

Tese apresentada à Universidade Estadual de
Campinas para obtenção do título de Mestre
em Biologia (Ecologia).

ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE A REDAÇÃO FINAL DA
TESE DEFENDIDA PELO ALUNO CARLOS AUGUSTO
KLINK E APROVADA PELA COMISSÃO JULGADORA



ESTUDO COMPARATIVO ENTRE GRAMÍNEAS C_3
E C_4 DE SÍTIOS SOMBREADOS E ABERTOS.
ASPECTOS ECOLÓGICOS

Carlos Augusto Klink

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alfredo Joly

Campinas/SP

1986

UNICAMP

Dedico a meus pais,
Maria José e Gustavo Adolpho

Agradecimentos

Esta tese é o resultado do trabalho e co laboração de amigos e colegas, cujo apoio e contribuição pos sibilitaram a sua realização. A todos, os mais sinceros agra decimentos pelo carinho, estímulo e atenção.

Ao Professor Carlos Alfredo Joly, orienta dor e amigo, pelas dificuldades que resolvemos juntos.

Aos seguintes professores, pelas críti cas e sugestões no exame banca-prévia:

- Dr. John Duvall Hay, do Depto. de Ecologia da Universidade de Brasília;

- Dr. Antonio Celso Novaes de Magalhães, do Depto. de Fisiologia Vegetal da Unicamp;

- Dr. George John Sheppherd, do Depto. de Botânica da Uni camp;

- Dra. Linda Styer Caldas, pesquisadora da Bioplanta e da Universidade de Brasília. Também por sua orientação nas medi ções do ponto de compensação de CO₂ e pela constante atenção que dispensou em minhas idas à Universidade de Brasília.

À Dra. Tatiana Sendulsky, do Instituto de Botânica de São Paulo e ao Prof. Tarciso Filgueiras, da Reserva Ecológica do IBGE em Brasília, pela identificação do ma terial botânico.

à Sra. Maria Odete Fontana Pedrossanti, técnica de Laboratório de Anatomia Vegetal do Dept. de Botânica, pela confecção de lâminas histológicas.

Ao Sr. José Luís Moreira, funcionário do Depto. de Botânica, pela cobertura do ripado e pelos cuidados com as plantas.

À Sra. Izabel Pereira de Assis Tozzi, téc
nica de laboratório, de Ecologia do Departamento de Botânica,
pela confecção de lâminas histológicas, pelo preparo de solu-
ções e auxílio na montagem dos experimentos de germinação,
mas principalmente pela grande amizade e carinho.

Ao Prof. Antonio Carlos Gabrielli, do Depto.
de Botânica, pelas sugestões e pelas fotografias das lâminas.

À Flávio Antonio Mães dos Santos, profes-
sor do Depto. de Botânica, pelas sugestões na análise esta
tística

À Maricy Marino, pela confecção do SUMMARY.

À Eliana Balesteros Bueno e à Nidia Sa-
vietto, pelo serviço de datilografia.

À Chefia da Fazenda Campininha do Institu-
to Florestal de São Paulo, pela doação dos caixotes de madei-
ra.

Ao CNPq e FAPESP, pelo apoio financeiro.

Aos amigos de Brasília José Carlos, Paulo
Eugênio e Felipe, pelo apoio constante.

Aos companheiros Patrícia, Rachel, Ricardo
Sérgius e Suzana, do Lab. de Ecologia, pelo incentivo.

Aos amigos da graduação Angélica, Domingos,
Fátima, Filomena, Luís Otávio, Paulo Sérgio e Rosebel, pela a-
mizade constante.

À Dulce, Gilda, Maricy, Cláudio, Nivaldo,
Maristerra, José Roberto, Sandra, Maria Cecília e Vera, pela
convivência diária.

À Márcia, pelo carinho.

Ao Ivo, amigo na Ecologia e na Vida, inclu-
sive pela revisão do manuscrito.

À Adriana, pelo carinho constante apoio e incentivo, e principalmente pela dedicação e carinho.

À Lavínia Joly, pela amizade.

À meus irmãos Gustavo, Sandra, Ana, Urubatan, Edison e Alexandre, e à minha sobrinha Lyani, pelo carinho e estímulo.

Aos colegas da pós-graduação e aos funcionários do Depto. de Botânica.

À todos, muito obrigado.

INDICE

Agradecimentos	i
1) INTRODUÇÃO	01
1.1) A via de fotossíntese C_4	02
1.2) Aspectos fisiológicos das vias fotossintéticas C_3 e C_4	05
1.3) Fotorespiração	10
1.3.1) Fotorespiração em espécies C_4	12
1.4) A evolução das vias fotossintéticas.....	13
1.4.1) Espécies intermediárias C_3 - C_4	16
1.5) Distribuição de Gramíneas C_3 e C_4	17
1.6) Objetivos do trabalho	20
2) MATERIAIS E MÉTODOS	21
2.1) Identificação da via fotossintética através da ana tomia foliar.....	21
2.2) Experimentos de germinação em laboratório.....	22
2.3) Efeito da variação da intensidade luminosa no crescimento de uma espécie C_3 e uma C_4	23
2.3.1) Medidas de peso seco.....	24
2.3.2) Análise estatística dos dados.....	25
2.4) Medidas do ponto de compensação de CO_2	26
2.4.1) Espécies utilizadas nas medições do ponto de compensação de CO_2	27
3. RESULTADOS	28
3.1) Identificação da via fotossintética através da ana	

tomia foliar.....	28
3.2) Experimento de germinação em laboratório	40
3.3) Efeito da variação da intensidade luminosa no crescimento de uma espécie C ₃ e uma C ₄	44
3.3.1) Considerações gerais.....	44
3.3.2) Medidas de altura e número de perfilhos....	47
3.3.3) Medidas de peso seco.....	48
3.4) Medidas do ponto de compensação de CO ₂	76
4) DISCUSSÃO.....	78
4.1) Identificação da via fotossintética através da anatomia foliar	78
4.2) Experimento de germinação em laboratório	85
4.3) Efeito da variação da intensidade luminosa no crescimento de uma espécie C ₃ e uma C ₄	87
4.3.1) Considerações gerais	87
4.3.2) Medidas de alturas e número de perfilhos...	90
4.3.3) Medidas de peso seco.....	94
4.4) Medidas do ponto de compensação de CO ₂	100
5) CONCLUSÕES.....	101
6) RESUMO.....	103
7) SUMMARY.....	104
8) REFERÊNCIAS CITADAS	106

1. INTRODUÇÃO

Nos últimos 20 anos, têm sido evidenciado que as plantas superiores usam pelo menos 3 tipos de metabolismo fotossintético do carbono: fotossíntese C_3 , fotossíntese C_4 e metabolismo ácido das Crassuláceas, CAM (TEERI, 1982). As plantas que utilizam a via fotossintética C_3 fixam o CO_2 na luz através de enzima Ribulose Bisfostato Carboxilase (RuBPCase), e apresentam o ácido fosfo-glicérico (3 átomos de carbono), como o primeiro produto estável da fotossíntese. Espécies C_4 fixam o CO_2 na luz, utilizam a enzima Fosfo-enolpiruvato carboxilase (PEPcase), e têm como primeiro produto estável o oxaloacetato (4 átomos de carbono). As plantas com via CAM fixam o gás carbônico no escuro através da PEPcase, formando ácido málico, que é acumulado no vacúolo das células. No período de luz seguinte, o malato é decarboxilado e o CO_2 refixado através da RuBPCase entrando num ciclo C_3 normal na mesma célula (TEERI, 1982).

Desde a descoberta das diversas vias fotossintéticas, uma série de estudos têm demonstrado que as plantas C_3 e C_4 diferem em diversos aspectos (TREGUNNA et al., 1970; WELKIE & CALDWELL, 1970). A via C_4 está associada a uma aparente falta de fotorespiração, baixo ponto de compensação de CO_2 , altas temperaturas ótimas para a fotossíntese, altas intensidades luminosas de saturação e uma eficiência fotossintética maior que as plantas com via C_3 . As plantas que se utilizam daquela via possuem ainda uma anatomia foliar característica, que as diferem das plantas C_3 .

A este conjunto de características anatómicas, bioquímicas e fisiológicas, dá-se o nome de síndrome

me Kranz. Uma vez que a planta possua uma destas características, fica implícito que ela possui a síndrome como um todo (BROWN & SMITH, 1972).

Igualmente, já é bem estabelecido que sob determinadas condições ambientais, a via C_4 e CAM conferem certas vantagens ecológicamente seletivas, que influenciam profundamente a composição florística de comunidades vegetais tanto a nível local quanto biogeográfico (MOORE, 1979).

1.1. A via de fotossíntese C_4

A via C_4 difere da C_3 numa série de características. Entre estas, encontra-se a anatomia foliar. As plantas que possuem a via C_4 apresentam uma modificação do mesófilo, em relação às C_3 , que consiste de uma bainha de células envolvendo os feixes vasculares, que por sua vez é circundada por um mesófilo clorenquimatoso em arranjo radial. Esta estrutura de mesófilo das folhas de espécies C_4 conferem um aspecto característico, que virtualmente inexistem nas espécies C_3 . As células da bainha do feixe vascular são caracterizadas por possuírem cloroplastos conspícuos e acumularem amido na luz (LAETSCH, 1974).

