Pearson utilizando a planilha eletrônica Microsoft Excel (2007).

3.4. Medidas de crescimento

As medidas de crescimento foram feitas semanalmente durante 4 semanas, totalizando, ao final do experimento, quatro medidas. Foram utilizadas 6 repetições por tratamento. O comprimento de todas as folhas emitidas foi registrado com a utilização de um paquímetro digital (Mitutoyo Digital Caliper).

3.5. Acúmulo de Biomassa

A biomassa das plantas submetidas a cada temperatura de crescimento foi obtida de cinco plantas com 35 dias por tratamento ($n = 5$). As plantas foram separadas em raízes, folhas e estolões, colocadas para secar em estufa com circulação forçada de ar (FANEM, Modelo 320-SE) a 60°C até estabilização da massa seca. Após esse período, as partes foram pesadas em balança de precisão (SHIMADZU, Modelo AY220) para obtenção da massa seca, expressa em gramas (g).

3.6. Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE)

A área foliar foi obtida para todas as folhas totalmente expandidas, que foram digitalizadas em Scanner (HP Scanjet G4050) sendo a área foliar integralizada com a utilização do software ImageJ. Para a área foliar específica, utilizou-se a área foliar obtida por digitalização. Em seguida, as folhas foram colocadas para secar em estufa com circulação forçada de ar (FANEM, Modelo 320-SE) até a estabilização de massa seca. Posteriormente as folhas foram pesadas em balança de precisão (SHIMADZU, Modelo AY220) para obtenção da massa seca. A área foliar específica foi então determinada através da razão entre área foliar e sua massa seca ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). Para ambos os parâmetros foram utilizadas cinco plantas por tratamento ($n = 5$).

3.7. Medidas de fluorescência da clorofila

Folhas com 35 dias foram utilizadas para as medidas de fluorescência da clorofila. As medidas foram tomadas utilizando-se um medidor de fluorescência modulada (MINI PAM photosynthesis yield analyser, Walz Messund Regeltechnik). Inicialmente, foram obtidas as medidas de fluorescência sob um pulso de luz saturante. Logo após, as mesmas folhas foram adaptadas ao escuro por um período de 30 minutos utilizando-se clips de folha projetados para essa finalidade. Foram avaliados os seguintes parâmetros: rendimento quântico potencial do fotossistema II (FSII) [$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$], rendimento quântico efetivo do FSII [$\Delta F/F'_m = (F'_m - F)/F'_m$] e excesso relativo de energia [ERE = $(F_v/F_m) - (\Delta F/F'_m)(F_v/F_m)$], onde F_0 e F_m são a fluorescência mínima e máxima da clorofila *a* nas amostras adaptadas ao escuro, respectivamente; F_v é a fluorescência variável ($F_m - F_0$); F'_m é a fluorescência máxima emitida por amostras iluminadas após um pulso de luz saturante e F é o estado constante de fluorescência. A folha utilizada para as medidas foi a última totalmente expandida, sendo utilizadas seis plantas e uma folha de cada planta ($n=6$).

3.8. Quantificação de pigmentos cloroplastídicos

Para a quantificação de pigmentos, foram utilizadas seis plantas por tratamento ($n = 6$) com 35 dias. Foram cortados fragmentos de tamanhos semelhantes das folhas e dos estolões,

pesados em balança de precisão (SHIMADZU, Modelo AY220) e colocados em vidros âmbar contendo 1 mL de dimetilsulfóxido (DMSO). Os fragmentos permaneceram no DMSO por 72h ou até que os pigmentos fossem liberados no reagente (indicado pela presença de fragmentos com cor pálida). A quantificação de pigmentos foi feita utilizando-se o Leitor de Microplacas (Multiskan TM GO) através das leituras de absorbância nos comprimentos de onda de 665, 649 e 480 nanômetros (nm), e os cálculos do conteúdo de clorofilas *a*, *b* e carotenóides foram determinados conforme WELLBURN (1994).

3.9. Tolerância do fotossistema II ao aumento da temperatura

Para avaliação da termotolerância celular, definida como a tolerância do FSII ao aumento da temperatura, foram utilizados discos foliares, um disco por planta, de seis plantas por tratamento (n=6) com 40 dias. As amostras foram acondicionadas entre duas placas metálicas forradas com papel filtro e umedecidas com água destilada onde foi inserido o eletrodo de um termopar, ligado a um termômetro digital. A placa foi forrada com o papel filtro, o eletrodo e as amostras foram colocados em outro saco de polietileno zip-lock, que foi submerso em banho-maria ultratermostático com circulação forçada (Q-214 D2, Quimis), conforme NEUNER & PRAMSOHLER (2006). As amostras foram submetidas a variações crescentes de temperatura a partir de 40°C (temperatura previamente testada como suportável para as plantas estudadas) até 58°C, com o incremento de 2°C a cada 3 min. Medidas de F_v/F_m foram realizadas com o mesmo medidor de fluorescência modulada (MINI-PAM, Waltz). As temperaturas de queda de 15% (T_{15}) e de 50% (T_{50}) do F_v/F_m inicial foram calculadas a partir do ajuste de equação sigmoideal, conforme metodologia utilizada por GIMENO *et al.* (2009) e GODOY *et al.* (2011).

3.10. Análises estatísticas

O delineamento experimental foi o inteiramente casualizado, contando com cinco tratamentos de temperaturas fixas e duas alternadas, descritos na seção 3.1. Os dados foram analisados por Modelos Lineares Generalizados (GLM) e as médias foram comparadas por teste de contraste a 5% de probabilidade com o uso do programa R 3.3.1 (R Core Team, 2016). Para os parâmetros porcentagem de emissão de folhas, velocidade de emissão, tempo

médio de emissão e comprimento da folha, as temperaturas de crescimento foram utilizadas como variáveis explicativas. Nas análises de crescimento, as variáveis resposta utilizadas foram a biomassa de raízes, folhas, estolões, parte aérea e biomassa total, área foliar e área foliar específica. Nas análises de eficiência fotossintética, as variáveis resposta utilizadas foram o rendimento quântico potencial (F_v/F_m), o rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F'_m$) e o excesso relativo de energia (ERE). Nas análises de quantificação de pigmentos, as variáveis resposta utilizadas foram o conteúdo de clorofilas *a*, *b*, carotenoides, clorofilas totais e a razão clorofila *a/b*. Nas análises de termotolerância as variáveis resposta utilizadas foram as temperaturas de queda de 15 (T₁₅) e de 50% (T₅₀) no F_v/F_m .

4. RESULTADOS

4.1. Determinação da porcentagem final da emissão de folhas (%E) e da velocidade de emissão da primeira folha (VE)

Os estolões de *Paspalum* sp. emitiram folhas nas temperaturas testadas no experimento, exceto em 15°C, cujo crescimento não foi satisfatório. Foi comum a todos os tratamentos com crescimento satisfatório a emissão de até a 6ª folha (Figura 2). Não houve diferença estatística na porcentagem de emissão de folhas entre os tratamentos térmicos (Figura 2A). Até a 4ª folha a porcentagem final de folhas foi superior a 70%, sendo inferior a 70% para a 5ª e 6ª folhas. Para a velocidade de emissão de folhas, a velocidade apresentada pela 1ª folha foi igual entre os tratamentos, exceto para o tratamento de 30°C o qual o resultado foi maior, de 0,20 dias. As demais folhas não apresentaram diferenças na velocidade de emissão entre os tratamentos (Figura 2B).

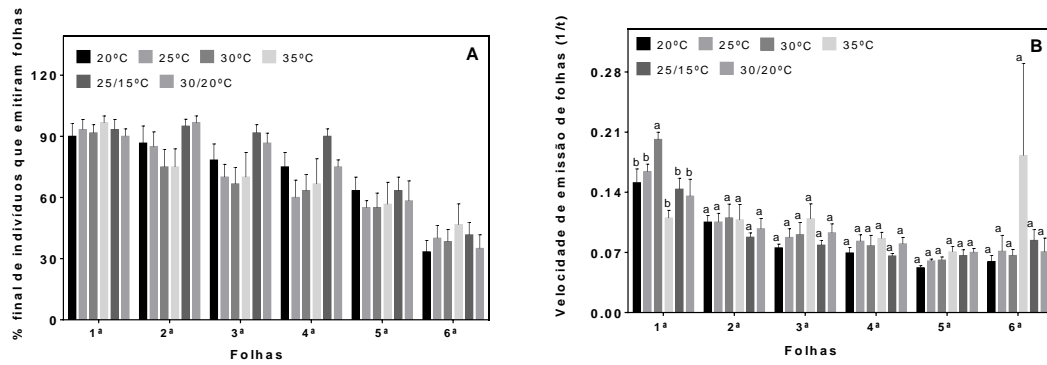


Figura 2. Porcentagem final de emissão (A) e velocidade de emissão (B) de folhas de *Paspalum* sp. a partir de estolões em diferentes temperaturas. Valores representam a média \pm erro padrão da média (EPM). Letras diferentes representam diferenças entre temperaturas de crescimento e letras iguais representam ausência de diferenças entre as temperaturas de crescimento ($n = 10$; $P < 0,05$).

