



**Efeitos da temperatura do ar na fotossíntese da cana-de-açúcar na fase inicial do desenvolvimento**

*Effects of air temperature on photosynthesis of sugarcane in the initial phase of its development*

**Anderson Guerra<sup>1</sup>, Alexandrius de Moraes Barbosa<sup>1</sup>, Kezia Aparecida Guidorizi<sup>1</sup>, Gustavo Maia Souza<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Laboratório de Inteligência em Plantas e Ecofisiologia “Ulrich Lüttge”, Universidade do Oeste Paulista (LIPEUL/UNOESTE), Campus II, Rodovia Raposo Tavares, km 572, CEP: 19067-175, Presidente Prudente, SP, Brasil. E-mail: anderson\_guerra@hotmail.com.

Recebido em: 31/07/2013

Aceito em: 08/10/2013

**Resumo.** Frente às mudanças climáticas faz-se necessário não somente conhecer os efeitos da temperatura do ar no desenvolvimento das plantas, mas, também, conhecer quais fatores fisiológicos estão relacionados à redução e/ou aumento da fotossíntese. O objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da temperatura do ar sobre a fotossíntese e o desenvolvimento na fase inicial de crescimento da cana-de-açúcar. O experimento foi conduzido em câmara climatizada tipo fitotron com controle de temperatura, fotoperíodo e irradiância. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com oito repetições e três regimes de temperatura: temperaturas baixas (19 °C diurna e 13 °C noturna); temperaturas médias (29 °C diurna e 23 °C noturna) e temperaturas altas (33 °C diurna e 27 °C noturna), durante 150 dias. Aos 120 dias após o plantio (DAP) foi realizado, nas folhas +1, avaliações de parâmetros fisiológicos relacionados à fotossíntese. Aos 150 DAP foi avaliado o número de folhas, a altura, o diâmetro e a massa do colmo. Baixas temperaturas reduziram a eficiência fotossintética das plantas de cana-de-açúcar, como também o desenvolvimento e crescimento (altura das plantas, massa seca e diâmetro do colmo), tendo como causa principal uma limitação bioquímica pela redução da atividade enzimática da Rubisco. Altas temperaturas não afetaram a eficiência fotossintética das plantas de cana-de-açúcar, as quais apresentaram aumento em altura e redução do diâmetro do colmo.

**Palavras-chave:** eficiência de carboxilação, estresse térmico, *Saccharum* spp, trocas gasosas

**Abstract.** To understand climate changes effects on plants it is necessary not only to know the effects of air temperature on plant development, but also to know which physiological factors are related to reduction and / or increasing photosynthesis. The aim of this study was to evaluate the effect of air temperature on photosynthesis and development in the initial growth of sugarcane. The experiment was conducted in a climate chamber type Phytotron with controlled temperature, photoperiod and irradiance. The experimental design was completely randomized with eight replications and three temperature regimes: low temperature (19 °C day and 13 °C night), average temperatures (29 °C day and 23 °C night) and high temperatures (33 °C day and 27 °C night) for 150 days. At 120 days after planting (DAP) was performed in leaves +1 evaluations of physiological parameters related to photosynthesis. At 150 DAP was evaluated the number of leaves, height, diameter and mass of the stem. Low temperatures reduced photosynthetic efficiency of plants of sugarcane, as well as the development and growth (plant height, dry weight and stem diameter). The results indicated that the main cause for the reduction of plant photosynthesis was the limitation of biochemical enzymatic activity of Rubisco under low temperatures. High temperatures did not affect the photosynthetic efficiency of the plants, which showed an increase in height and a reduction in stem diameter.

**Keywords:** carboxylation efficiency, gas exchange, heat stress, *Saccharum* spp

**Introdução**

Espécies C4, como a cana-de-açúcar, em geral são mais eficientes na fixação do carbono atmosférico do que as plantas C3, principalmente em condições de temperatura elevada e déficit hídrico,

condições essas que estão presentes nas principais regiões de cultivo da cana-de-açúcar no Brasil. Embora as plantas C4 representem apenas 4% de toda flora mundial, elas contribuem com 20% na



produção mundial de alimentos e energia (Ghannoum, 2003).

A temperatura é um dos fatores que afeta a eficiência fotossintética da cana-de-açúcar, podendo ser considerada tanto um fator limitante, como também estimulante dos processos fisiológicos da planta (Shen et al., 2004). A temperatura ideal para que as plantas C4 alcancem o maior potencial produtivo é aproximadamente 10 °C maior do que a temperatura ideal para as plantas C3 (Long, 1998).