Esta caracterização morfológica da folha de espécie C_4 está ligada ao funcionamento da via como um todo, que age como sistema concentrador de substrato, o qual "bombeia" o CO_2 das células do mesófilo para a bainha do feixe vascular (PEARCY & EHLERINGER, 1984). O gás carbônico atmosférico entrando pelo estômato da folha das espécies C_4 é capturado pela PEPcase do mesófilo. Esta enzima catalisa a reação de união do fosfo-enol piruvato e o gás carbônico, formando oxaloacetato. Este composto é convertido em malato

ou aspartato (ácidos C₄), e nesta forma é transportado para as células da bainha do feixe vascular, onde é decarboxilado. O CO₂ liberado é refixado pela RuBPCase aí presente, e o carbono entra num ciclo C₃ normal (ciclo de Calvin) (BJORKMAN, 1971; BJORKMAN & BERRY, 1973; BLACK, 1973; HATCH, 1971,1976; LAETSCH, 1974).

Deste modo, a via C₄ funciona, na verdade, pela ação conjunta de dois sistemas fotossintéticos, e rota C₄ e a rota C₃, que estão localizados em células diferentes.

A observação esquemática dos passos descritos acima (Fig. 1) facilita a visualização do processo:

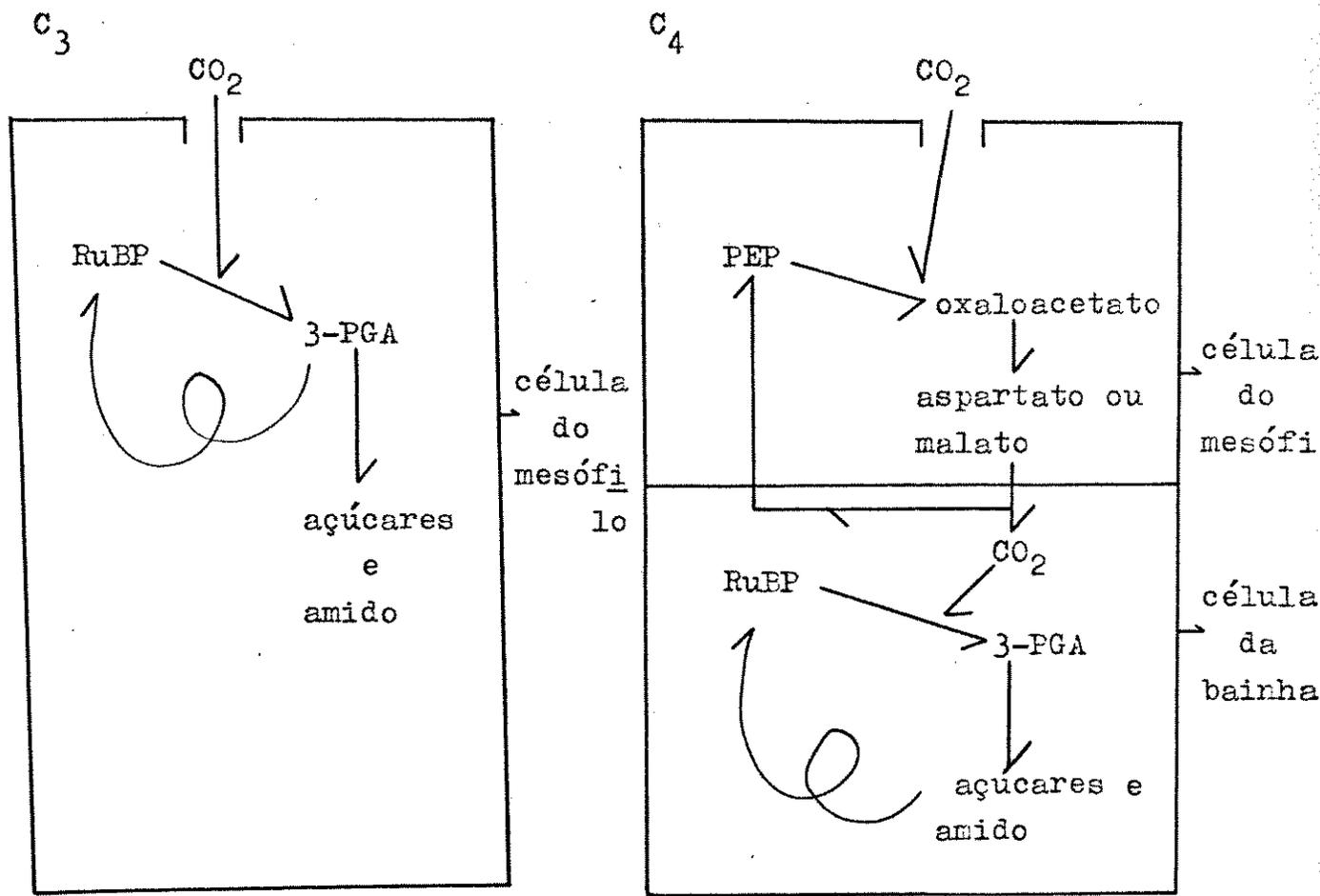


Figura 1 - Esquema dos passos metabólicos que ocorrem na fotossíntese C₃ e C₄ (modificado de BLACK, 1971, COCKBURN, 1983; HATCH, 1971).

Todos os cloroplastos das células da bainha das espécies C_4 estudadas possuem um sistema de membranas na periferia do estroma, chamado retículo periférico. Suspeita-se que estas estruturas estejam envolvidas no transporte de produtos da fotossíntese C_4 (LAETSCH, 1974).

Foi verificado que a compartimentalização dos passos metabólicos na via C_4 aumenta a eficiência fotossintética das espécies que utilizam esta rota de metabolismo do carbono. O "bombeamento" de CO_2 para as células da bainha aumentaria a concentração deste substrato para as enzimas aí presentes. Este aumento na concentração faria com que mais CO_2 estivesse disponível para a RuBPCase, aumentando a eficiência do sistema (BJORKMAN, 1971; HATCH, 1971, 1976). Discute-se a existência de fixação direta de gás carbônico pelo ciclo C_3 presente nas células da bainha. BLACK (1973) acredita que cerca de 15% do CO_2 que entra na folha de Digitaria sanguinalis (Poaceae) seja fixado diretamente por estas células. Entretanto, segundo HATCH (1976), os poucos dados existentes na literatura, indicam que a fixação direta é pequena, atingindo cerca de 5 a 10%.

Apesar de que o mecanismo básico da via C_4 seja comum a todas as espécies C_4 estudadas, existe uma certa diversidade com relação aos mecanismos de decarboxilação nas células da bainha. São conhecidos três grupos destas plantas, segundo o tipo de enzima utilizada (HATCH, 1971, 1976). O primeiro é constituído pelas plantas que utilizam a enzima do ácido málico, NADP específica, que catalisa a reação do malato com NADP, com liberação de CO_2 e produção de piruvato nas células da bainha. O segundo grupo, que transfere aspartato ao invés de malato para a bainha do feixe vascu

lar, teria como enzima de decarboxilação a fosfo-enolpiruvato carboxiquinase, que catalisa a reação de oxaloacetato com ATP, e libera CO_2 . A reação de decarboxilação no último grupo de plantas C_4 é realizado pela enzima do ácido málico, NAD específica, que catalisa a liberação de CO_2 a partir do malato (HATCH, 1971, 1976).

As diferenças bioquímicas existentes entre a fotossíntese C_3 e C_4 resultam numa série de consequências fisiológicas sobre as trocas gasosas destas plantas.

1.2. Aspectos fisiológicos das vias fotossintéticas C_3 e C_4

Uma das mais notáveis características de plantas C_4 é seu constante aumento de absorção de CO_2 com o aumento da intensidade de luz. Enquanto estas espécies não apresentam (aparentemente) saturação luminosa, as plantas C_3 saturam a intensidade próxima de 1/3 da luz solar total (BLACK, 1971).

A consequência fisiológica que mais distingue espécies C_3 de C_4 é a resposta destas plantas a baixas concentrações intercelulares de CO_2 . PEARCY & EHLERINGER (1984), comparam a resposta fotossintética de Amaranthus retroflexus (Amaranthaceae), (uma espécie C_4), e Chenopodium album (Chenopodiaceae), (uma espécie C_3), em relação a concentração intercelular de gás carbônico. As duas espécies mostraram capacidades fotossintéticas semelhantes, mas A. retroflexus teve uma eficiência muito maior que C. album na utilização de baixas concentrações de CO_2 .

A princípio acreditava-se que esta maior eficiência das C_4 a baixas concentrações intercelulares de gás carbônico era devido a uma maior afinidade de PEPcase em re

lação a RuBPCase por este gás. No entanto, com a melhoria das técnicas de ensaio, verificou-se que a afinidade da RuBPCase era bem maior do que se suspeitava. O Km desta enzima pelo CO_2 está ao redor de 6-16 μM (EDWARDS & WALKER, 1983), enquanto que valores mais antigos registravam um Km de 450 μM (HATCH, 1971). De fato, a questão não parece ser devido a uma baixa afinidade de RuBPCase pelo CO_2 , mas sim a um efeito de inibição competitiva do O_2 pela enzima. A vantagem de PEPcase parece ser a falta de inibição causada por este gás sob baixa concentração de O_2 a afinidade das duas enzimas pelo CO_2 atmosférico igualam-se (EDWARDS & WALKER, 1983).