4.2. Determinação do tempo térmico para emissão de folhas

Foram determinadas as temperaturas cardinais para a emissão da 1^a folha a partir dos estolões. A T_b ficou determinada como sendo 13,5°C e a T_c foi estimada em 42,5°C (Tabela 1). O tempo térmico necessário para que 50% (θ_{50}) da população de estolões emitissem a 1^a folha foi determinado como 49,45°Cd (Figura 3). A comparação entre os valores observados de emissão da primeira folha e os valores esperados apresentou um coeficiente de variação de Pearson de 0,96.

Tabela 1. Parâmetros de emissão de folhas gerados pela análise probit para estolões de *Paspalum* sp.

T _b (°C)	R ²	T _c (°C)	R ²
13,5	0,98	42,5	0,98

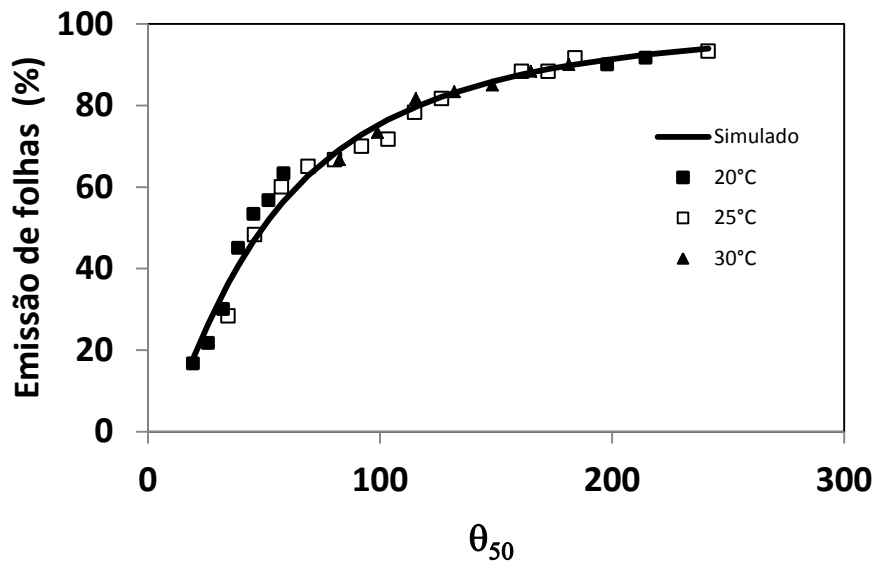


Figura 3. Emissão da primeira folha nas temperaturas isotérmica de estolões de *Paspalum* sp. crescidos à luz. Símbolos representam valores experimentais para as temperaturas de 20°C (■), 25°C (□), 30°C (▲), na escala de graus-dia, enquanto a linha contínua representa o modelo esperado, descritos pela equação 4. O valor do coeficiente de correlação de Pearson entre a emissão esperada e a observada foi de **0,96**.

4.3. Medidas de crescimento

Optou-se por apresentar apenas o crescimento das folhas número 1, 3 e 5 ao longo do período de crescimento, que foi de 4 semanas, para que fosse contemplado um intervalo maior de crescimento ao invés de apresentar apenas as primeiras folhas (Figura 4). Para a folha 1, a temperatura que favoreceu o maior crescimento foi de 30°C ($P < 0,05$). As demais temperaturas não induziram diferenças com relação ao comprimento foliar. O comprimento das folhas 1 não apresentou diferenças ao longo do período avaliado nas temperaturas testadas ($P > 0,05$) (Figura 4A).

Para as folhas 3, a temperatura de 30°C favoreceu maior crescimento durante o período, entretanto, nas 2ª, 3ª e 4ª semanas a temperatura de 35°C também proporcionou um crescimento semelhante ao da temperatura de 30°C. Na 1ª semana, as temperaturas de 20, 25 e 25/15°C foram as que induziram menor comprimento foliar e iguais entre si ($P < 0,05$), enquanto que as temperaturas de 35 e 30/20°C induziram valores intermediários e diferentes entre si ($P < 0,05$). Na 2ª semana as folhas crescidas nas temperaturas de 20 e 25/15°C foram as que apresentaram menor comprimento foliar, iguais entre si ($P > 0,05$), e as folhas das

temperaturas de 25 e 30/20°C apresentaram valores intermediários e iguais entre si ($P > 0,05$). Nas 3ª e 4ª semanas as folhas crescidas nas temperaturas 20, 25, 25/15 e 30/20°C foram as de menor comprimento ($P < 0,05$). As folhas 3 que apresentaram diferenças no comprimento ao longo do período avaliado foram as crescidas nas temperaturas de 20, 25 e 35°C ($P < 0,05$) (Figura 4B).

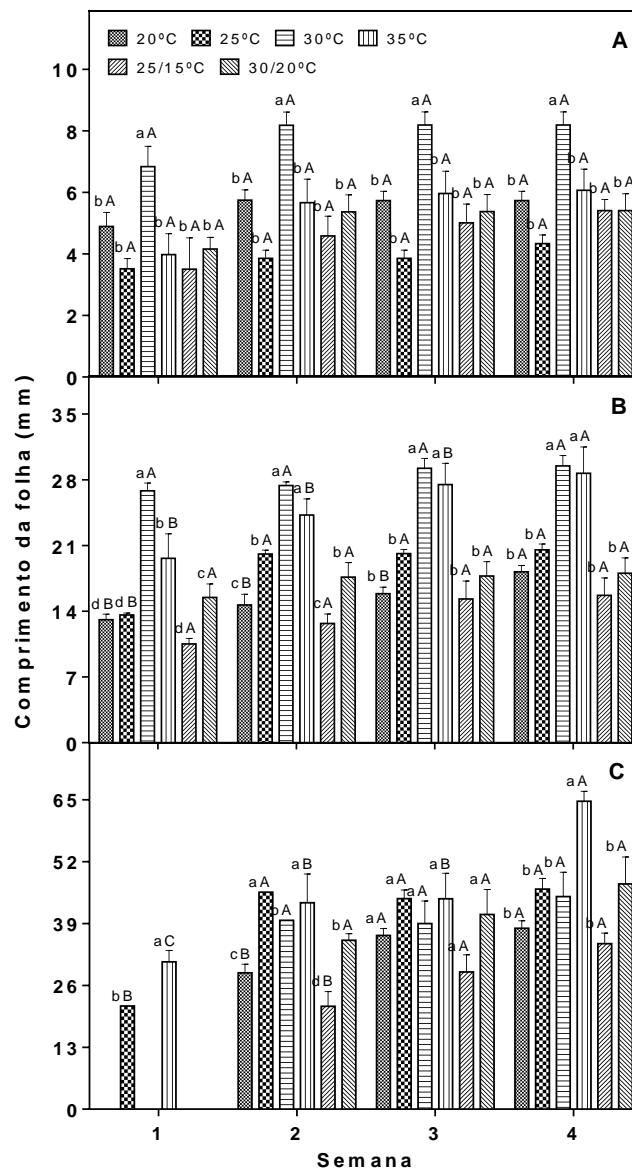


Figura 4. Comprimento das folhas (mm) de *Paspalum* sp. crescidas em diferentes temperaturas. A – folha 1; B – folha 3; C – folha 5. Valores representam a média \pm erro padrão da média (EPM). Letras diferentes minúsculas representam diferenças entre as temperaturas de crescimento e letras diferentes maiúsculas representam diferenças na mesma temperatura testada ($n = 6$; $P < 0,05$).

No início do período avaliado (1ª semana), apenas as plantas das temperaturas de 25 e 35°C apresentaram a formação da 5ª folha, com o menor e o maior comprimento, respectivamente. Na 2ª semana, as temperaturas nas quais as folhas cresceram mais, foram as de 25 e 35°C, sendo iguais entre si ($P > 0,05$). O comprimento das folhas crescidas em 30 e 30/20°C foi similar e intermediário ($P > 0,05$); e as plantas crescidas nas temperaturas de 20 e 25/15°C apresentaram o menor comprimento foliar ($P < 0,05$). Na 3ª semana não foi observado diferenças entre as temperaturas testadas ($P > 0,05$). Na 4ª semana as plantas que apresentaram maior comprimento foram as crescidas na temperatura de 35°C ($P < 0,05$). As plantas crescidas nas temperaturas de 30 e 30/20°C não apresentaram diferenças no comprimento foliar ao longo do período avaliado (Figura 4C).

4.4. Acúmulo de biomassa

Na comparação do acúmulo de biomassa entre os tratamentos de temperatura observou-se maior produção de raízes apenas nas plantas submetidas à temperatura de 20°C ($P < 0,01$). Com relação à biomassa de folhas e biomassa total, não houve diferença entre os tratamentos (Figura 5).

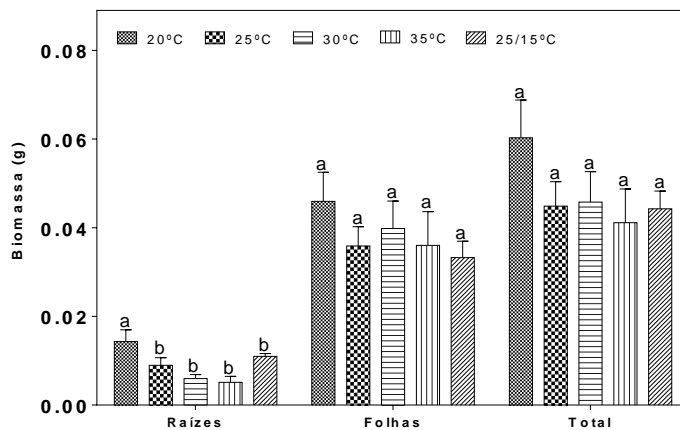


Figura 5. Partição de biomassa seca em plantas de *Paspalum* sp. crescidas em diferentes temperaturas por 35 dias. Valores representam a média \pm erro padrão da média (EPM). Letras diferentes indicam diferenças entre as temperaturas de crescimento ($n = 5$; $P < 0,01$ para raízes; $P < 0,05$ para folhas e $P < 0,001$ para estolões).