Trabalhos realizados por Du et al. (1999) demonstraram que a taxa fotossintética de plantas de cana-de-açúcar desenvolvidas em 10 °C tiveram uma redução de 20% quando comparada as plantas desenvolvidas em 30 °C. Massad et al. (2007) avaliaram as taxas fotossintéticas do milho em seis temperaturas e observaram que as taxas fotossintéticas aumentaram a partir de 15 °C até a temperatura de 35 °C, e a partir desta, houve redução das taxas fotossintéticas.

Nesse contexto mais estudos que abordem a resposta fotossintética da cana-de-açúcar em diferentes temperaturas de desenvolvimento são necessários para um melhor conhecimento sobre os fatores fisiológicos que limitam a fotossíntese dessas plantas. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito da temperatura do ar sobre a fotossíntese e o desenvolvimento na fase inicial de crescimento da cana-de-açúcar.

## Material e Métodos

O experimento foi conduzido na Universidade do Oeste Paulista (UNOESTE) em Presidente Prudente-SP em câmara climatizada tipo Fitotron (Eletrolab, modelo El 011), com controle constante de temperatura, irradiância (densidade de fluxo de fótons em torno de 600  $\mu\text{mol mol}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e fotoperíodo de 14 horas (nível de energia luminosa próximo a um dia ensolarado de dezembro em Presidente Prudente).

O plantio foi realizado em vasos de 12 kg de solo classificado como Argissolo Vermelho-Amarelo arenoso. Realizou-se a correção da fertilidade do solo em função da recomendação de Vitti et al. (2013) para a cultura da cana-de-açúcar. Utilizou-se toletes da variedade RB-867515 com 10 cm de comprimento e plantadas a 7 cm de profundidade.

Adotou-se o delineamento experimental inteiramente casualizado (DIC), tendo para cada tratamento oito repetições, e a parcela experimental sendo constituída de vasos contendo 12 kg de solo e

somente uma planta por vaso (os perfilhos foram eliminados). As mudas de cana-de-açúcar desenvolveram-se por 150 dias após o plantio em três regimes de temperatura: temperaturas baixas (Tbaixa: 19 °C diurna e 13 °C noturna); temperaturas médias (Tmédia: 29 °C diurna e 23 °C noturna) e temperaturas altas (Talta: 33 °C diurna e 27 °C noturna).

Aos 120 dias após o plantio (DAP) foi realizada, nas folhas +1, uma análise de fluorescência da clorofila *a* com um fluorímetro de imagem (modelo Fluorcam, Photon Systems Instruments), medindo-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, após um período de adaptação das folhas de 30 minutos no escuro.

Foi avaliado também o potencial fotossintético das plantas por meio de curvas de resposta ao  $\text{CO}_2$  intercelular (curvas A/Ci). As curvas A/Ci foram realizadas variando-se a concentração de  $\text{CO}_2$  ambiente dentro da câmara de amostragem de um analisador de gases por infravermelho (IRGA, modelo CIRAS-2, PPSYSTEM, UK) 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 (2000), calculando-se a taxa máxima de carboxilação da Rubisco ( $V_{cmax}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) e a taxa máxima de carboxilação da PEPcase ( $V_{pmax}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Por meio de ajustes da curva A/Ci foi extraído o valor de assimilação máxima de  $\text{CO}_2$  ( $A_{max}$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Calculou-se a limitação estomática relativa da fotossíntese ( $L_s$ ), segundo a equação de Farquhar e Sharkey (1982):

$$LS = [(A' - A) / A'] * 100 \quad (1)$$

onde  $A'$  é a assimilação de  $\text{CO}_2$  quando  $C_i$  equivale a concentração atmosférica de  $\text{CO}_2$  ( $370 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) e  $A$  é a assimilação de  $\text{CO}_2$  quando a concentração de  $\text{CO}_2$  na câmara de amostragem é similar a concentração atmosférica.