Deste modo, outra característica que diferencia espécies C_4 de C_3 refere-se ao efeito inibidor do oxigênio nestas últimas. A saturação pelo CO_2 nas espécies C_3 só ocorre a altas concentrações deste gás. Uma vez que a RuBPCase é sensível ao oxigênio, as concentrações atmosféricas do O_2 inibem a ação desta enzima, reduzindo a fotossíntese das espécies C_3 em até 40% (PEARCY & EHLERINGER, 1984).

Diversos experimentos têm demonstrado que o oxigênio age competitivamente com o gás carbônico, pelo sítio ativo da RuBPCase (CHOLLET, 1976; HATCH, 1971, 1976). Esta enzima tem dupla função: carboxilase e oxigenase. Sob condições normais de O_2 e CO_2 , a proporção carboxilase/oxigenase é de 4:1 (SCHRAEDER, 1976). Com a ação da fotossíntese C_4 a decarboxilação dos ácidos C_4 na bacia aumenta a concentração do CO_2 nestas células e impede a ação competitiva do oxigênio pela enzima, diminuindo a inibição da fotossíntese (BJORKMAN, 1971; BLACK, 1973; CHOLLET, 1976, HATCH, 1971, 1976; LAETSCH, 1974). Como consequência, a fotossíntese das plantas C_4 é independente da concentração do O_2 (PEARCY & EHLERIN

GER, 1984). Entretanto, tem sido demonstrado que as diferenças fotossintéticas existentes entre espécies C_3 e C_4 desaparecem quando o conteúdo de O_2 é reduzido a 1 ou 2% (BJORKMAN, 1971).

Uma importante consequência do mecanismo concentrador de carbono das C_4 , refere-se à ação estomatal. Uma vez que esta via é capaz de realizar fotossíntese a baixas concentrações intercelulares de CO_2 , um fechamento parcial do estômato não resultará num decréscimo da fotossíntese, mesmo que a transpiração seja reduzida (MOONEY & GULMON, 1979). Isto traz como consequência direta que espécies C_4 possuem um uso mais eficiente de água que espécies C_3 . De fato, tem sido verificado que espécies C_4 têm uma eficiência de uso de água (quantidade de peso seco produzida por unidade de água gasta), até duas vezes maior que as C_3 (BJORKMAN, 1971; BROWN & SIMMONS, 1979; HATCH, 1971, 1976).

Uma das principais distinções entre as vias fotossintéticas, refere-se ao efeito da temperatura. A dependência a este fator também está ligada à ação dos sistemas enzimáticos da fotossíntese. A afinidade da RuBPCase pelo CO_2 declina com o aumento de temperatura, e assim o gás torna-se limitante. Além do mais, a afinidade da enzima pelo O_2 é menos afetada que pelo CO_2 , aumentando sua ação de oxigenase com o calor (BJORKMAN, 1981). Consequentemente, espécies C_4 não sofrem tanto a ação do aumento de temperatura, uma vez que o mecanismo concentrador de CO_2 impede a ação da competição do O_2 pela enzima (BJORKMAN, 1981; PEARCY & EHLE RINGER, 1984). Estas observações são confirmadas quando se mede a influência da temperatura na taxa fotossintética a altas concentrações de CO_2 . A desvantagem das plantas C_3 , des

saparece, e a fotossíntese iguala-se a das C_4 (BJORKMAN, 1975 1981; PEARCY & EHLERINGER, 1984).

A adaptação e aclimação a baixas e altas temperaturas, não estão totalmente elucidadas. A performance de espécies adaptadas ao frio, parece estar ligada a um aumento na capacidade fotossintética, que não está relaciona da a fatores que influenciam o transporte difusivo de CO_2 , nem o aumento da área foliar. As evidências indicam que há uma estreita correlação entre a capacidade fotossintética e a maior eficiência da RuBPCase nas espécies C_4 , e a atividade da frutose bisfosfato fosfatase, em espécie C_3 . Mudanças nos níveis destas duas enzimas, parecem ser fundamentais na adaptação e aclimação fotossintética a baixas temperaturas (BJORKMAN, 1981).

Por outro lado, a habilidade de manter altas taxas fotossintéticas no calor depende da estabilidade térmica dos vários componentes da fotossíntese. O aumento da temperatura pode causar denaturação de enzimas, desativação dos fotossistemas por desagregação física e funcional das clorofilas, e perda da semi-permeabilidade da membrana celular (BJORKMAN, 1975, 1981).

Tidestromia oblongifolia (Amaranthaceae), fornece um exemplo de estabilidade térmica do aparelho fotosintético. Esta espécie herbácea e perene, é encontrada num dos habitats mais quentes do planeta, o deserto de "Death Valley" na Califórnia (EUA). Ela é dormente a maior parte do ano, quando perde muitas folhas e é ativa no verão, quando apresenta altas taxas fotossintéticas. As maiores taxas de absorção do CO_2 foram obtidas à temperaturas acima de $45^{\circ}C$, chegando a $49,5^{\circ}C$, alguma vezes, É o maior registro de tem

peratura ótima para o crescimento de que se tem notícia (HARRISON & MOONEY, 1972; PEARCY et al., 1971).

Plantas C_4 não são necessariamente inferiores a C_3 a baixas temperaturas, nem possuem uma maior tolerância a injúria térmica. No entanto, sob altas temperaturas, o mecanismo C_4 aumenta enormemente a performance destas plantas, enquanto que a fotossíntese C_3 é limitada pelo aumento da ação de O_2 (BJORKMAN, 1981). LONG et al. (1975) verificaram que Spartina townsendii (Poaceae) possui habilidade de manter taxas fotossintéticas significantes a temperaturas relativamente baixas. Eles observaram que esta espécie C_4 possui um ótimo de temperatura cerca de 7 a 11°C menor que o de outras plantas C_4 .

Plantas com vias fotossintéticas distintas apresentam diferenças quanto a composição isotópica do carbono (TEERI, 1982). A abundância relativa de ^{13}C e ^{12}C nos tecidos é determinada, em grande parte, pela composição atmosférica do CO_2 no início da carboxilação durante a fotossíntese (TROUGHTON, 1979 apud TEERI, 1982), e é expressa normalmente em partes por mil, em relação a um padrão (SMITH & EPSTEIN, 1971).

Espécies C_4 apresentam um valor ao redor de -13‰ , enquanto que C_3 , ao redor de -27‰ (SMITH & EPSTEIN, 1971; TROUGHTON, 1971). As evidências indicam que a RuBPCase apresenta uma grande discriminação contra ^{13}C nas plantas C_3 , resultando em valores mais negativos. A PEPcase tem uma discriminação menor, dando resultados menos negativos (TEERI, 1982). A discriminação isotópica do carbono tem sido considerado um dos melhores métodos na identificação da rota fotossintética das plantas superiores, uma vez que as distin

ções são bastante claras e o método permite que se trabalhe com material seco de herbário (VOGEL et al., 1978).

Tanto em plantas C_3 quanto C_4 , a capacidade fotossintética está intimamente correlacionada com o conteúdo de nitrogênio na folha que reflete o investimento em enzimas (PEARCY & EHLERINGER, 1984). O investimento em RuBPCase geralmente é grande, uma vez que ela pode alcançar valores de 45 a 50% do total de proteínas solúveis da folha. Como o mecanismo C_4 permite uma maior eficiência de assimilação do carbono com uma menor quantidade desta enzima, a taxa de assimilação de CO_2 por unidade de N foliar é maior em C_4 que em C_3 (BROWN, 1978; SCHMITT & EDWARDS, 1981). A princípio acreditava-se que este fato poderia trazer uma vantagem para espécies C_4 em solos deficientes em N , mas as poucas evidências existentes não mostram diferenças de crescimento destas espécies, nestes ambientes (BORYSLAWSKI & BENTLEY, 1985; PEARCY & EHLERINGER, 1984).

Assim, há uma série de características fisiológicas que distinguem as plantas que utilizam diferentes rotas fotossintéticas. Outras não serão mencionadas aqui, mas podem ser encontradas nas referências citadas acima.

1.3. Fotorespiração

A partir da metade da década de 50 começou-se a dar importância ao fato de diversas espécies vegetais apresentarem uma perda de gás carbônico pela folha, na presença de luz. Este fato, denominado hoje em dia fotorespiração, é definido como o processo de foto-oxidação dos metabólitos intermediários da fotossíntese.

Os detalhes do funcionamento da fotores-

piração não estão completamente elucidados, mas acredita-se que o processo esteja intimamente ligado à fotossíntese e parece estar envolvido com o metabolismo do ácido glicólico, e a ação da enzima RuBPCase/Oxigenase (CHOLLET & OGREN, 1975). Sabe-se que a fotorespiração pode ser alterada pela concentração de O_2 no ambiente (JACKSON & VOLK, 1970; PEISKER, 1979), pela intensidade luminosa (CHOLLET & OGREN, 1975; JACKSON & VOLK, 1970), pela temperatura (BYKOV et al., 1981; CHOLLET & OGREN, 1975; JACKSON & VOLK, 1970; SAN JOSÉ, 1977) e pela idade e ponto de inserção da folha na planta (TICHÁ & CATSKY, 1981).

Alguns autores têm questionado a razão da existência de um processo que gasta carbono nas plantas verdes. WOOLHOUSE (1981) destaca duas hipóteses principais, para explicar este fato. A primeira sugere que a ação oxigenase da RuBPCase seria uma consequência inevitável do mecanismo de ação da enzima. A segunda afirma que a fotorespiração é um mecanismo de dissipação de energia, sem o qual o sistema fotossintético seria fatalmente destruído.