4.5. Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE)

A área foliar e a área foliar específica apresentaram diferenças entre os tratamentos (Figura 6). A área foliar foi maior nas plantas crescidas nas temperaturas de 25 e 30°C ($P < 0,05$), ultrapassando os 10 cm² e as temperaturas mais extremas testadas e o tratamento com temperatura alternada resultaram em menor área foliar (Figura 6A). A área foliar específica se mostrou maior apenas aos 25°C ($P < 0,001$), sendo que os demais tratamentos proporcionaram valores equivalentes (Figura 6B).

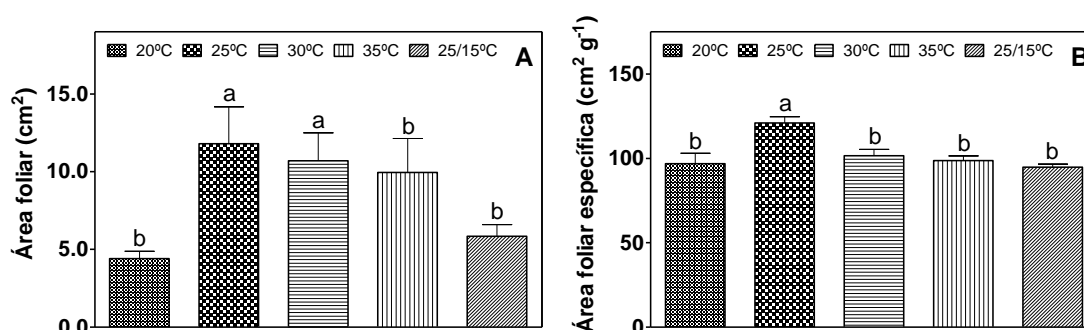


Figura 6. Área foliar (A) e área foliar específica (B) de plantas de *Paspalum* sp. crescidas por 35 dias em diferentes temperaturas. Valores representam a média \pm erro padrão da média (EPM). Letras diferentes indicam diferenças entre as temperaturas de crescimento ($n = 5$; $P < 0,05$ para AF e $P < 0,001$ para AFE).

4.6. Eficiência fotossintética do fotossistema II (FSII) e conteúdo de pigmentos

Na avaliação da eficiência fotossintética do FSII, o rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F'_m$) foi diferente apenas para o tratamento de 20°C ($P < 0,001$) que apresentou o menor valor (Figura 7A). Quanto ao rendimento quântico potencial (F_v/F_m), plantas crescidas na temperatura de 25°C foram as que tiveram os maiores valores ($P < 0,01$) (Figura 7B). Com relação ao excesso relativo de elétrons (ERE), as plantas crescidas nas temperaturas de 20°C e 25°C apresentaram valores maiores ($P < 0,001$) (Figura 7C). As plantas submetidas ao tratamento de 20°C mostraram resultados até 3x maiores que os tratamentos de 30, 35 e 25/15°C. O conteúdo das clorofilas *a* e *b*, carotenoides, clorofilas totais e razão clorofila *a/b*

das folhas (Figura 8A) e dos estolões (Figura 8B) não apresentaram diferenças entre as temperaturas de crescimento analisadas.

4.7. Tolerância do fotossistema II (FSII) ao aumento da temperatura

Os resultados de termotolerância do fotossistema II (FSII) mostraram não haver diferença entre plantas crescidas nas diferentes temperaturas (Figura 9). A temperatura de queda de 15% (T_{15}) do rendimento quântico potencial (F_v/F_m) variou entre 45°C para as plantas crescidas a 20°C e 48°C para as crescidas a 35°C, entretanto, não houve diferença estatisticamente significativa entre os tratamentos (Figura 9A). A temperatura de queda de 50% (T_{50}) do rendimento quântico potencial (F_v/F_m) variou entre 48 °C, para os tratamentos de 20 e 25/15 °C, e 50 °C, para o tratamento de 35 °C, mas também não apresentou diferença significativa entre os tratamentos.

5. DISCUSSÃO

5.1. Determinação da porcentagem final (%E) e velocidade de emissão (VE) das folhas

O estolão é um órgão de reserva e pode garantir a propagação vegetativa em gramíneas (DONAGHY & FULKERSON, 1998), já que favorece a rebrota até que o broto alcance a sua capacidade fotossintética (FULKERSON & DONAGHY, 2001). O fato de a porcentagem de emissão foliar diminuir para as últimas folhas pode estar relacionado ao esgotamento das reservas do estolão, também por um possível insuficiente enraizamento (CHAGAS *et al.*, 2008) ou devido ao fato de que nas condições do experimento avaliado não havia solução nutritiva e substrato para a obtenção de nutrientes e sustentação das raízes recém-formadas.

O surgimento de folhas representa avanços nos estágios de desenvolvimento, pois está diretamente relacionado à maior capacidade de interceptação de luz, fotossíntese e, conseqüentemente, acúmulo de biomassa (STRECK *et al.*, 2002a,b; DELLAI *et al.*, 2005). A temperatura de 30°C foi aquela em que a velocidade de emissão foliar foi maior, indicando que esta espécie está adaptada a se desenvolver em ambientes cujas médias térmicas

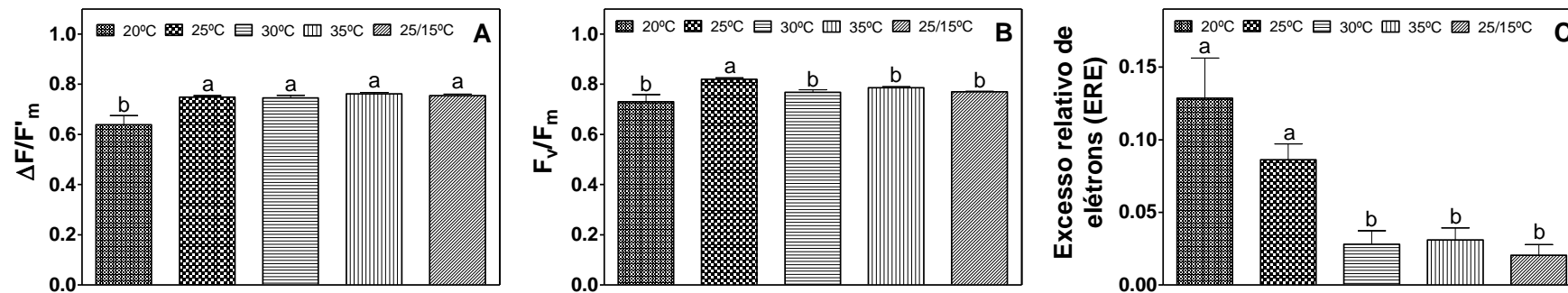


Figura 7. Eficiência fotossintética de plantas de *Paspalum* sp. crescidas por 35 dias em diferentes temperaturas. A – Rendimento quântico efetivo ($\Delta F/F'_m$); B – Rendimento quântico potencial (F_v/F_m) e C – Excesso relativo de elétrons (ERE). Valores representam a média \pm erro padrão da média (EPM). Letras diferentes indicam diferenças entre as temperaturas de crescimento (n = 5; $P < 0,001$ para $\Delta F/F'_m$, $P < 0,001$ para F_v/F_m e $P < 0,001$ para ERE).

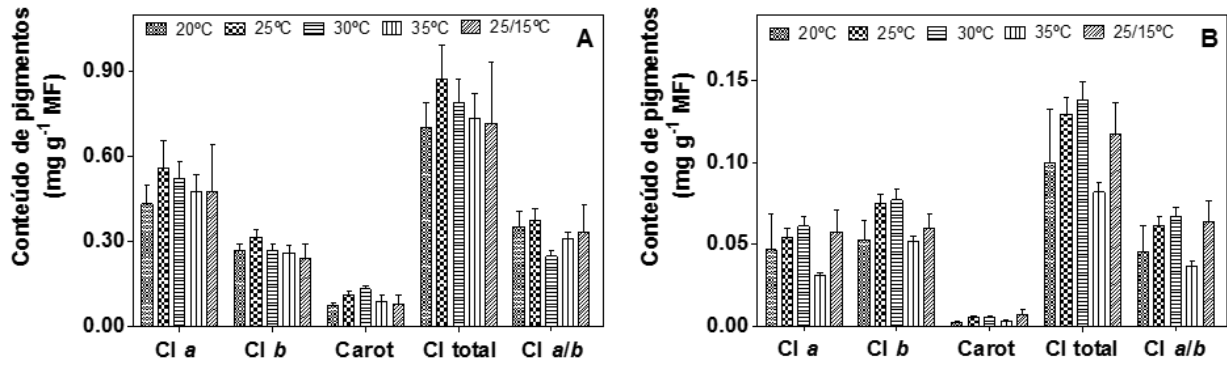


Figura 8. Conteúdo de pigmentos presentes em folhas (A) e em estolões (B) de plantas de *Paspalum* sp. crescidas por 35 dias em diferentes temperaturas. Valores representam a média \pm erro padrão da média (EPM). Ausência de letras indica ausência de diferenças estatísticas entre as temperaturas de crescimento ($n = 6$).