Aos 120 DAP foram realizadas seis avaliações num período de 24 horas de assimilação de  $\text{CO}_2$  diário (assimilação com luz) e da respiração da planta (respiração no escuro). As avaliações



foram realizadas de 4 em 4 horas nos seguintes horários: 02:00h; 06:00h; 10:00h; 14:00h; 18:00h e 22:00h. Deste curso diário extraíram-se os seguintes parâmetros: balanço diário de CO<sub>2</sub> (B<sub>D</sub>); assimilação líquida diária de CO<sub>2</sub> (A<sub>LD</sub>); fotossíntese bruta (P<sub>nB</sub>); respiração diária (R<sub>D</sub>); respiração noturna (R<sub>N</sub>). O B<sub>D</sub> foi calculado segundo a fórmula (B<sub>D</sub> = A<sub>LD</sub> - R<sub>N</sub>), onde A<sub>LD</sub> é a assimilação líquida de CO<sub>2</sub> durante o dia e R<sub>N</sub> é a respiração da planta a noite. O cálculo da fotossíntese bruta (P<sub>nB</sub>) foi realizado segundo a fórmula (P<sub>nB</sub> = A<sub>LD</sub> + R<sub>D</sub>), onde R<sub>D</sub> é a respiração durante todo o período de 24h.

Aos 150 DAP foi avaliado a massa seca do colmo, o diâmetro do colmo, a altura da planta e o número de folhas fotossinteticamente ativas.

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

Resultados e Discussão

De forma geral observa-se na Tabela 1 que a eficiência fotossintética das plantas de cana-de-açúcar reduziu com o tratamento Tbaixa (19/13 °C). A Amax dos tratamentos com Tmédia e Talta foram de 33,49 e 23,52 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 61,9% e 45,7% maiores que o tratamento com temperaturas baixas (12,76 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), respectivamente. A Amax dos tratamentos com Tmédia e Talta foram estatisticamente similares.

Ward (1987) observou que a máxima capacidade fotossintética do milho foi na faixa dos 30 °C, enquanto Laisk & Edwards (1997) verificaram a temperatura ótima de 35°C. Em trabalhos realizados por Du et al. (1999) estudando o efeito da temperatura baixa (10 °C) em três genótipos de cana-de-açúcar observaram que as taxas fotossintéticas reduziram significativamente sob esta temperatura. Massad et al. (2007), avaliando as taxas fotossintéticas do milho através da curva A/Ci em seis temperaturas (15, 20, 25, 30, 35 e 40 °C), observaram um aumento das taxas fotossintéticas a partir de 15 °C até a temperatura de 35 °C e, a partir desta, houve redução das taxas fotossintéticas.

A limitação estomática (Ls) do tratamento Tmédia foi 800% maior do que o tratamento com Tbaixa e 212% maior do que o tratamento com Talta. Portanto, a Ls não contribuiu para a redução da Amax no tratamento com Tbaixa. A menor Ls para os tratamentos com Tbaixa e Talta demonstrou que a queda da Amax nesses tratamentos não foi devido ao fechamento dos estômatos e sim, devido à fatores não-estomáticos, fato esse observado por Du et al. (1999) em três cultivares de cana-de-açúcar, onde a condutância estomática não foi responsável pela redução das taxas fotossintéticas quando submetidas à temperaturas baixas.

Tabela 1. Parâmetros fisiológicos (Amax, assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; Vcmax, taxa máxima de carboxilação da Rubisco; Vpmax, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, taxa máxima de carboxilação da PEPcase, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; Ls, limitação estomática relativa da fotossíntese; Fv/Fm, eficiência quântica potencial do fotossistema II) da folha +1 da cana-de-açúcar 120 dias após o plantio, desenvolvida sob três regimes de temperatura (Presidente Prudente-SP, 2012).

Table with 5 columns: Parâmetros Fisiológicos, 19/13 °C, 29/23 °C, 33/27 °C, C.V. (%). Rows include Amax, Vcmax, Vpmax, Ls, and Fv/Fm.

Comparações das médias seguida da mesma letra na linha não diferem pelo teste de Tukey a 5%.

A queda da Amax em baixas temperaturas foi fortemente influenciada pela queda da taxa máxima de carboxilação da Rubisco (Vcmax). O valor de Vcmax foi de 37,75 μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> no tratamento com Tmédia e 16,62 e 25,87 μmol CO<sub>2</sub>

m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> nos tratamentos Tbaixa e Talta, respectivamente. Já a Vpmax foi igual em todos os tratamentos. Massad et al. (2007) em um estudo com a cultura do milho, observaram que a Vcmax e a Vpmax 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 corroboram com os observados neste trabalho. Observou-se que a  $V_{cmax}$  do tratamento com Tbaixa reduziu consideravelmente, porém, neste estudo não observou-se diferença na  $V_{pmax}$  em função dos três regimes de temperaturas estudados (Tabela 1).