A despeito de sua verdadeira função, a fotorespiração é uma das características fisiológicas que melhor distinguem espécies C_3 de C_4 . As plantas que utilizam o ciclo C_3 possuem altas taxas fotorespiratórias, enquanto que nas plantas C_4 a fotorespiração não é facilmente detectada (JACKSON & VOLK, 1970).

A fotorespiração pode ser medida através de numerosos métodos, mas a quantificação do processo apresenta-se ainda insatisfatória. A maneira mais fácil de se demonstrar a ocorrência do processo, é pela determinação da concentração de compensação (ou ponto de compensação) de CO_2 em

uma folha (CHOLLET & OGREN, 1975; KRANS et al., 1979). Quando uma folha é colocada num compartimento fechado e iluminado, a concentração de CO_2 dentro dele irá decrescer até se estabilizar num determinado valor. Este ponto é atingido quando a taxa de absorção de CO_2 pela fotossíntese iguala-se com a taxa de liberação pela fotorespiração. Esta concentração de equilíbrio é o ponto de compensação de CO_2 (CHOLLET & OGREN, 1975; JACKSON & VOLK, 1970; TICHA & CATSKY, 1981).

1.3.1. Fotorespiração em espécies C_4

Como visto anteriormente, as plantas C_4 apresentam fotorespiração, ao menos aparentemente, de difícil detecção pelos métodos correntemente utilizados. Este fato tem levado ao questionamento de existência ou não deste processo, nestas plantas (OSMOND, 1971). No entanto, baseado nas evidências existentes, há duas maneiras de se explicar a não detecção de fotorespiração nestas espécies. A primeira seria a ausência (ou redução) da atividade de síntese do glicolato (OSMOND, 1971), e a outra seria a ocorrência de refixação de CO_2 fotorespirado. O funcionamento do sistema enzimático característico da fotossíntese C_4 permitiria que qualquer CO_2 liberado pela células da bainha do feixe vascular fosse recapturado pela ação da PEPcase no mesófilo, devido a grande afinidade da enzima (CHOLLET, 1976; CHOLLET & OGREN, 1975; JACKSON & VOLK, 1970; OGREN, 1984; RATHNAN & CHOLLET, 1980). Segundo OSMOND (1971), parecem existir exemplos de ambos os casos.

O controle da fotorespiração poderia ter enormes consequências em termos agronômicos. Sabe-se que com o bloqueio do processo, a fotossíntese poderia ser au

mentada em até 50%. Uma vez que a maioria das plantas cultivadas pertencem ao grupo C_3 , o controle da fotorespiração poderia representar um aumento de produtividade destas espécies (CHOLLET & OGREN, 1975). Segundo SCHRAEDER (1976), a fotorespiração talvez seja o principal fator na redução da produtividade de espécies C_3 e por esta razão, sugere que estas plantas são mais apropriadas para trabalhos de melhoramento. OGREN (1984), no entanto, acha difícil manipular a ação da RuBPCase/oxigenase, e BASKIN & BASKIN (1977) e SLATYER (1971), questionam que as espécies C_3 sejam menos produtivas que C_4 .

1.4. A evolução das vias fotossintéticas

A via fotossintética C_4 ocorre em 16 famílias de Angiospermas: Acanthaceae, Aizoaceae, Amaranthaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Capparideaceae, Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Euphorbiaceae, Nyctaginaceae, Polygonaceae, Portulacaceae, Scrophulariaceae, e nas monocotiledôneas Cyperaceae e Gramineae (DOWNTON, 1971; TEERI, 1982). Todas estas famílias pertencem a sub-classes de dico e monocotiledôneas consideradas evoluídas. Não existem famílias C_4 nas sub-classes primitivas (TEERI, 1982).

A ocorrência deste via em famílias tão distintas, sugere fortemente sua origem polifilética. A distribuição taxonômica e o fato de que a rota C_4 utiliza, em última instância, o ciclo de Calvin-Benson (C_3) de fixação de carbono, fortalece a idéia de que este último é a via fotossintética mais primitiva (EVANS, 1971; TEERI, 1982).

Em Gramíneas, BROWN & SMITH (1972) basearam-se na uniformidade de distribuição da via C_4 entre as tribos e sub-famílias do grupo, e sugeriram que o apareci

mento da síndrome Kranz tenha ocorrido ao menos duas a três vezes na evolução destas plantas.

COCKBURN (1983) apresenta uma hipótese sobre a evolução de espécies C_4 e CAM, baseada no mecanismo de funcionamento estomático. Na abertura do estômato, há a síntese de malato a partir do fosfoenol-piruvato (PEP) e CO_2 , para o balanceamento de cargas com os íons potássio absorvidos pelas células guardas. O PEP pode ser suprido por açúcares de reservas, como ocorre em CAM. A abertura pode ocorrer na luz ou no escuro sob condições apropriadas, e, portanto, a síntese do malato pode ocorrer tanto na luz (como acontece nas C_4) quanto no escuro (como em CAM). Durante o fechamento estomático, as células guardas perdem o malato por decarboxilação (como em CAM e C_4) ou por transporte para as células vizinhas (como ocorre em C_4). O estômato também pode se fechar na luz ou no escuro, dependendo das condições, e a decarboxilação ou o transporte do malato poderiam ocorrer tanto na luz como no escuro (como acontece na fotossíntese C_4 e CAM).

É possível, portanto que as variações do metabolismo fotossintético do carbono, possam resultar da expressão, em células fotossintéticas, dos aspectos do metabolismo que estão expressos nas células guardas do estômato, e que estão reprimidos nas células do mesófilo das plantas C_3 .

No caso da fotossíntese CAM, COCKBURN (1983), apresenta um "cenário evolutivo", que seria o seguinte. Em resposta à dessecação o estômato fecha-se, e há a decarboxilação do malato. Com isto, poderia haver a liberação de gás carbônico dentro da folha, e a fotossíntese seria mantida por um breve período, às expensas deste CO_2 . Durante o

processo evolutivo, a ampliação da quantidade de malato disponível para decarboxilação poderia ser "obtida" através de um aumento do número de células de comportamento semelhante ao das células guardas. Isto resultaria num aumento da fótosíntese com o estômato fechado, o que levaria a um ganho na eficiência de utilização de água.

Quando a concentração de CO_2 é alta, o estômato fecha-se. É possível que a liberação do gás carbônico a partir do malato esteja sujeita a uma pós-regulação ("feedforward"), ou seja, quanto mais CO_2 presente, mais será liberado. Isto asseguraria que o estômato mantivesse-se fechado. A fixação noturna do CO_2 em ácido málico (crucial para plantas CAM), resultaria numa baixa concentração interna do CO_2 , que tenderia a abrir o estômato, permitindo a absorção do gás carbônico. Deste modo, este gás teria um papel de substrato e de regulador do mecanismo CAM.

Para que todo o processo pudesse ocorrer, haveria a necessidade de modificações (provavelmente mutações) da expressão da enzima envolvida nas células fotossíntéticas e da separação do mecanismo de absorção e exportação de íons inorgânicos.

Já a fotossíntese C_4 envolveria a separação dos processos em células distintas. É pouco provável que a habilidade de sintetizar ácido C_4 através da PEPcase, em células destituídas de RuBPCase, tenha ocorrido simultâneamente com a compartimentalização estrutural. Entretanto, desde que a maioria das plantas (C_4 ou não), possuem tecidos associados com os feixes vasculares e que são distintos do mesófilo fotossintetizante, é possível que a expressão dos mecanismos de carboxilação e decarboxilação do metabolis

mo estomático, tenha atuado nestes compartimentos pré-existent.

1.4.1. Espécies intermediárias C₃ - C₄

KENNEDY & LAETSCH (1974) verificaram que Mollugo verticillata (Aizoaceae) apresenta características intermediárias entre a fotossíntese C₃ e C₄, em alguns aspectos geralmente utilizados na identificação da via fotossintética. Ela possui tanto ácidos C₃ quanto C₄, como produtos iniciais de fixação de CO₂, níveis intermediários de fotorespiração e bainha do feixe vascular contendo cloroplastos. Posteriormente KANAI & KASHIWAGI (1975) verificaram que Panicum milioides (Poaceae) é uma espécie que apresenta anatomia C₄, mas utiliza o metabolismo fotossintético C₃. Eles a classificaram como uma espécie intermediária entre C₃ e C₄. De fato, tem sido verificado que algumas espécies não se encaixam nos critérios usados para identificar plantas C₃ ou C₄, pois a apresentam as características de ambas (EDWARDS & WALKER, 1983).

BJORKMAN et al., (1971) e BJORKMAN (1976) realizaram testes de hibridização, cruzando espécies C₃ e C₄ de Atriplex. Os resultados mostraram que as gerações F1 e F2 apresentaram uma enorme variação na atividade da PEPcase e na anatomia foliar. O ponto de compensação de CO₂ de toda progenia foi semelhante ao de espécies C₃. Alguns híbridos apresentaram níveis da enzima e anatomia muito similares às plantas C₄, mas ainda assim não funcionaram bioquimicamente como tal. A progenia, em geral, teve taxas fotossintéticas inferiores às parentais.

Os estudos mostraram que a fotossín

tese C_4 funciona apenas quando todas as características es
tão presentes e aproximadamente coordenadas (EDWARDS & WALU
KER, 1983). A relevância de plantas com características in
termediárias entre as vias fotossintéticas, está no fato de
que elas podem auxiliar na elucidação de aspectos concernenU
tes à evolução destas vias. Os estudos de hibridação artifiU
cial podem auxiliar no esclarecimento das características geU
néticas da fotossíntese.