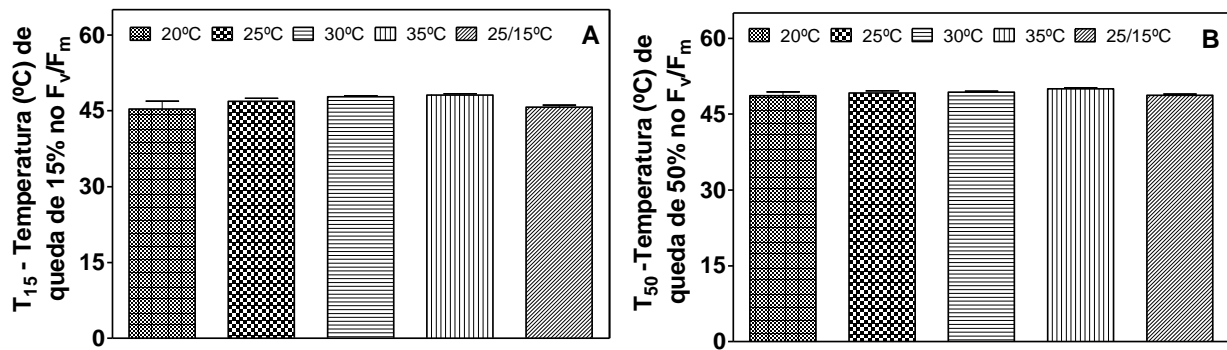


Figura 9. Termotolerância do fotossistema (FS) II de plantas de *Paspalum* sp. crescidas por 40 dias em diferentes temperaturas, determinada como: A – temperatura de queda em 15% e B – temperatura de queda de 50% do rendimento quântico potencial (F_v/F_m). Valores representam a média \pm erro padrão da média (EPM). Ausência de letras indica ausência de diferenças estatísticas entre as temperaturas de crescimento ($n = 6$).

sejam iguais às da região tropical. Embora as espécies de gramíneas africanas exóticas sejam atrativas para obtenção de pastagem devido ao seu rápido crescimento (AIRES *et al.*, 2007; D'ANTONIO & VITOUSEK, 1992) em ambientes de climas quentes (PIVELLO *et al.*, 1999), e também devido à facilidade em se obter sementes comerciais, *Paspalum* sp. pode ser também atrativa por apresentar o mesmo potencial para o desenvolvimento em ambientes com médias altas de temperatura do ar.

5.2. Determinação do tempo térmico para emissão de folhas

A significativa amplitude térmica encontrada para o crescimento de *Paspalum* sp., de 13,5 a 42,5°C, justifica a ocorrência da espécie nas diversas formações vegetais ao longo do continente americano (BATISTA & NETO, 2000), demonstrando adaptação tanto para temperaturas mais amenas quanto para temperaturas médias mais altas. Embora os valores de T_b estimados experimentalmente e pela regressão probítica estejam em desacordo quanto ao crescimento a 15°C, ele existiu, o que indica que a espécie desenvolve-se em temperaturas próximas de 13,5°C. Os valores determinados para T_b e T_c através da regressão probítica encontraram valores significativos ($r^2 = 0,98$ – Tabela 1), o que sugere uma grande influência da temperatura ambiente para a emissão de folhas (MARTINS *et al.*, 2007). Essa amplitude térmica pode indicar uma plasticidade fenotípica da espécie com relação à variação térmica do ambiente.

Foi demonstrado que *Urochloa brizantha*, gramínea C4, apresenta alta plasticidade com relação à temperatura, destacando que esta espécie é mais sensível a temperaturas baixas (VÍTOLO, 2011). Considerando que a porcentagem de emissão foliar e a velocidade de emissão de folhas não apresentaram diferenças entre as temperaturas de crescimento, pode-se considerar que *Paspalum* sp. possui alta plasticidade para a emissão de folhas com relação à variação térmica. A T_o de 30°C sugere que esta espécie tenha seu maior crescimento no período entre primavera e verão, período de maior disponibilidade de água e maiores médias da temperatura do ar (CAVALCANTI, 2016). Estes resultados sugerem que, no Brasil, a espécie pode ter maior crescimento e desenvolvimento nas regiões com temperaturas médias em torno dos 30°C. No entanto, a comprovação da efetiva utilização comercial desta espécie para o forrageamento em substituição às espécies exóticas mais produtivas, o que poderia reduzir o impacto na biodiversidade local comparado ao impacto causado pelas gramíneas exóticas, requer estudos mais aprofundados.

O requerimento térmico para que 50% (θ_{50}) da população emita a primeira folha foi de 49,45°Cd, indicando baixa exigência térmica para que metade da população de estolões emita a primeira folha, desde que a disponibilidade hídrica não seja um fator limitante. Em outros trabalhos, valores de θ_{50} superiores foram encontrados para o capim elefante (*Pennisetum purpureum* Schum), outra espécie de gramínea C4, cujo requerimento foi de 84°Cd (ALMEIDA *et al.*, 2000; ANDRADE *et al.*, 2005).

A determinação da T_b permitiu observar que os estolões de *Paspalum* sp. têm potencial para brotação e crescimento até mesmo nos meses mais frios, embora o crescimento não tenha sido satisfatório nas avaliações realizadas nesse trabalho. Estes resultados sugerem que esta espécie tem a capacidade de permanecer verde e com metabolismo ativo ao longo de todo o ano, caso tais processos dependam apenas da temperatura. Entretanto, o crescimento de *Paspalum* sp. no inverno, estação do ano que coincide com as menores médias de precipitações na região do Cerrado de Minas Gerais, pode ficar comprometido mais pela falta de água que pela média térmica do ar nesta estação.

No ano de 2015 as médias mais altas de temperatura do ar equivaleram aos meses de janeiro a março (verão) e a novembro e dezembro (final da primavera) (INMET, 2017). Uma vez obtidas as temperaturas médias ao longo dos meses ou mesmo diárias, é possível fazer estimativas acerca da quantidade de dias do calendário em que o evento emissão de folhas estoloníferas de *Paspalum* sp. poderá ocorrer. Além disso, é possível também prever qual o tempo necessário para que tal evento ocorra em um futuro cenário climático considerando as previsões de aumento das médias de temperatura em até 6°C (IPCC, 2014). Com as previsões de aumento em 6°C (Cenário A1) nas médias de temperatura, é provável que haja uma redução de aproximadamente 35% do tempo necessário para que os estolões de *Paspalum* sp. emitam folhas, e com o aumento de 4°C (Cenário B2) o tempo terá uma redução de aproximadamente 30% com relação ao presente.

Alguns autores destacaram que o progressivo aumento nas médias de temperatura do ar pode beneficiar algumas espécies (GUNN & FARRAR, 1999; MARIN & NASSIF, 2013; FARIA *et al.*, 2015). Independente do aumento, de 4 ou de 6°C, as temperaturas médias máximas previstas ainda permanecerão dentro da amplitude térmica suportada por *Paspalum* sp., o que sugere que esta espécie apresenta potencial para continuar a ocorrer em ambientes de médias térmicas em torno de 30°C.

5.3. Avaliações do crescimento foliar

Neste estudo o comprimento das folhas constituiu uma das formas de contabilizar o crescimento vegetal (HODGES, 1991; WILHELM & McMASTER, 1995; GUNN & FARRAR, 1999; DE ANDRADE *et al.*, 2004). A temperatura de 30°C foi a que proporcionou

o maior crescimento foliar e foi possível observar que todas as folhas 1 expandiram totalmente e, dessa maneira, estabilizaram o crescimento na 1ª semana em todos os tratamentos térmicos testados. Com relação à 3ª e à 5ª folhas, em alguns tratamentos houve atraso na estabilização do crescimento como pode ser observado nas plantas dos tratamentos com as temperaturas de 20°C e 35°C.

Ao determinar o tempo térmico em sementes, CARDOSO (2011) relacionou as temperaturas infra-ótimas ou supra-ótimas à germinação mais lenta, comparado à temperatura ótima para a espécie; sendo assim, foi possível fazer essa associação também para o crescimento de *Paspalum* sp., visto que tanto a germinação como o crescimento foliar são fases do desenvolvimento da planta. Em estudo realizado com *Panicum virgatum*, foi constatada uma forte relação entre o tempo térmico necessário para a emissão de folhas e o início da fase reprodutiva (VAN ESBROECK *et al.* 1997). Segundo estes autores, maior ou menor tempo térmico coincidiram com o início tardio ou precoce da fase reprodutiva, respectivamente. Considerando que o tratamento de 30°C foi o que induziu o maior comprimento das folhas e também a maior velocidade para emissão de folhas, foi possível constatar que plantas crescidas a 30°C poderão antecipar a sua fase reprodutiva quando comparado às outras temperaturas de crescimento avaliadas.