A redução da eficiência da enzima Rubisco ( $V_{cmax}$ ) sob altas temperaturas deve-se 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 a eficiência de carboxilação total do Ciclo de Calvin (Crafts-Brander & Salvucci, 2000).

Não foi observada diferença significativa da  $V_{pmax}$  entre os regimes de temperatura (Tabela 1), apenas uma ligeira queda da  $V_{pmax}$  no tratamento com Tbaixa (Tabela 1). Entretanto, alguns autores (Leegood & Edwards, 1996; Du et al., 1999) reportaram que a redução da fotossíntese de espécies C4 sob baixas temperaturas está fortemente correlacionada com a redução da atividade da enzima PEPcase que é sensível a baixas temperaturas, o que não aconteceu neste trabalho.

Em conjunto com a alteração da eficiência das enzimas Rubisco e PEPcase, os fatores relacionados aos processos fotoquímicos também contribuíram para a redução da  $A_{max}$ . As plantas mais afetadas pelos regimes de temperatura foram as plantas do Tbaixa. Neste tratamento a eficiência quântica potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m$ ) foi de 0,68, enquanto que a  $F_v/F_m$  dos tratamentos com Tmédia e Talta foram de 0,74 e 0,72, respectivamente.

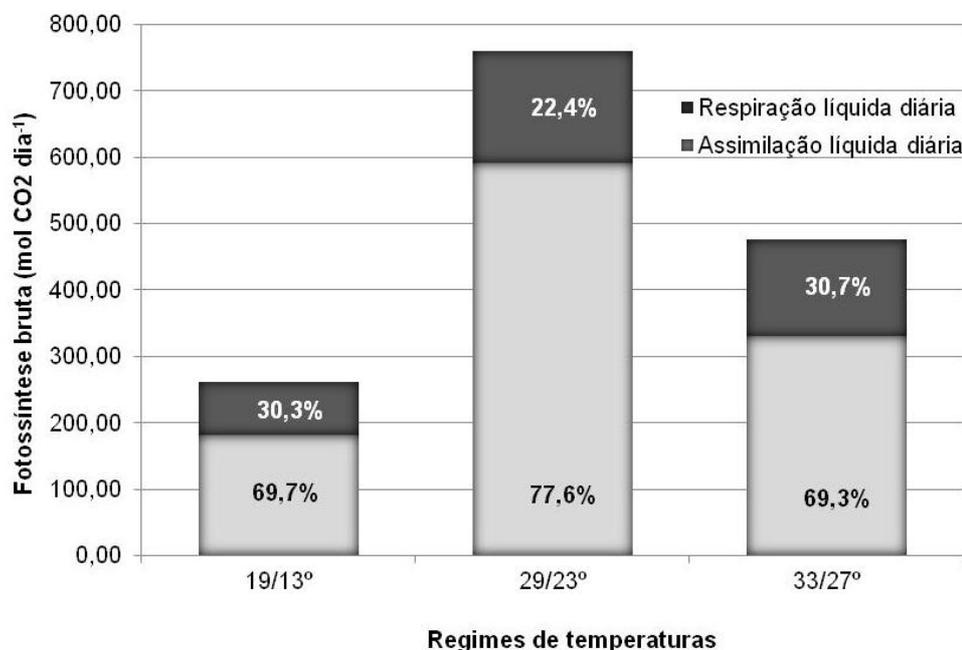
A redução da  $F_v/F_m$  pode estar associada ao excesso de elétrons devido ao fato de que baixas temperaturas reduzem a eficiência das enzimas do Ciclo de Calvin, reduzindo o consumo dos produtos fotoquímicos, gerando um excesso de elétrons. O primeiro dano gerado por esse excesso de elétrons é a perda 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 et al., 1993; Havaux, 1993). Portanto, a fotossíntese da cana-de-açúcar em baixas temperaturas pode ter sido limitada principalmente pela redução da atividade bioquímica que, conseqüentemente, causou nessas plantas um dano fotoquímico.