1.5 Distribuição de Gramíneas C_3 e C_4

Em 1976, TEERI & STOWE apresentaram um
estudo, que tentou determinar quais parâmetros ambientais ma
is influenciavam a distribuição de gramíneas C_4 na América
do Norte. Elas se basearam na hipótese de que o metabolismo
fotossintético C_4 , representa uma adaptação das plantas para
sobreviver em ambientes quentes e áridos, sujeitos a altas
intensidades luminosas (BJORKMAN, 1971; BLACK, 1973; DOWNU
TON, 1971; LAETSCH, 1974; PEARCY et al., 1971). Através de
uma análise de regressão múltipla, eles correlacionaram es
tatisticamente a abundância de espécies C_4 com dados de ir
radiância, suprimento hídrico e calor em 27 localidades da
América do Norte. As temperaturas mínimas mais elevadas du
rante o período de crescimento, foram as variáveis mais for
temente correlacionadas com a maior abundância destas espé
cies.

Desde então, têm surgido na literatura u
ma série de trabalhos que relacionam a distribuição de plan
tas C_4 e parâmetros climáticos: dicotiledôneas na América do
Norte (STOWE & TEERI, 1978), Ciperáceas, também neste conti
nente (TEERI et al., 1980), Chenopodiaceae e Polygonaceae no

Extremo Oriente e União Soviética (WINTER, 1981) e plantas de deserto da Índia, Arábia Saudita, Egito e Iraque (ZIEGLER et al., 1981). Uma vez que cerca de metade das espécies C_4 conhecidas ocorrem em gramíneas, o maior interesse sempre esteve voltado para esta família. Assim, o padrão de distribuição de espécies que utilizam esta rota fotossintética, neste grupo, foi estudada na Costa Rica (CHAZDON, 1978), na Austrália (HATTERSLEY, 1983), na América Central (MEINZER, 1978), no Havaí (RUNDEL, 1980) e na África do Sul (VOGEL et al., 1978). Todos os padrões observados confirmam os modelos simulados em computadores por EHLERINGER (1978), a respeito da distribuição de espécies C_3 e C_4 .

No entanto, algumas diferenças foram observadas entre estes diversos autores. Ao contrário da distribuição de gramíneas, STOWE & TEERI (1978) verificaram que as variáveis que mais se correlacionaram com a distribuição de dicotiledôneas na América do Norte foram os valores de disponibilidade hídrica no solo. HATTERSLEY (1983) verificou que a temperatura não é a única variável climática que afeta a distribuição de espécies C_3 e C_4 . Para algumas regiões da Austrália, ele observou que quantidade e periodicidade de chuvas apresentaram correlações tão boas, ou melhores que as obtidas com a temperatura.

Diversas razões foram apontadas pelo autor para que as correlações encontradas não sejam perfeitas. Primeiro, que os dados de distribuição podem ser incompletos. Investigações futuras poderiam estender a área de distribuição e o número de espécies C_3 e C_4 , e isto poderia modificar as correlações encontradas. Em segundo lugar, as relações podem ser não lineares. Em seu estudo na Austrália, HATTERSLEY

(1983) encontrou uma destas relações entre a temperatura máxima do mês de outubro e a distribuição de plantas C₃. À temperaturas inferiores a 28°C, o número de espécies encontradas cresceu mais rapidamente com o decrêscimo da temperatura do que a quantidade acima deste valor .

A terceira razão seria que a temperatura não é a única variável climática que afeta a distribuição destas espécies. CHAZDON (1978), TEERI et al., (1980) e VOGEL et al. (1978) verificaram que a distribuição de espécies C₄ é dependente das condições de calor e déficit hídrico. RUNDEL (1980) mostrou que ela depende da interação da temperatura, da precipitação e do sobreamento.

A resposta à temperatura difere entre os diversos grupos de plantas dentro de cada via fotossintética. Esta é a última razão apontada como responsável pelas diferenças de distribuição encontradas. A correlação entre temperatura e distribuição de gramíneas e ciperáceas na América do Norte foi considerada um tanto distinta, uma vez que em ciperáceas ela foi mais fraca (TEERI et al., 1980). A fotossíntese C₄ parece conferir atributos ecológicos distintos a grupos filogenéticos diferentes (STOWE & TEERI, 1978).

HATTERSLEY (1983) ainda chama a atenção para um ponto fundamental. Tanto o estudo realizado por ele quanto o de outros autores, não estabeleceu qualquer relação entre os dados de irradiância e a distribuição geográfica das plantas. Isto porque os dados de irradiância disponíveis são impróprios para este tipo de análise, uma vez que eles "ignoram" a existência de um dossel na vegetação. Esta constatação chama atenção para o fato de que além da ação de variáveis climáticas a nível geográfico, existe a atuação de fatou

res locais ou microclimáticos na distribuição de espécies C_3 e C_4 .

Segundo TEERI (1979) as variáveis ambientais em macroescala proporcionam apenas grosseiras aproximações da ação do clima nos tecidos de uma planta durante o crescimento. Numa escala microclimática, é provável que variáveis adicionais sejam importantes na determinação da performance de plantas C_3 e C_4 . Em gramíneas, têm sido verificado que tanto espécies C_3 quanto C_4 ocorrem em habitats sombreados e abertos, ou locais úmidos e secos. No entanto, a proporção de C_4 em sítio abertos e secos é maior que a de C_3 (COWLING, 1983; TEERI, 1979; YOUNG & YOUNG, 1983).

Além do padrão espacial, existem também diferenças sazonais na distribuição destas plantas (ODE & TIESZEN, 1980; PEARCY et al., 1971). Segundo TEERI (1979) no deserto de "Death Valley" e em "Great Plains" (EUA) a vegetação apresenta diferenças na época da atividade. As espécies C_4 têm seu crescimento limitado às épocas quentes do ano, enquanto que as C_3 crescem no período frio. Este autor supõe que a variação temporal pode ser tão ou mais importante que a heterogeneidade espacial, na determinação dos padrões de distribuição de espécies C_4 . Portanto, a variação distribucional de plantas que utilizam diferentes rotas fotossintéticas, parece ser dependente da interrelação do metabolismo fotossintético do carbono com as condições ambientais que atuam nestas espécies, tanto a nível biogeográfico quanto local.

1.6. Objetivos do trabalho

Os objetivos deste projeto foram:

- identificar a via fotossintética de espécies de gramíneas

de diferentes formações vegetais do Estado de São Paulo e do Distrito Federal, através da anatomia foliar e do ponto de compensação de CO₂;

- acompanhar o desempenho de espécies C₃ e C₄, submetidas a diferentes intensidades luminosas, quanto ao crescimento e a alocação de biomassa.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Identificação da via fotossintética através da anatomia foliar

As espécies utilizadas neste estudo foram coletadas em cerrado, na Estação Experimental do Instituto Florestal em Itirapira, e na Fazenda Campininha do Instituto de Botânica, em Mogi-Guaçu; em campo inundado, no Campo das Emas em Itirapina; em mata de planalto, na Fazenda Santa Genebra de Campinas; em mata pluvial e sub-tropical de altitude, na Serra do Japi em Jundiá; em Mata Atlântica, na Reserva Ecológica da Juréia, da SEMA e em Ubatuba; em campos de cultura e campos rederais, em Campinas; e em mangue, no Rio Escuro em Ubatuba. Espécimens de cada planta coletada foram herborizados, identificados e depositados no Herbáreo da Unicamp, Campinas.

A anatomia foliar foi estudada em cortes transversais de folha das espécies coletadas. Foram preparadas lâminas histológicas permanentes dos cortes. Para a montagem das lâminas uma amostra de folha foi fixada no campo em formol-ácido acético a 70%. Esta amostra foi trazida ao laboratório, e com ela foram preparadas duas lâminas (pelo menos) com diversos cortes de 12 μ de espessura cada. As

lâminas foram montadas e coradas com safranina e Alcian-blue e montada em bálamo do Canadá, e coradas com safranina e fast-green e montadas em gelatina. A observação dos cortes foi feita em microscópio óptico comum (Zeiss-West Germany), num aumento de 320x.

As espécies que apresentaram um clorên-quima radial e uma bainha de células com cloroplastos proeminentes ao redor dos feixes vasculares, foram identificados como C_4 e as que não apresentaram esta característica, foram identificadas como C_3 (BASKIN & BASKIN, 1981; HATTERSLEY & WATSON, 1975; OLIVEIRA et al., 1973; TREGUNNA et al., 1970).

2.2. Experimentos de germinação em laboratório

Foi montado um experimento para verificar o comportamento germinativo das unidades de dispersão (UD) de Cenchrus echinatus e Pseudechinolaena polystachia.

As UD foram postas para germinar em placas de Petri de vidro de 9cm de diâmetro, sob duas condições: luz e escuro. Na primeira condição as placas ficaram expostas a luz fluorescente branca constante, e na segunda foram ensacadas em sacos plásticos pretos (3 sacos por placa). Cinco placas foram utilizadas por condição para cada espécie, com 20 UD por placa. O material de C.echinatus foi mantido em câmara de crescimento, sob condições controladas de luz e temperatura (25°C). Os testes para esta espécie foram realizados com UD recém-coletadas, e UD estocadas por um, dois e três meses. Este procedimento foi seguido, pois havia indicação de ocorrência de efeito de estocagem na capacidade de germinação desta espécie, verificado em experimentos preliminares. As UD de P.polystachia foram mantidas

sob luz constante mas à temperatura ambiente. Um termômetro de máxima e mínimas foi deixado no local para o acompanhamento da variação da temperatura.