Na 1ª semana, a 5ª folha de alguns dos tratamentos térmicos ainda não havia sido observada. Uma possível explicação para este fato é que em gramíneas o aparecimento tardio das folhas mais novas pode ser atribuído ao encobrimento das mesmas pelas bainhas das folhas mais velhas, que só se torna possível quando esta atinge comprimento suficiente e consegue superar o ápice das bainhas das folhas mais velhas (MIGLIETTA, 1991; SKINNER & NELSON, 1994), o que pode levar a um equívoco na determinação do tempo do seu surgimento.

5.4. Acúmulo da biomassa

O maior acúmulo de biomassa de raízes a 20°C pode estar relacionado ao fato desse órgão ser mais adaptado a temperaturas mais amenas, uma vez que a temperatura do solo é geralmente menor que a temperatura do ar atmosférico. No campo, alguns fatores como a cobertura vegetal, que funciona como um isolante térmico protegendo o solo da incidência da luz solar, mantendo um microclima mais úmido, são responsáveis por manter as temperaturas do solo mais amenas (SILVA *et al.*, 2016; DE LIMA *et al.*, 2014) e, dessa maneira beneficiar

as raízes, como foi constatado para o desenvolvimento do milho ao longo de anos, especialmente em regiões onde as temperaturas ultrapassam os 30°C (SILVA *et al.*, 2011) e para o consórcio entre uma espécie de gramínea e outra de leguminosa (DE LIMA *et al.*, 2014). Entretanto, DE OLIVEIRA & PEREIRA (2014) demonstraram que temperaturas mais altas favorecem maior crescimento das raízes. De acordo com CASTRO *et al.* (2004), o aumento da temperatura acelera as atividades metabólicas o que resulta numa maior absorção de água e hidratação, acelerando a produção de raízes.

Diferentes temperaturas causam diferentes respostas no acúmulo de biomassa nas plantas (GUNN & FARRAR, 1999; VÍTOLO, 2011; MOLES *et al.*, 2014). Para *Paspalum* sp., no entanto, isso não foi observado. Tanto para a biomassa acumulada nas folhas quanto para a biomassa total não foram encontradas diferenças significativas entre os tratamentos térmicos. Sob temperaturas médias mais baixas, o metabolismo fica mais lento e, por isso, esperava-se que as plantas crescidas em temperaturas mais baixas acumulassem menor biomassa que as plantas crescidas em temperaturas mais altas, o que foi percebido ao longo do experimento (dados não mostrados). A diminuição da massa seca aérea pode ser causada por uma limitação da disponibilidade de nitrogênio (CANTAREL *et al.*, 2013; NEWTON *et al.*, 2010). Embora as plantas tenham crescido em câmaras de crescimento (BOD), pode ter ocorrido um esgotamento de nutrientes ao longo do tempo visto que, conforme já mencionado, as raízes não possuíam substrato para absorção de nutrientes. Com isso, as plantas que cresceram em temperaturas mais altas estabilizaram seu crescimento devido à falta de nutrientes e de espaço na placa de crescimento, e as crescidas em temperaturas mais amenas tiveram tempo para igualar em tamanho e massa seca acumulada às primeiras.

5.5. Área foliar (AF) e área foliar específica (AFE)

Maior área foliar implica em maior atividade fotossintética, que tem como resultado uma maior produção de fotoassimilados e seu acúmulo no colmo. Essa reserva é posteriormente translocada para garantir o preenchimento dos grãos (HEINEMANN *et al.*, 2006). As plantas que crescerem sob temperaturas entre 25 e 30°C, portanto, podem apresentar vantagem na produção de fotoassimilados considerando apenas a temperatura como condição para maior área foliar. Entretanto, sabe-se que as condições do ambiente são adversas (SCHULZE *et al.*, 2002) e que a expansão foliar é muito sensível ao déficit hídrico

(PARSONS & CHAPMAN, 2000), portanto, a resposta em campo pode ser similar desde que a disponibilidade hídrica não seja um recurso limitante.

5.6. Eficiência fotossintética do fotossistema II (FSII) e conteúdo de pigmentos

O rendimento quântico efetivo é uma forma eficiente de se avaliar as variações do rendimento fotossintético (GENTY *et al.*, 1989; MOHAMMED *et al.*, 1995). Neste experimento, o aumento da temperatura para a brotação dos estolões resultou em aumento no rendimento quântico efetivo nas plântulas. Como a T_c determinada para a emissão de folhas para *Paspalum* sp. foi de 43,5°C, pode-se afirmar que as temperaturas testadas, onde a máxima foi de 35°C, não foram capazes de comprometer o seu metabolismo fotossintético.

O rendimento quântico potencial (F_v/F_m) é uma estimativa da capacidade fotossintética total e da eficiência do FSII, cujos valores típicos para folhas saudáveis e mantidas no escuro por algum tempo variam em torno de 0,8 ou pouco menos que esse valor (CRITCHLEY, 2000). Valores bem abaixo de 0,8 sugerem uma diminuição da evolução do O_2 ou da fixação de CO_2 , além de configurar uma fotoinibição (HIDEG *et al.*, 2000; KATO *et al.*, 2003). Era esperado que, com o aumento da temperatura de crescimento, o rendimento quântico potencial do FSII reduzisse (HAVAUX, 1993). Nas temperaturas diferentes de 25°C foi possível observar uma pequena queda no F_v/F_m para *Paspalum* sp. Entretanto, uma vez que valores próximos de 0,8 foram mantidos em todas as temperaturas, pode-se assumir que as plantas não apresentaram nenhum prejuízo da eficiência fotossintética.

O excesso relativo de elétrons (ERE) representa o excesso relativo de energia do aparato fotoquímico (RIBEIRO, 2006) e o índice relativo de excesso prejudicial de energia quântica na etapa fotoquímica (SCHREIBER *et al.*, 1998). Embora os valores de ERE tenham sido maiores para as temperaturas de 20 e 25°C, ainda assim, ficou claro que as plantas crescidas nestas temperaturas não apresentaram indicação de dano no FSII considerando seus valores de rendimento quântico efetivo e potencial.

Com o aumento da temperatura pode haver um aumento no conteúdo de pigmentos e favorecer a eficiência fotossintética (ORMROD *et al.*, 1999). Foi observado para o braquiário (*Urochloa brizantha*) que o aumento da temperatura provoca aumento no conteúdo de clorofila e acredita-se que esse aumento garanta altos níveis de eficiência fotossintética, uma

vez que a mesma pode ser prejudicada pelo aumento da temperatura (VÍTOLO, 2011). O conteúdo de pigmentos não alterou em função da temperatura de crescimento, o que está de acordo com os resultados obtidos para a eficiência fotossintética.

5.7. Tolerância do fotossistema II ao estresse térmico agudo

A temperatura para o crescimento influencia fortemente na tolerância dos organismos, incluindo a atividade fotossintética, diante do estresse térmico agudo (WEIS & BERRY 1988 *apud* HAMILTON III *et al.*, 2008; BARUA *et al.*, 2003). Entretanto, em *Paspalum* sp. não foram observadas diferenças nas respostas para termotolerância entre as temperaturas de crescimento testadas. Plantas provenientes de regiões com ampla variação térmica podem apresentar uma tolerância, geneticamente determinada, às variações da temperatura ambiente (BERRY & BJÖRKMAN, 1980). O fato das plântulas utilizadas no experimento serem provenientes de estolões coletados em um local onde as temperaturas diárias, mínima e máxima, podem ter uma amplitude de até 15°C (INMET, 2017), pode ser uma indicação de que estas plantas apresentam uma tolerância às alterações da temperatura ambiente mais plástica.

Quando a temperatura ambiente excede a temperatura máxima suportada pela espécie, os primeiros danos estão relacionados à perda de estabilidade e desestruturação físico-química das membranas biológicas, que reflete na queda da eficiência do aparato fotossintético, especialmente o FSII. A partir do momento em que as membranas dos cloroplastos e mitocôndrias são afetadas, a fotossíntese e a respiração passam a ser prejudicados (BERRY & BJÖRKMAN, 1980; HAVAUX, 1993). A T_{15} , temperatura de queda em 15% do rendimento quântico potencial, obtida em todos os tratamentos ultrapassou os 45°C, temperatura que está acima da T_c obtida (43,5°C). De acordo com dados compilados por SHARKEY 2005, o FSII só começa a sofrer dano quando as temperaturas ultrapassam os 45°C. Temperaturas inferiores a este valor não podem sugerir qualquer prejuízo. Isso reafirma que em temperaturas acima da temperatura máxima suportada pela espécie os processos metabólicos já começam a ser prejudicados (CARDOSO, 2011; SALISBURY & ROSS, 2012). Nesse caso, o rendimento quântico potencial do FSII (BERRY & BJÖRKMAN, 1980; HAVAUX, 1993). A T_{15} observada para *Paspalum* sp. nesse trabalho supera a T_{15} encontrada para as três espécies crescidas sob alta temperatura estudadas por FARIA *et al.*, 2015, sugerindo que

Paspalum sp. possa apresentar maior termotolerância que algumas espécies de gramíneas exóticas.