Analisando o balanço de  $CO_2$  diário (Figura 1) observou-se que o tratamento com Tmédia 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  $CO_2$  dia<sup>-1</sup>, 44,1% a mais que o tratamento com Talta, e 69,2% maior que o tratamento com Tbaixa. Nestes tratamentos a  $A_{LD}$  foi 330,0 e 182,0 mol de  $CO_2$  dia<sup>-1</sup>, respectivamente. A  $A_{LD}$  representou 69,7% da  $Pn_B$  do tratamento com Tbaixas, 77,6% no tratamento com Tmédia e 69,3% no tratamento com Talta.

A fotossíntese bruta ( $Pn_B$ ) foi de 760,0 mol de  $CO_2$  dia<sup>-1</sup> no tratamento com Tmédia, 261,0 mol de  $CO_2$  dia<sup>-1</sup> no tratamento com Tbaixa e de 476,0 mol de  $CO_2$  dia<sup>-1</sup> no tratamento com Talta. Sendo que a  $Pn_B$  do tratamento com Tmédia foi 59,6% e 191% maior do que os tratamentos Talta e Tbaixa, respectivamente. Diferentemente da  $A_{LD}$  e da  $Pn_B$ , a porcentagem da respiração se manteve proporcional entre os tratamentos, tendo respiração de 30,3% no Tmédia, 22,4% no Talta e 30,7% no Talta. Entretanto, observou-se que a respiração do tratamento com Tmédia foi percentualmente menor do que os demais tratamentos, demonstrando que este parâmetro foi o menos afetado pelas temperaturas avaliadas.

As respostas biométricas (Tabela 2) das plantas de cana-de-açúcar estão relacionadas aos resultados observados no balanço diário do  $CO_2$  assimilado. Sob baixas temperaturas, a massa seca do colmo também foi reduzida significativamente. Por outro lado, a maior massa seca do colmo foi observada nos tratamentos com Tmédia (71,50 g) e Talta (63,75 g). Estes resultados estão de acordo com os observados por Inman-Bamber (2004), onde temperaturas baixas reduziram a massa seca do colmo, como também reduziu a área foliar, resultando na redução da interceptação da radiação



**Figura 1.** Balanço de CO<sub>2</sub> diário na cultura da cana-de-açúcar em três regimes de temperatura. Presidente Prudente-SP, 2012. (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.

**Tabela 2.** Parâmetros biométricos da cana-de-açúcar aos 150 dias após o plantio sob diferentes regimes de temperatura. Presidente Prudente-SP. 2012.

Tratamentos	M. S. 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	6,0 a
29/23°C	71,50 a	26,27 a	95,82 b	8,0 a
33/27°C	63,75 a	23,13 b	125,28 a	5,0 a
C.V. (%)	17,88	5,34	10,07	14,21

O diâmetro do colmo também foi maior no tratamento com Tmédia (26,27 mm) o que proporcionou aos colmos maior massa seca (71,50 g). Analisando estes dados, percebe-se que as plantas do tratamento com Talta tiveram maior altura e colmos mais finos, já as plantas do tratamento com Tmédia tiveram plantas menores e colmos mais espessos. Já nas plantas desenvolvidas sob baixas, a altura das plantas diminuiu consideravelmente, essas plantas tiveram desenvolvimento inferior tanto em altura, como

também na massa seca dos colmos. O número de folhas positivas não foi afetado pelos tratamentos.

A temperatura tem grande influência no desenvolvimento de colmo da cana. Campbell et al. (1998) estudando duas cultivares de cana-de-açúcar relataram que a taxa de aparecimento de nó por planta diário foi de aproximadamente 0,05 em 15 °C e de 0,15 em 25 °C. Em um trabalho realizado por Liu et al. (1998) com duas cultivares de cana-de-açúcar, foi observado uma relação linear entre o aumento de temperatura e o alongamento do colmo



das plantas, e ainda, esses autores relataram que a temperatura é o principal fator responsável pela alongamento do colmo. Bonnet et al. (2006) estudando o efeito da temperatura em duas cultivares de cana-de-açúcar observaram resultados similares aos obtidos neste estudo, onde altas temperaturas promoveram uma redução no diâmetro do colmo das plantas. Segundo Almeida et al. (2008) temperaturas na faixa de 25 a 33 °C favorecem a taxa de crescimento da cana-de-açúcar na fase do desenvolvimento vegetativo. Diola & Santos (2012), relataram que temperaturas acima de 38 °C reduzem a fotossíntese e aumentam a respiração. Portanto, as altas temperaturas utilizadas neste trabalho não foram capazes de provocar estresse térmico nas plantas a ponto de prejudicar seu desenvolvimento.