Os testes foram acompanhados por 20 dias, com contagem diária do número de UD germinadas por placa. A contagem para o material de escuro foi feita sob luz verde de segurança.

Paralelamente ao experimento de germinação, efetuou-se a contagem do número de cariopses por unidade de dispersão. Cinco lotes de 100 UD cada foram abertos com o auxílio de pinça e estilete, para as duas espécies.

2.3. Efeito da variação da intensidade luminosa no crescimento de uma espécie C₃ e uma C₄

As espécies utilizadas neste estudo foram Cenchrus echinatus, C₄ de sol, e Pseudechinolaena polystachia, C₃ de sombra. Este experimento foi montado sob três regimes diferentes de intensidade luminosa: insolação direta (Sol), sombreado (ripado coberto com sombrite Equipesca 70% R1) e externamente sombreado (ripado coberto com tela de sombrite Equipesca 70% e recoberto com sombrite Equipesca 85% R2).

Unidades de dispersão destas duas espécies foram semeadas em caixotes de madeira de 1m² de área por 10cm de profundidade, cheios com uma mistura de terra e areia numa proporção de 3:1, respectivamente. Foram utilizados 10 caixotes por condição luminosa. As UD das duas espécies foram semeadas aleatoriamente, em conjunto e em quantidades diferentes por caixote, pois a princípio, pretendia-se verificar também o efeito da densidade no crescimento das

plantas. O número de UD por regime de intensidade luminosa, é mostrado no esquema abaixo:

	1	2	3	4	5	Total
<u>C. echinatus</u>	42	32	21	10	zero	105
<u>P. polystachia</u>	zero	10	21	32	42	105

Foram utilizados dois caixotes para cada densidade, regados diariamente.

As plântulas foram identificadas por um palito de madeira numerado, após a germinação. Seu crescimento foi acompanhado por um ano, e neste período foram tomadas as medidas semanais da altura dos indivíduos e da intensidade luminosa. A altura foi obtida com régua milimetrada, medindo-se sempre a distância entre o solo e o ápice da folha mais jovem e a distância entre o solo e o ápice do ramo floral para as plantas em flor. Também foi contado o número de perfilhos dos indivíduos de P. polystachia. A altura para esta espécie foi medida sempre no ramo mais alto. A intensidade luminosa foi tomada com um fotômetro (Weston Master 6 Model 650, Japan), tendo sido feitas cinco leituras para cada ambiente, sempre ao meio-dia de um mesmo dia.

2.3.1. Medidas de peso seco

Os indivíduos de C. echinatus foram removidos para a determinação de peso seco, e esforço reprodutivo, sempre que os frutos estavam maduros, ou seja, quando as espiguetas destacavam-se facilmente do ramo floral. As plantas foram colhidas com o máximo possível de sistema radicular e levadas ao laboratório, onde eram separadas

em partes: reprodutiva (frutos e escapo floral), vegetativa aéreo (caule, ramos e folhas) e radicular. As raízes e fo_lhas foram lavadas em água corrente para a retirada de mate_rial particulado do solo.

Antes da secagem o número de UD por esca_po floral (racemo) foi contado. As partes da planta foram se_cas em estufa retilínea (Fanem Ltda., São Paulo), a 80°C por 48 horas em recipientes de papel alumínio. Após foram pesadas em balança analítica (Sartorius, West Germany), com preci_são de 0,00001g.

A maioria dos indivíduos de P. polysta_{ch}ia não floresceu e por isso só foram retiradas para seca_gem na 52^a. semana, no final do experimento, utilizando-se o mesmo procedimento descrito acima.

2.3.2. Análise estatística dos dados

A comparação entre as duas médias foi feita pelo teste-t de Student, segundo SOKAL & ROHLF (1979), e os valores críticos foram obtidos em tabela estatística a_propriada (RHLF & SOKAL, 1969).

A comparação de mais de duas médias foi feita pelo teste "a posteriori" de Student-Newman-Keuls, pa_ra comparação de médias baseadas em amostras de tamanhos di_ferentes (SOKAL & ROHLF, 1979).

Para a comparação das alturas e do nú_mero de perfilhos das plantas, foram traçadas curvas de re_gressão, comparadas pela análise de covariância (SNEDECOR & COCHRAN, 1976). A variável independente sempre foi a idade das plantas, e a variável dependente a altura das plantas e o números de perfilhos.

As médias são apresentadas com um erro padrão. Os cálculos foram realizados com calculadora Hewlett Packard HP-11C.

2.4. Medidas do ponto de compensação de CO₂

O ponto de compensação de CO₂ (PC) de algumas espécies foi determinado através de um analisador infravermelho de gás (Series 225 Gas Analyser, Analytical Development CO. Ltd., Hoddesdon, England), calibrado pelo método proposto por JOHNSON e CALDAS (1984). As medições foram realizadas no laboratório de campo da Reserva Ecológica Fazenda Água Limpa da Universidade de Brasília (DF) e foram efetuadas em folhas destacadas ou não da planta.

Para as folhas intactas foi construída uma câmara de cerca de 30x10 cm, em forma de envelope com plástico polipropileno "Propafilm C", que possui uma alta transparência à luz e baixa permeabilidade ao CO₂ (JARVIS & CATSKY, 1971 apud JOHNSON et al., 1983). A câmara foi vedada com massa de calafetar, evitando-se dobras no plástico que permitissem a formação de regiões de "ar estacionário" em seu interior. Na sua extremidade superior, foi acoplada uma rolha com entrada para tubo de borracha. A rolha foi selada ao plástico com massa de calafetar, e conectada à bomba do aparelho. A extremidade inferior foi recoberta com o mesmo tipo de massa em toda sua borda interna, mas de maneira a permitir a entrada da folha. Para a medição do PC, uma única folha foi introduzida na câmara, evitando-se que ela fosse sombreada pelas outras ou ficasse colada à parede do envelope. Junto à folha foi introduzido um tubo de borracha que foi conectado ao compartimento de análise do aparelho.

Esta extremidade foi selada com a massa de calafetar que re cobria sua borda interna. Desta maneira foi formado um cir cuito fechado entre a câmara e o analisador de gás.

Durante as medições a folha foi submetida a uma irradiação de $150 - 200\text{W/m}^2$, medida com radiômetro (Kipp & Zonen, Delft, Holland), fornecida por um conjunto de lâmpadas incandescentes e fluorescentes. Defronte a câmara foi colocada uma cuba transparente de vidro, cheia com água, para evitar aquecimento da folha.

No transcorrer das medições, como o CO_2 do envelope era continuamente absorvido pela folha através da fotossíntese, sua concentração decrescia até um valor de equilíbrio, que foi considerado o ponto de compensação de CO_2 da planta.

As medidas com folhas destacadas foram obtidas da mesma maneira que para as folhas intactas, só que a câmara foi substituída por uma seringa plástica de in jeção transparente, descartável, de 20ml (Ibrasgamma). A se ringa foi vedada com uma rolha de borracha, com abertura pa ra mangueira. A seringa foi conectada ao aparelho através de tubos de borracha. A mesma fonte de luz foi utilizada, mas a irradiância foi de 65W/m^2 , pois a seringa encontrava-se um pouco mais distante da fonte.

2.4.1. Espécies utilizadas nas medições do ponto de compensação

O PC foi medido para Brachiaria sp, Cen chrus echinatus, Echinolaena inflexa, Setaria poiretiana e Pseudechinolaena polystachia. As três primeiras espécies foram coletadas na Reserva Ecológica Fazenda Água Limpa da Uni

versidade de Brasília (DF), sendo as duas primeiras de terrenos baldios e a última de cerrado. Um indivíduo de cada foi retirado do solo com o máximo possível de raiz e terra com o auxílio de uma pá. Depois foi ensacado em saco plástico transparente comum, com um pouco de água. As plantas foram levadas ao laboratório de campo da Reserva e deixadas em aclimação próximo às janelas, por quatro dias. Após este período, foram efetuadas as medições.

Sementes de Pseudechinolaena polystachia e Setaria poiretiana foram coletadas na Serra do Japi, em Jundiaí (SP), e cultivadas no laboratório de Ecologia do Departamento de Botânica da Unicamp. Após a germinação as plântulas foram transplantadas para potinhos de plástico com terra, que foram deixados à luz e temperatura ambientes. Para as medições os potes foram transportados para Brasília, e deixados em aclimação em local sombreado e a temperatura ambiente. As plântulas contavam com 30 a 35 dias de idade, e possuíam apenas uma única folha. Por esta razão o PC foi medido colocando-se a plântula inteira dentro da seringa, com a radícula envolta em algodão umedecido. Foi realizado uma medição do PC para cada espécie.

3. RESULTADOS

3.1. Identificação da via fotossintética através da anatomia foliar

As tabelas 1 a 7 apresentam as espécies coletadas nos diversos tipos de formações vegetais estudadas, com identificação do sítio de coleta e da via fotossintética. A Tabela 8 apresenta a lista geral de espécies e a

Figura 2 mostra o número delas, em cada local de coleta. As espécies coletadas em locais abertos, que recebiam a luz solar direta, foram classificadas como plantas de sol, e a aquelas coletadas em ambientes fechados, que não recebiam a luz solar direta (do estrato herbáceo de sub-bosque), foram classificadas como plantas de sombra.