6. CONCLUSÕES

O modelo de tempo térmico utilizado neste trabalho mostrou-se uma ferramenta eficiente para a predição da emissão foliar a partir de estolões em *Paspalum* sp., visto que foi encontrada uma elevada correlação com as temperaturas testadas. *Paspalum* sp. apresentou requerimento térmico para emissão de folhas com amplo intervalo térmico, correspondente aos valores entre 13,5 e 42,5°C. A amplitude térmica encontrada confirma o potencial para a ocorrência da espécie nos diferentes biomas do continente sul americano. O crescimento mais rápido na temperatura de 30°C permitiu determinar essa temperatura como ótima para a ocorrência da espécie, o que sugere o favorecimento da sua permanência nos locais com temperaturas médias do ar mais altas.

Nem a eficiência fotossintética nem o conteúdo de pigmentos em folhas de *Paspalum* sp. foi afetado pelo aumento da temperatura de crescimento de estolões. O rendimento quântico efetivo e o potencial do fotossistema II permaneceram em torno de valores considerados ótimos, o que sugere que a espécie possua uma significativa capacidade de aclimatação a altas temperaturas. A espécie mostrou-se termotolerante e promissora a persistir em ambientes que apresentam grande amplitude térmica ou sujeitos a experimentar estresse térmico agudo.

O aumento previsto para as médias de temperatura do ar provavelmente não prejudicará a ocorrência de *Paspalum* sp., desde que o volume de precipitação seja suficiente.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUINAGA, J. A. Q.; Dinâmica da oferta de forragem na produção animal e produção de forragem numa pastagem natural da Depressão Central do RS. 2004. 58 f. Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre (2004).

AIRES, F. S.; BARROS, T. G. B.; SILVA, S. B.; SÁ, A. C. G.; SATO, M. N.; ANDRADE, S. M. A.; MIRANDA, H. S. Queimadas em áreas de Cerrado invadido por capim gordura

(*Melinis minutiflora* Beauv.) no Parque Nacional de Brasília, Brasília, DF. *Anais do VII Congresso de Ecologia do Brasil*. Meio digital. Caxambu, MG. 20–25/NOVEMBRO/2007.

ALVES, L. R.; OLIVEIRA, R. J. D.; COIMBRA, R. R.; FERREIRA, W. D. M.; Initial growth of *Parkia platycephala* (Benth.) and *Enterolobium timbouva* (Mart.) under field conditions in a Cerrado area. *Revista Ceres*, v. 63, n. 2, p. 154-164, (2016).

ANDRADE, A. C.; FONSECA, D. M.; LOPES, R. S.; JÚNIOR, D. M.; CECON, P. R.; QUEIROZ, D. S.; PEREIRA, D. H.; REIS, S. T. Características morfogênicas e estruturais do capim-elefante ‘napier’ adubado e irrigado. *Ciência e Agrotecnologia*, Lavras, v. 29, n. 1, p. 150-159, jan./fev. (2005).

BANDEIRA, A. H.; MORAIS, K. P.; BIONDO, J. C.; MENTGES, L. R.; MÜLLER, L.; TONETTO, C. J.; MEDEIROS, S. L. P. Taxa de surgimento de folhas de azevém BRS ponteio em função dos graus dia acumulados. XVII Congresso Brasileiro de Agrometeorologia. Guarapari/ES. 18-21 de julho (2011).

BARUA, D.; DOWNS, C. A.; HECKATHORN, S. A. Variation in chloroplast small heat-shock protein function is a major determinant of variation in thermotolerance of photosynthetic electron transport among ecotypes of *Chenopodium album*. *Functional Plant Biology*, V. 30, p. 1071–1079, (2003).

BATISTA, L. A. R.; GODOY, R.; Caracterização preliminar e seleção de germoplasma do gênero *Paspalum* para produção de forragem. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v. 29, n. 1, (2000).

BATISTA, L. A. R.; NETO, A. R. Espécies do gênero *Paspalum* com potencial forrageiro. São Carlos, Embrapa Pecuária Sudeste, 19 p., 21 cm. – (Embrapa Pecuária Sudeste. Documentos, 29). ISSN 1518-4757, (2000).

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. *Ecology: From Individuals to Ecosystems* (4th ed.), 738 p. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 2006.

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

BESSAT, F. A mudança climática entre ciência, desafios e decisões: olhar geográfico. *Terra Livre*, São Paulo, Ano 19 –v.1, n. 20, p. 11-26, (2003).

BRADFORD, K. J. Water relations in seed germination. *Seed development and germination*, v. 1, n. 13, p. 351-396, (1995).

BUIZER, M.; HUMPHREYS, D.; JONG, W.; Climate change and deforestation: The evolution of an intersecting policy domain. *Environmental Science & Policy*, v. 35, p. 1–11, (2014).

BURTON, G. W. A search for the origin of *Pensacola* Bahia grass. *Economic Botany*, v. 21, n. 4, p. 379-382 (1967).

- BURTON, G. W. A technic for measuring ergot resistance in *Paspalum* species. *Agronomy Journal*, v. 37, n. 2, p. 160-162 (1945).
- BURTON, G. W. Conventional breeding of dallisgrass, *Paspalum dilatatum* Poir. *Crop Science*, v. 2, n. 6, p. 491-494 (1962).
- CAMARGO, M. B. P. D.; BRUNINI, O.; MIRANDA, M. A. C. D. Modelo agrometeorológico para estimativa da produtividade para a cultura da soja no Estado de São Paulo. *Bragantia*, v. 45, n. 2, p. 279-292, (1986).
- CANTAREL, A. A.; BLOOR, J. M.; SOUSSANA, J. F. Four years of simulated climate change reduces above-ground productivity and alters functional diversity in a grassland ecosystem. *Journal of Vegetation Science*, v. 24, n. 1, p. 113-126, (2013).
- CAO, W.; TIBBITTS, T.W. Leaf emergence on potato stem sin relation to thermal time. *Agronomy Journal, Madison*, v.87, p.474-477, (1995).
- CARDOSO, V. J. M. Metodologia para análise da dependência térmica da germinação pelo modelo de graus-dia. *Oecologia Australis*, v. 15, n. 2, p. 236-248. <http://dx.doi.org/10.4257/oeco.2011.1502.04>, 2011.
- CARDOSO, V. J. M., PEREIRA, F. J. M. Dependência térmica da germinação de sementes de *Drymaria cordata* (L.) Willd. ex Roem. & Schult. (Cariophyllaceae). *Acta Botanica Brasilica*, v. 23, p. 305-312, (2009).
- CARVALHO, I. R.; DE SOUZA, V. Q.; NARDINO, M.; OLIVOTO, T.; SCHMIDT, D. Crescimento de pepineiro híbrido japonês submetido à variação de temperatura e luminosidade. *Ambiência*, v. 12, n. 2, p. 615-628, (2016).
- CASTRO, R. D.; BRADFORD, K. J.; HILHORST, H. W. M. Embebição e reativação do metabolismo. In: FERREIRA, A. G.; BORGHETTI, F. (Orgs.). Germinação: do básico ao aplicado. Porto Alegre: p. 149-162. Artmed, (2004).
- CAVALCANTI, I. F.; Tempo e clima no Brasil. Oficina de textos (2016).
- CHAGAS, E. A.; PIO, R.; BETTIOL NETO, J. E.; SOBIERAJSKI, G. D. R.; CAMPO, D.; ORTO, F. A.; SIGNORINI, G. Enraizamento de estacas lenhosas de pessegueiro e clones de umezeiros submetidos à aplicação de AIB. *Ciência e Agrotecnologia*, vol. 32, n.3, p. 986-991 (2008).
- CHAPIN, F.S.; AUTUMN, K.; PUGNAIRE, F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, v. 142, p.78-79, (1993).
- CHASE, A. New species of *Paspalum* from tropical America. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, v. 27, n. 4, p. 143-146 (1937).
- CRITCHLEY, C. Photoinhibition. Photosynthesis: A comprehensive treatise, 264p. Cambridge University Press, (2000).

DE ANDRADE, C. M. S.; VALENTIM, J. F.; DA COSTA CARNEIRO, J.; VAZ, F. A.; Crescimento de gramíneas e leguminosas forrageiras tropicais sob sombreamento. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, Brasília, v. 39, n.3, p. 263-270, (2004).

D'ANTONIO, C. M.; VITOUSEK, P. M. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 23, p. 63–87, (1992).

DE LIMA, A. P. L.; DAMATO, J.; DE SOUZA, C. M. Avaliação de um consórcio gramínea-leguminosa na revegetação de um talude e sua influência na temperatura e umidade do solo. *Revista Verde de Agroecologia e Desenvolvimento Sustentável*, v. 9, n. 1, p. 249-253, (2014).

DELLAI, J.; TRENTIN, G.; BISOGNIN, D. A.; STRECK, N. A. Phyllochron at different plant densities in potato. *Ciência Rural*, v. 35, n. 6, p. 1269-1274, (2005).

DE OLIVEIRA, A. K. M.; PEREIRA, K. C. L. Temperature effect on the germination and root growth of Jatoba-Mirim (*Guibourtia hymenaeifolia* (Moric.) J. Leonard) seeds/ Efeito de diferentes temperaturas na germinação e crescimento radicular de sementes de jatobá-mirim (*Guibourtia hymenaeifolia* (Moric.) J. Léonard). *Ciência Florestal*, v. 24, n. 1, p. 111-116, (2014).