### Conclusões

Baixas temperaturas reduziram a eficiência fotossintética das plantas de cana-de-açúcar e o desenvolvimento inicial da cana-de-açúcar, sobretudo causada pela redução da atividade enzimática da Rubisco.

Altas temperaturas não afetaram a eficiência fotossintética das plantas de cana-de-açúcar. Todavia, enquanto induziu aumento da altura das plantas, o diâmetro do colmo foi reduzido.

### Referências

- ALMEIDA, A. C. S.; SOUZA, J. L.; TEODORO, I.; BARBOSA, G. V. S.; MOURA FILHO, G.; FERREIRA JÚNIOR, R. A. Desenvolvimento vegetativo e produção de variedades de cana-de-açúcar em relação à disponibilidade hídrica e unidades térmicas. **Ciência e Agrotecnologia**, v.32, n.5, p.1441-1448, 2008.
- BONNETT, G.D.; HEWITT, M.L.; GLASSOP, D. Effects of high temperature on the growth and composition of sugarcane internodes. **Australian Journal of Agricultural Research**, v.57, n.10, p.1087-1095, 2006.
- CAMPBELL, J.A.; ROBERTSON, M.J.; GROF, C.P.L. Temperature effects on node appearance in sugarcane. **Australian Journal of Plant Physiology**, v.25, n.7, p.815-818, 1998.
- CRAFTS-BRANDNER, S. J.; SALVUCCI, M. E. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO<sub>2</sub>. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, v.97, n.24, p.13430-13435, 2000.
- DIOLA, V.; SANTOS, F. Fisiologia da cana-de-açúcar. In *Cana-de-açúcar : Bioenergia, Açúcar e Etanol : Tecnologias e Perspectivas* (eds SANTOS, F.; BORÉM, A.; CALDAS, C. 2 ed. Viçosa: Folha de Viçosa Ltda, 2012. p. 25-50.
- 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, n.3, p.317-324. 1999.
- FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v.33, p.317-345, 1982.
- GHANNOUM, O. et al. Nonstomatal limitations are responsible for drought induced photosynthetic inhibition in four C4 Grasses. **New Phytologist**, v.159, n. 3, p. 599-608, 2003.
- 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.
- LIU, D.L.; KINGSTON, G.; BULL, T.A. A new technique for determining the thermal parameters of phenological development in sugarcane, including suboptimum and supra-optimum temperature regimes. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.90, n.1-2, p.119-139, 1998.
- INMAN-BAMBER, N. G. Sugarcane water stress criteria for irrigation and drying off. **Field Crops Research**, v.89, n.1, p.107-122, 2004.
- LAISK, A.; EDWARDS, G.E. Oxygen and electron flow in C4 photosynthesis: mehler reaction, photorespiration and CO<sub>2</sub> concentration in the bundle sheath. **Planta**, v.205, n.4, 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**, 1996.
- 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, n.392, p.2393-2401, 2003.



LONG, S.P. Environmental responses. *In* RF Sage, RK Monson, eds, C4 Plant Biology. **Academic Press**, Toronto, pp 215–249. 1998.

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.

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.

SHEN, Y; ZHANG, Y; KONDOH, A.; TANG, C; CHEN, J; XIAS, J; SAKLLRA, Y.; LIU, C; SUN, H. Seasonal variation of energy partitioning in irrigated lands. **Hydrological Processes**, v.18, n.12, p.2223-2234, 2004.

VITTI, G.C.; MAZZA, J.A. **Planejamento, estratégias de manejo e nutrição da cana-de-açúcar**. Informações Agrômicas N97 (Encarte Técnico). 16 pg. 2013.

VON CAEMMERER, S.; QUICK, W.P. Rubisco: physiology in vivo. *In* Photosynthesis: Physiology and Metabolism (eds LEEGOOD, R.C.; SHARKEY T.D. ; VON CAEMMERER, S.), **Kluwer Academic Publishers**, Dordrecht, the Netherlands. pp. 85–113. 2000.

WARD, D.A. The temperature acclimation of photosynthetic responses to CO<sub>2</sub> in *Zea mays* and its relationship to the activities of photosynthetic enzymes and the CO<sub>2</sub>-concentrating mechanism of CO<sub>2</sub> photosynthesis. **Plant Cell Environment**, v.10, n.5, p.407–411, 1987.