No mangue foi coletada uma espécie de sol Spartina brasiliensis, identificada como C₄ (Tabela 1).

As quatro espécies coletadas em campo inundado foram de sol, sendo três C₄ e uma C₃ (Tabela 2).

A Tabela 3 mostra espécies coletadas em mata Atlântica. Foram coletadas dez espécies, sendo oito de sombra e duas de sol. As espécies de sombra foram identificadas como C₃ e dentre as de sol, uma foi C₃ e a outra C₄.

Em mata de planalto foram coletadas 15 espécies de sombra, sendo nove C₃ e seis C₄, e duas de sol, uma de cada via (Tabela 4).

As 18 espécies coletadas em locais abertos e campos de cultura, foram identificadas com C₄ (Tabela 5).

Na Tabela 6, constam as espécies coletadas em mata pluvial e sub-tropical de altitude. Foram 22 no total, onze de cada sítio. Todas as de sol foram C₄, e das de sombra, nove foram identificadas com C₃ e duas como C₄.

As espécies coletadas no cerrado constam na Tabela 7. Foram identificadas com C₃, três espécies de sombra e duas de sol, e como C₄, uma de sombra e dezoito de sol.

Algumas espécies apareceram em mais de um tipo de formação vegetal, e por isso constam de mais de

uma Tabela. No total foram coletadas 78 espécies, sendo 55 C_4 e 23 C_3 . Das C_4 , 48 foram de sol e apenas sete de sombra, e das C_3 , vinte foram de sombra e apenas três de sol (Tabela 8). A Figura 2 mostra a distribuição do número de espécies C_3 e C_4 , de sombra e sol coletadas nas formações vegetais.

TABELA 4. Espécies coletadas em mata de Planalto com identificação da via fotossintética e do sítio de coleta.

SÍTIO	C ₃	C ₄
	<u>Ichnanthus pallens</u> (Swartz) Munro ex. Benth.	<u>Eragrostis</u> sp ₂ <u>Paspalum mandiocanum</u> Trin.
	<u>Ichnanthus</u> sp ₁ <u>Olyra latifolia</u> L.	<u>Setaria poiretiana</u> (Schult.) - Kenth.
	<u>Olyra</u> sp ₂ <u>Oplismenus hirtellus</u> Roem & Schult.	<u>Setaria scabrifolia</u> Kenth. <u>Setaria</u> sp ₁ <u>Setaria</u> sp ₂
SOMBRA	<u>Panicum multinodosum</u> Swallen <u>Panicum pilosum</u> Sw. <u>Pharus glaber</u> H.B.K. <u>Streptochaeta spicata</u> Schrad ex. Ness	
SOL	<u>Panicum laxum</u> Sw.	<u>Setaria geniculata</u> (Lam.) Beauv.

TABELA 5. Espécies coletadas em locais abertos e campos de cultura com identificação da via fotossintética e do sítio de coleta.

SÍTIO	C ₃	C ₄
		<p><u>Andropogon bicornis</u> L.</p> <p><u>Aristida</u> sp₂</p> <p><u>Brachiaria decumbens</u> Stapf</p> <p><u>B. humidicola</u> (Rendle) Schweick</p> <p><u>B. plantaginea</u> (Link.) Hitch.</p> <p><u>Cenchrus echinatus</u> L.</p> <p><u>Chloris</u> sp</p> <p><u>Digitaria insularis</u> (L.) Ruz ex. Ekman</p> <p><u>Digitaria</u> sp₁</p> <p><u>Hyparrhenia rufa</u> (Ness) Stapf</p> <p><u>Melinis minutiflora</u> Beauv.</p> <p><u>Panicum maximum</u> Jacq.</p> <p><u>Paspalum notatum</u> Flugge</p> <p><u>P. paniculatum</u> L.</p> <p><u>Pennisetum purpureum</u> Schum.</p> <p><u>Rhynchelitrum repens</u> (Willd.) C.E.Hubb.</p> <p><u>Setaria geniculata</u> (Lam.) Beauv.</p> <p><u>Sporobolus</u> sp₁</p>

TABELA 6. Espécies coletadas em mata pluvial e sub-tropical de altitude com identificação da via fotossintética e do sítio de coleta.

SÍTIO	C ₃	C ₄
	<u>Chusquea capituliflora</u> Trin.	<u>Setaria poiretiana</u> (Schult.)
	<u>Ichnanthus pallens</u> (Swartz.) Munro ex. Benth.	Kenth. <u>Paspalum</u> sp ₃
	<u>Lasiacis divaricata</u> (L.) - Hitch.	
SOMBRA	<u>Oplismenus hirtellus</u> Roem. - Schult.	
	<u>Panicum laxum</u> Sw.	
	<u>P. millegrana</u> Poiz	
	<u>P. pilosum</u> Sw.	
	<u>Pharus glaber</u> H.B.K.	
	<u>Pseudechinolaena polystachia-</u> (H.B.K.) Stapf	
		<u>Axonopus</u> sp ₃
		<u>Digitaria</u> sp ₂
		<u>Eragrostis</u> sp ₅
		<u>Eragrostis</u> sp ₆
SOL		<u>Paspalum polyphyllum</u> Ness- ex. Trin.
		<u>Paspalum</u> sp ₁
		<u>Paspalum</u> sp ₂
		<u>Setaria</u> sp ₃
		<u>Sporobolus</u> sp ₃
		<u>Sporobolus</u> sp ₄
		<u>Sporobolus</u> sp ₅

TABELA 7. Espécies coletadas em cerrado, com a identificação da via fo-
tossintética e do sítio de coleta.

SÍTIO	C ₃	C ₄
SOMBRA	<u>Echinolaena inflexa</u> (Poiz) Chase	<u>Paspalum</u> sp ₃
	<u>Ichnanthus pallens</u> (Swartz) Munro ex. Benth.	
	<u>Lasiacis</u> sp	
SOL	<u>Panicum laxum</u> Sw.	<u>Andropogon selowanus</u>
	<u>Ichnanthus</u> sp ₃	<u>Aristida riparia</u> Trin.
		<u>Aristida</u> sp ₁
		<u>Axonopus</u> sp ₁
		<u>Axonopus</u> sp ₂
		<u>Digitaria insularis</u> (L.) Ruz- ex. Ekman
		<u>Eragrostis</u> sp ₁
		<u>Eragrostis</u> sp ₃
		<u>Eragrostis</u> sp ₄
		<u>Erianthus</u> sp
		<u>Gymnopogon foliosus</u> Ness.
		<u>Leptocoryphium lanatum</u> Ness.
		<u>Loudetiopsis</u> sp
		<u>Panicum cervicatum</u> Chase
		<u>Rytachne</u> sp
	<u>Setaria geniculata</u> (Lam.) - Beauv.	
	<u>Sporobolus</u> sp ₂	
	<u>Tristachya leiostachya</u> Ness.	

TABELA 8. Lista geral das espécies coletadas com a identificação da via-fotossintética e do sítio de coleta.

SÍTIO	C ₃	C ₄
	<u>Acroceras zizanioides</u> (H.B.K.) Dandy	<u>Eragrostis</u> sp ₂ <u>Paspalum mandiocanum</u> Trin.
	<u>Chusquea capituliflora</u> Trin.	<u>Paspalum</u> sp ₃
	<u>Chusquea</u> sp	<u>Setaria poiretiana</u> (Schult.) - Kenth.
	<u>Echinolaena inflexa</u> (Poir.) - Chase	<u>Setaria scabrifolia</u> Kunth.
	<u>Ichnanthus pallens</u> (Swartz) - Munro ex. Benth.	<u>Setaria</u> sp ₁ <u>Setaria</u> sp ₂
SOMBRA	<u>Ichnanthus</u> sp ₁	
	<u>Lasiacis divaricata</u> (L.) Hitch.	
	<u>Lasiacis</u> sp	
	<u>Merostachys ternata</u> Nees.	
	<u>Olyra latifolia</u> L.	
	<u>Olyra</u> sp ₁	
	<u>Olyra</u> sp ₂	
	<u>Oplismenus hirtellus</u> Roem. & - Schult.	
	<u>Panicum laxum</u> Sw.	
	<u>P. millegrana</u> Poiz	
	<u>P. multinodosum</u> Swallen	
	<u>P. pilosum</u> Sw.	
	<u>Pharus glaber</u> H.B.K.	
	<u>Pseudechinolaena polystachia</u> - (H.B.K. Stapf)	
	<u>Streptochaeta spicata</u> Schrad - ex. Ness	
SOL	<u>Hymenecne</u> sp	<u>Andropogon bicornis</u> L.
	<u>Panicum laxum</u> Sw.	<u>A. sellowanus</u>
	<u>Ichnanthus</u> sp ₃	<u>Aristida riparia</u> Trin.
		<u>Aristida</u> sp ₁

Aristida sp₂
Arundinella sp
Axonopus sp₁
Axonopus sp₂
Axonopus sp₃
Brachiaria decumbens Stapf
B. humidicola (Rendle) Schweick
B. plantaginea (Link.) Hitch.
Cenchrus echinatus L.
Chloris sp
Digitaria insularis (L.) Ruz ex. -
 Ekman
Digitaria sp₁
Digitaria sp₂
Eragrostis sp₁
Eragrostis sp₃
Eragrostis sp₄
Eragrostis sp₅
Eragrostis sp₆
Erianthus sp
Gymnopogon foliosus Ness.
Hyparrhenia rufa (Ness). Stapf
Hypogonium virgatum (Desv.) Dandy
Leptocoryphium lanatum Ness.
Loudetiopsis sp
Melinis minutiflora Beauv.
Panicum cervicatum Chase
P. maximum Jacq.
Paspalum notatum Flugge
P. paniculatum L.
P. polyphyllum Ness. ex. Trin.
Paspalum sp₁
Paspalum sp₂
Pennisetum purpureum Schum.