DIELEMAN, C. M.; BRANFIREUN, B. A.; MCLAUGHLIN, J. W.; LINDO, Z. Climate change drives a shift in peatland ecosystem plant community: implications for ecosystem function and stability. *Global Change Biology*, v. 21, p. 388–395, (2015).

DONAGHY, D. J.; FULKERSON, W. J. Priority for allocation of water soluble carbohydrate reserves during regrowth of *Lolium perene*. *Grass and Forage Science*, Tasmania, v. 53, p. 211-218, (1998).

ELLER, C. B.; OLIVEIRA R. S. Effects of nitrogen availability on the competitive interactions between an invasive and a native grass from Brazilian cerrado. *Plant Soil* DOI 10.1007/s11104-016-2984-0, (2016).

FARIA, A. P.; FERNANDES, G. W.; FRANÇA, M. G. C.; Physiological approaches to determine the impact of climate changes on invasive African grasses in the savanna ecoregion of Brazil. *Environmental Earth Sciences*, v. 74, n. 4, p. 3077-3088, (2015).

FARIA, A. P.; FERNANDES, G. W., FRANÇA, M. G. C. Predicting the impact of increasing carbon dioxide concentration and temperature on seed germination and seedling establishment of African grasses in Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, v. 40, n. 8, p. 962-973, (2015).

FONSECA, M. B.; DE L. CAROLINO, M. M.; DIAS, T.; CRUZ, C.; FRANÇA, M. G. Early growth of Brazilian tree *Dimorphandra wilsonii* is also threatened by African grass *Urochloa decumbens*. *Journal of plant interactions*, v. 9, n. 1, p. 92-99 (2014).

FULKERSON, W. J.; DONAGHY, D. J.; Plant-soluble carbohydrates reserves and senescence – key criteria for developing an effective grazing management system for

ryegrass-based pastures: a review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, Melbourne, v. 41, n. 2, p. 261-275, (2001).

GARCIA-HUIDOBRO, J.; MONTEITH, J. L., SQUIRE, G. R. Time, temperature and germination of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). *Journal of Experimental Botany*, v. 33, n. 133, p. 288-296, April (1982).

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.; BAKER, N. R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects*, v. 990, n. 1, p. 87-92 (1989).

GILLOOLY, J. F.; BROWN, J. H.; WEST, G. B.; SAVAGE, V. M.; CHARNOV, E. L. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, v. 293, n. 5538, p. 2248-2251, (2001).

GIMENO, T. E.; PIAS, B.; LEMOS-FILHO, J. P.; VALLADARES, F. Plasticity and stress tolerance override local adaptation in the responses of Mediterranean holm oak seedlings to drought and cold. *Tree Physiology*, v. 29, p. 87-98 (2009).

GRUBB, P. J. Maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, v. 52, p. 107-145, (1977).

GILMORE, E. C.; ROGERS, J. S. Heat units as a method of measuring maturity in corn. *Agronomy Journal*, v. 50, n. 10, p. 611-615, (1958).

GODOY, O.; LEMOS-FILHO, J. P.; VALLADARES, F. Invasive species can handle higher leaf temperature under water stress than Mediterranean natives. *Environmental and Experimental Botany*, v. 71, n. 2, p. 207-214, (2011).

GUMMERSON R. J. The effect of constant temperatures and osmotic potentials on the germination of sugar beet. *Journal of Experimental Botany*, v. 37, n. 179, p. 729-741, (1986).

GUNN, S.; FARRAR, J. F. Effects of a 4 °C increase in temperature on partitioning of leaf area and dry mass, root respiration and carbohydrates. *Functional Ecology*, v. 13, n. s1, p. 12-20 (1999).

GRIME, J. P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd edn. John Wiley and Sons, New York, NY, US. 456p, (2001).

HAMILTON III, E. W.; HECKATHORN, S. A.; JOSHI, P.; WANG, D.; BARUA, D. Interactive effects of elevated CO₂ and growth temperature on the tolerance of photosynthesis to acute heat stress in C₃ and C₄ species. *Journal of Integrative Plant Biology*, v. 50, n. 11, p. 1375-1387 (2008).

HANAUER, J. G.; STRECK, N. A.; LANGNER, J. A.; KRÄULICH, B.; UHLMANN, L. O. Desenvolvimento e crescimento foliar e produtividade de cana-de-açúcar em cultivo de cana-planta e de cana-soca. *Bioscience Journal*, v. 30, n. 4, (2014).

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

HEINEMANN, A. B.; STONE, L. F.; DIDONET, A. D.; TRINDADE, M. D. G.; SOARES, B. B.; MOREIRA, J. A.; CÁNOVAS, A. D. Eficiência de uso da radiação solar na produtividade do trigo decorrente da adubação nitrogenada. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v. 10, n. 2, p. 352-356, (2006).

HODGES, T. F. Predict crop phenology. *Boca Raton: CRC*, 233p, (1991).

INMET - Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em <http://www.inmet.gov.br> em 07 fev. de (2017).

IPCC - INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. Climate Change 2014–Impacts, adaptation and vulnerability: Regional aspects. *Cambridge University Press* (2014).

KLANDERUD, K.; TOTLAND, O. Simulated climate change altered dominance hierarchies and diversity of an alpine biodiversity hotspot. *Ecology*, v. 86, p. 2047–2054. (2005).

LANGNER, J. A.; STRECK, N. A.; DALMAGO, G. A.; REININGER, L. R. S.; DURIGON, A.; SILVA, S. D.; LAGO, I.; SCHEFFE, G.; POERSCH, A. H.; Estimating the development of landrace and improved maize cultivars as a function of air temperature. *Ciência Rural*, v. 46, n. 10, p.1737-1742, (2016).

LAVOREL, S.; GARNIER, E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, v. 16, p. 545–556, (2002).

LAW, R.; CRAFTS-BRANDENER, S. J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiology*, v. 120, p. 173-182, (1999).

LIMA, R. R.; GONDIM, A. G. Avaliação de forrageiras nativas especialmente do gênero *Paspalum*. Belém: Faculdade de Ciências Agrárias do Pará. 'Hp. (FCAP. Informe Técnico. 9). (1982).

McMASTER, G. S.; WILHELLM, W. W. Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, Amsterdam, v. 87, n. 4, p. 291-300, (1997).

MAGRIN, G. O.; MARENGO, J. A.; BOULANGER, J. P.; BUCKERIDGE, M. S.; CASTELLANOS, E.; POVEDA, G.; SCARANO, F. R.; VICUÑA, S. Central and South America. In: Climate Change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: Regional aspects. Contribution of Working Group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [BARROS, V. R.; FIELD, C. B.; DOKKEN, D. J.; MASTRANDREA, M. D.; MACH, K. J.; BILIR, T. E.; CHATTERJEE, M.; EBI, K. L.;

ESTRADA, Y. O.; GENOVA, R. C.; GIRMA, B.; KISSEL, E. S.; LEVY, A. N.; MACCRACKEN, S.; MASTRANDREA, P. R.; WHITE, L. L.; (eds.)]. *Cambridge University Press*, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p. 1499-1566, (2014).

MANNETJE, T. L. A key based on vegetative characters of some introduced species of *Paspalum* L. In: Division of Tropical Pastures Technical Paper, *Australia Common wealth Scientific and Industrial Research Organization*, n. 1, p. 4-5, 8-9 (1961).

MARIN, F.; NASSIF, D. S. Mudanças climáticas e a cana-de-açúcar no Brasil: fisiologia, conjuntura e cenário futuro. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental*, v. 17, n.2, p. 232-239, (2013).

MARTINS, F. B.; SILVA, C. S.; STRECK, N. A. Estimativa da temperatura-base para emissão de folhas e do filocrono em duas espécies de eucalipto na fase de muda. *Revista Árvore*, Viçosa-MG, v. 31, n. 3, p. 373-381, (2007).

MIGLIETTA, F. Simulation of weath ontogenesis. I. Appearance of main stem leaves in the field. *Climate Research*, v. 1, p. 145-150, (1991).

MOLES, A. T.; PERKINS, S. E.; LAFFAN, S. W.; FLORES-MORENO, H.; AWASTHY, M.; TINDALL, M. L.; ANAND, M. Which is a better predictor of plant traits: temperature or precipitation? *Journal of Vegetation Science*, v. 25, n. 5, p. 1167-1180, (2014).

NEUNER, G.; PRAMSOHLER, M. Freezing and high temperature thresholds of photosystem 2 compared to ice nucleation, frost and heat damage in evergreen subalpine plants. *Physiologia Plantarum*, v. 126, p.196–204, (2006).

NEWTON, P. C. D.; LIEFFERING, M.; BOWATTE, W. M. S. D.; BROCK, S. C.; HUNT, C. L.; THEOBALD, P. W.; ROSS, D. J. The rate of progression and stability of progressive nitrogen limitation at elevated atmospheric CO₂ in a grazed grassland over 11 years of Free Air CO₂ enrichment. *Plant and Soil*, v. 336, p. 433–441, (2010).

OLIVEIRA, M. A.; PEREIRA, O. G.; MARTINEZ Y HUAMAN, C. A.; GARCIA, R.; GOMIDE, J. A.; CECON, P. R.; SILVEIRA, P. R. Características morfogênicas e estruturais do capim-bermuda ‘Tifton85’ (*Cynodon* spp.) em diferentes idades de rebrota. *Revista Brasileira de Zootecnia*, v. 29, n. 6, p. 1939-1948, (Suplemento 1), (2000).

ORMROD, D. P.; LESSER, V. M.; OLSZYK, D. M.; TINGEY, D. T. Elevated temperature and carbon dioxide affect chlorophylls and carotenoids in Douglas-fir seedlings. *International journal of plant sciences*, v. 160, n. 3, p. 529-534, (1999).

PARMESAN, C.; YOHE, G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, v. 421, p. 37–42, (2003).

PARSONS, A. J.; CHAPMAN, D. F. The principles of pasture growth and utilization. In: Hopkings, A. (ed.). Grass: it's production and utilization. *Oxford: Blackwell Science*, p. 31-88, (2000).

- PAULA, F. L. M.; STRECK, N. A.; HELDWEIN, A. B.; BISOGNIN, D. A.; PAULA, A. L.; DELLAI, J. Soma térmica de algumas fases do ciclo de desenvolvimento da batata (*Solanum tuberosum* L.). *Ciência Rural*, Santa Maria, v. 35, n. 5, p. 1034-1042, Set-Out, (2005).
- PAULA, G. M. D., STRECK, N. A. Base temperature for leaf and node appearance, phyllochron and plastochron in the weeds Alexander grass and Morning glory. *Ciência Rural*, Santa Maria, v. 38, n. 9, p. 2457-2463, (2008).
- PEÑUELAS, J.; FILELLA, I. Responses to a warming world. *Science*, v. 294, p. 793–795, (2001).
- PIVELLO, V. R.; SHIDA C. N.; MEIRELLES, S. T. Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, v. 8, p. 1281–1294, (1999).
- PIVETTA, C. R.; TAZZO, I. F.; MAASS, G. F.; STRECK, N. A.; HELDWEIN, A. B. Emissão e expansão foliar em três genótipos de tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Ciência Rural*, Santa Maria, v. 37, n. 5, p. 1274-1280, Set-Out, (2007).
- PRIETO, P.; PENUELAS, J.; LLORET, F.; LLORENS, L.; ESTIARTE, M. Experimental drought and warming decrease diversity and slow down post-fire succession in a Mediterranean shrubland. *Ecography*, v. 32, p. 623–636, (2009).
- REICH, P. B.; OLEKSYN, J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 101, n. 30, p. 11001-11006, (2004).
- RIBEIRO, R. V. Variação sazonal da fotossíntese e relações hídricas de laranjeira ‘Valência’ (Doctoral dissertation, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”),(2006).
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. Fisiologia das plantas. São Paulo: Cengage Learning, 774p., (2012).
- SATHLER, D.; ADAMO, S. B.; LIMA, E. E. C. Mudanças climáticas e mitigação no setor florestal: REDD+, políticas nacionais e desenvolvimento sustentável local na Amazônia Legal. *Revista Brasileira de Estudos de População*, Rio de Janeiro, v. 32, n. 3, p. 619-630, (2015).
- SCHREIBER, U.; BILGER, W.; HORMANN, H.; NEUBAUER, C. Chlorophyll fluorescence as a diagnostic tool: basics and some aspects of practical relevance. *Photosynthesis: a comprehensive treatise. Cambridge University Press*, p. 320-336, (1998).
- SCHREINER, H. G. Tolerância de quatro gramíneas forrageiras a diferentes graus de sombreamento. *Boletim de Pesquisa Florestal*, Curitiba, v. 15, p. 61-72, (1987).
- SCHONS, A.; STRECK, N. A.; KRAULICH, B.; PINHEIRO, D. G.; ZANON, A. J. Emissão de folhas e início de acumulação de amido em raízes de uma variedade de mandioca em função da época de plantio. *Ciência Rural*, v. 37, n. 6, p. 1586-1592, (2007).

SCHULZE, E. D.; BECK, E.; MULLER-HOHESTEIN, K. *Plant Ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 702 p. (2002).

SHARKEY, T. D. Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell & Environment*, v. 28, n. 3, p. 269-277, (2005).

SHI, Z.; SHERRY, R.; XU, X.; HARARUK, O.; SOUZA, L.; JIANG, L.; LUO, Y. Evidence for long-term shift in plant community composition under decadal experimental warming. *Journal of Ecology*, v. 103, n. 5, p. 1131-1140, (2015).

SILVA, A. F.; DA SILVA, M. C. B. C. Agricultura no nordeste semiárido e os resíduos orgânicos aproveitáveis. *Revista Equador*, v. 5, n. 2, p. 102-119, (2016).

SILVA, A. S.; SILVA, I. de F. da.; SILVA NETO, L. de F. da; SOUZA, C. Semeadura direta na produção do milho em agricultura de sequeiro na região Nordeste do Brasil. *Ciência Rural*, Santa Maria, v. 41, n. 9, p. 1556-1562, Set, (2011).

SILVÉRIO, D. V., BRANDO, P. M.; BALCH, J. K.; PUTZ, F. E.; NEPSTAD, D. C.; OLIVEIRA-SANTOS, C.; BUSTAMANTE, M. M. Testing the Amazon savannization hypothesis: fire effects on invasion of a neotropical Forest by native cerrado and exotic pasture grasses. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B: Biological sciences*, v. 368, n. 1619, p. 20120427, (2013).

SKINNER, R. H., NELSON, C. J. Effect of tiller trimming on phyllochron and tillering regulation during tall fescue development. *Crop Science*, v. 34, n. 5, p. 1267-1273, (1994).

SOUZA FILHO, A. P. da S.; MEIRELLES, P. R de L.; MOCHIUTTI, S. Desempenho agrônômico de gramíneas forrageiras em condições de campo cerrado do Amapá, Brasil. In: Embrapa Amapá - Artigo em anais de congresso (ALICE). *Pasturas Tropicales*, v. 14, n. 1, p. 17-21, (1992).

STRECK, N. A. A generalized nonlinear air temperature response function for node appearance rate in muskmelon (*Cucumis melo* L.). *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, v. 10, n. 1, p. 105-111, (2002)a.

STRECK, N. A. A generalized vernalization response function for lily (*Lilium* spp.). *Revista Brasileira de Agrometeorologia*, v. 10, n. 2, p. 221-228, (2002)b.

STRECK, N. A.; LAGO I.; SAMBORANHA F. K.; GABRIEL, L. F.; SCHWANTES, A. P.; SCHONS, A. Temperatura base para aparecimento de folhas e filocrono da variedade de milho BRS Missões. *Ciência Rural*, Santa Maria, v. 39, n. 1, p. 224-227, Jan-Fev, (2009).

SULEYMAN, I. A., KRESLAVSKI, V. D., KLIMOV, V. V., LOS, D. A., CARPENTIER, R., MOHANTY, P. Heat stress: an overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis research*, v. 98, p. 541-550, (2008).

- TRENTIN, R.; SCHREIBER F.; STRECK, N. A.; BURIOL, G. A. Soma térmica de subperíodos do desenvolvimento da planta de melancia. *Ciência Rural*, v. 38, n. 9, (2008).
- TRUDGILL, D. L.; HONEK, A. D. L. I.; LI, D.; STRAALLEN, N. M. V. Thermal time—concepts and utility. *Annals of Applied Biology*, v. 146, n. 1, p. 1-14, (2005).
- TSUHAKO A. T. Exportação se sementes de forrageiras tropicais. Artigo técnico. Disponível em www.matsuda.com.br. Acesso em janeiro de 2017, (2010).
- VAN ESBROECK, G. A., HUSSEY, M. A., SANDERSON, M. A. Leaf appearance rate and final leaf number of Switch grass cultivars. *Crop Science*, v. 37, n. 3, p. 864-870, (1997).
- VÍTOLO, H. F. Plasticidade fenotípica em *Glycine max* e *Brachiaria brizantha* sob diferentes regimes de temperatura. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade do Oeste Paulista – UNOSTE; Presidente Prudente –SP, 2011.
- VIOLLE, C.; Navas, M.L.; VILE, D.; KAZAKOU, E.; FORTUNEL, C.; HUMMEL, I.; GARNIER, E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, v. 116, p. 882–892, (2007).
- WEIS, E.; BERRY, J. A. Plants and high temperature stress. *In: Symposia of the Society for Experimental Biology*. p. 329-346 (1988).
- WELLBURN, A. R.; The spectral determination of Chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolutions. *Journal of Plant Physiology*, v. 144, p. 307-313, (1994).
- WILHELM, W. W.; McMASTER, G. S. Importance of the phyllochron in studying development and growth in grasses. *Crop Science*, Madison, v. 35, n. 1, p. 1-3, (1995).
- WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D. D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, T.; CORNELISSEN, J. H. C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P. K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B. B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J. J.; NAVAS, M. L.; NIINEMETS, U.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER, H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V. I.; ROUMET, C.; THOMAS, S. C.; TJOELKER, M. G.; VENEKLAAS, E. J.; VILLAR, R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, v. 428, p. 821–827, (2004).
- XUE, Q.; WEISS, A.; BAENZIGER, P. S. Predicting leaf appearance in field-grown winter wheat: evaluating linear and non-linear models. *Ecological Modelling*, v. 175, p. 261-270, (2004).
- YIN, X., KROPFF, M. J, MCLAREN, G., VISPERAS, R. M. A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, v. 7, p. 1-16, (1995).