SOL

Rhynchelitrum repens (Willd.) C.E.
Hubb.

Rhytachne sp

Setaria geniculata (Lam.) Beauv.

Setaria sp₃

Spartina brasiliensis Raddi

Sporobolus sp₁

Sporobolus sp₂

Sporobolus sp₃

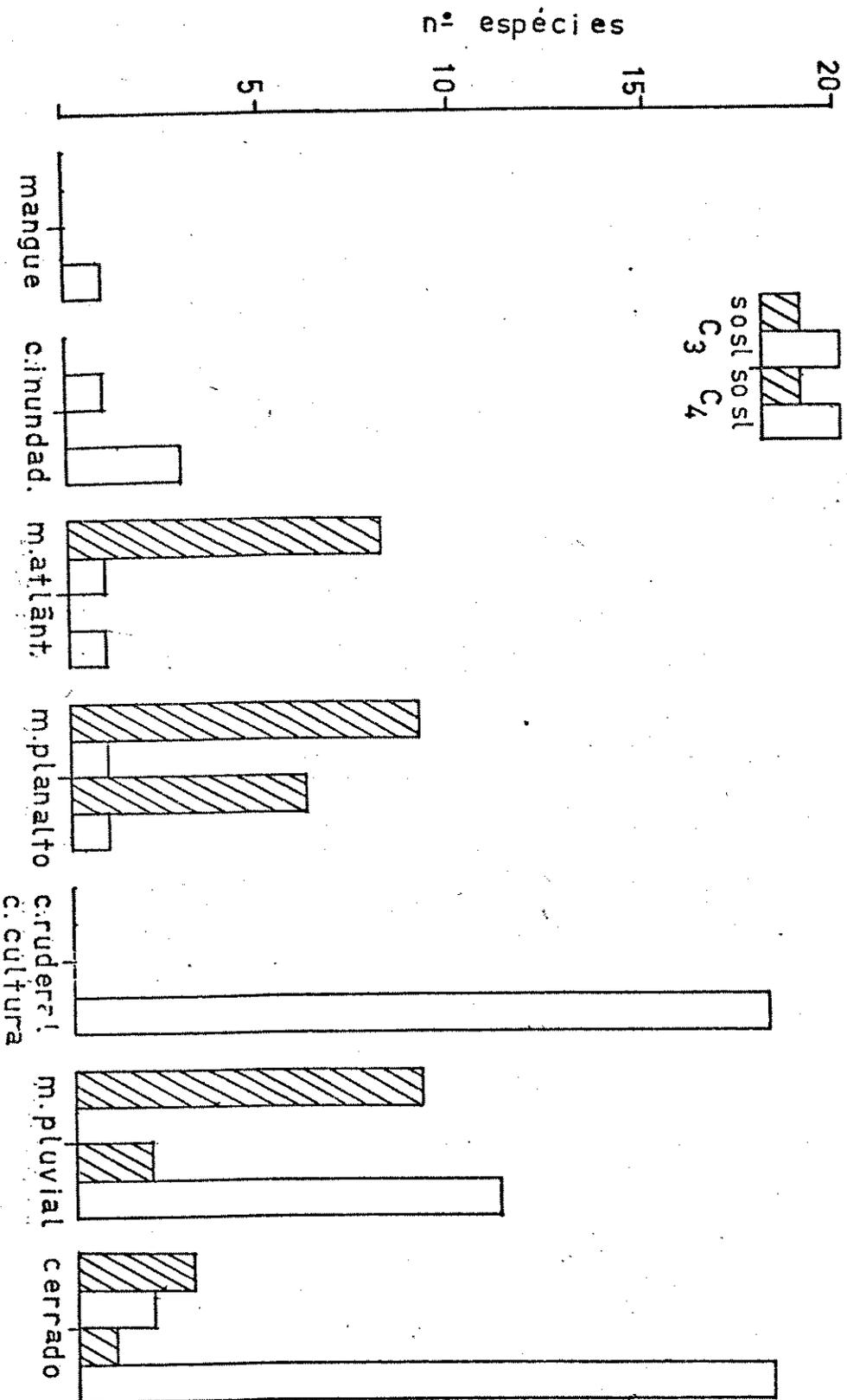
Sporobolus sp₄

Sporobolus sp₅

Tristachya leiostachya Ness.

SOL

FIGURA 2 - Número de espécies C_3 e C_4 de sombra e sol, coletadas nas diversas formações vegetais estudadas (sl = sol; so = sombra).



3.2. Experimento de germinação em laboratório

As Figuras 3 e 4 mostram as porcentagens de germinação de UD Cenchrus echinatus, C₄ de sol, na luz e escuro, respectivamente. As maiores porcentagens finais na luz, que chegaram a 40%, foram obtidas após um e dois meses de estocagem. O lote recém-coletado chegou a 19% e o de três meses de estocagem, atingiu 13% de germinação, aos 20 dias. No escuro a maior germinação final foi alcançada pelo lote mais recente (35% de germinação) seguido pelo lote de um mês (29%), dois meses (22%) e três meses (17%). Os resultados obtidos na luz mostram que tanto o lote de maior tempo de estocagem quanto o mais recente apresentaram germinação final mais próximos entre si, que os lotes de um e dois meses de estocagem.

Os lotes de escuro apresentaram um padrão em relação à estocagem, só que ao contrário do que se esperava. A maior germinação foi obtida com material mais recente, seguida dos lotes de um, dois, e três meses respectivamente,

A Figura 5, apresenta as germinações de dois outros lotes recém-coletados de C. echinatus, mas de épocas diferentes do ano. O primeiro foi coletado em agosto de 1983, e apresentou germinação final de 5%, na luz e de 1% no escuro, enquanto que o lote coletado em janeiro de 1984 apresentou 51% na luz e 84% no escuro. Há uma grande diferença entre os dois lotes quanto à germinação de UD: o material coletado em agosto de 1983 não apresentou diferenças entre tratamentos, mas as germinações foram muito menores que do material de janeiro de 1984.

A Figura 6, apresenta os resultados de

FIGURA 3 - Germinação das UD de Cenchrus echinatus na luz. Os números indicam tempo de estocagem em meses.

FIGURA 4 - Germinação das UD de Cenchrus echinatus no escuro. Os números indicam tempo de estocagem em meses.

FIGURA 5 - Germinação de UD recém-coletadas de Cenchrus echinatus de diferentes épocas do ano (L = luz; E = escuro).

FIGURA 6 - Germinação de Pseudechinolaena polystachia na luz e no escuro.

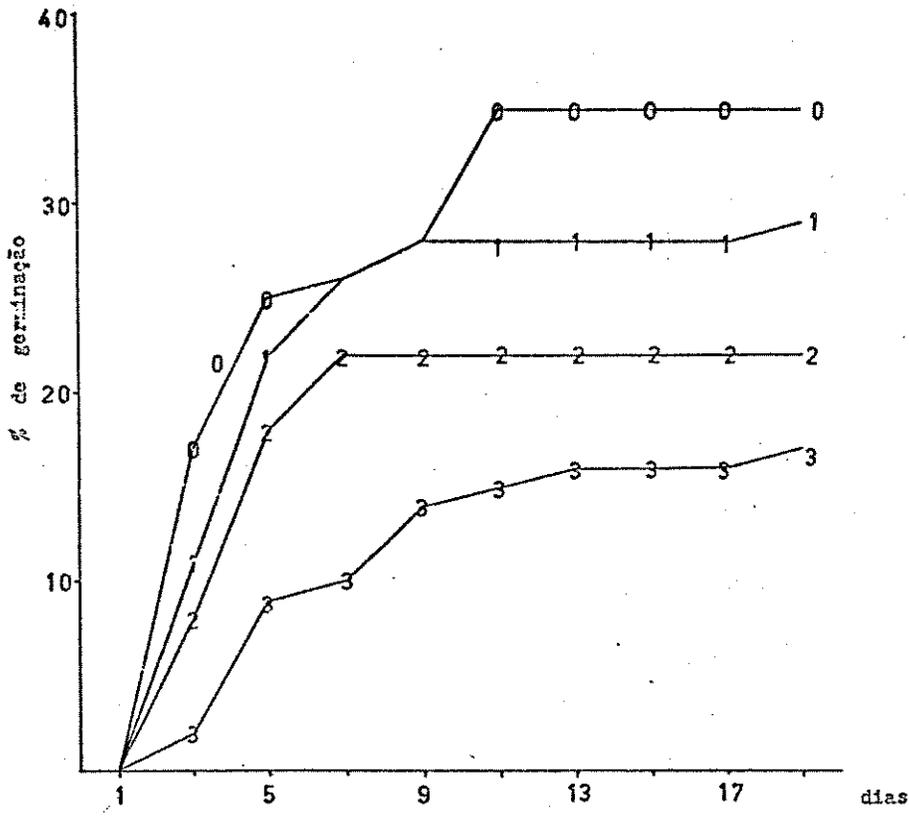


Fig. 4

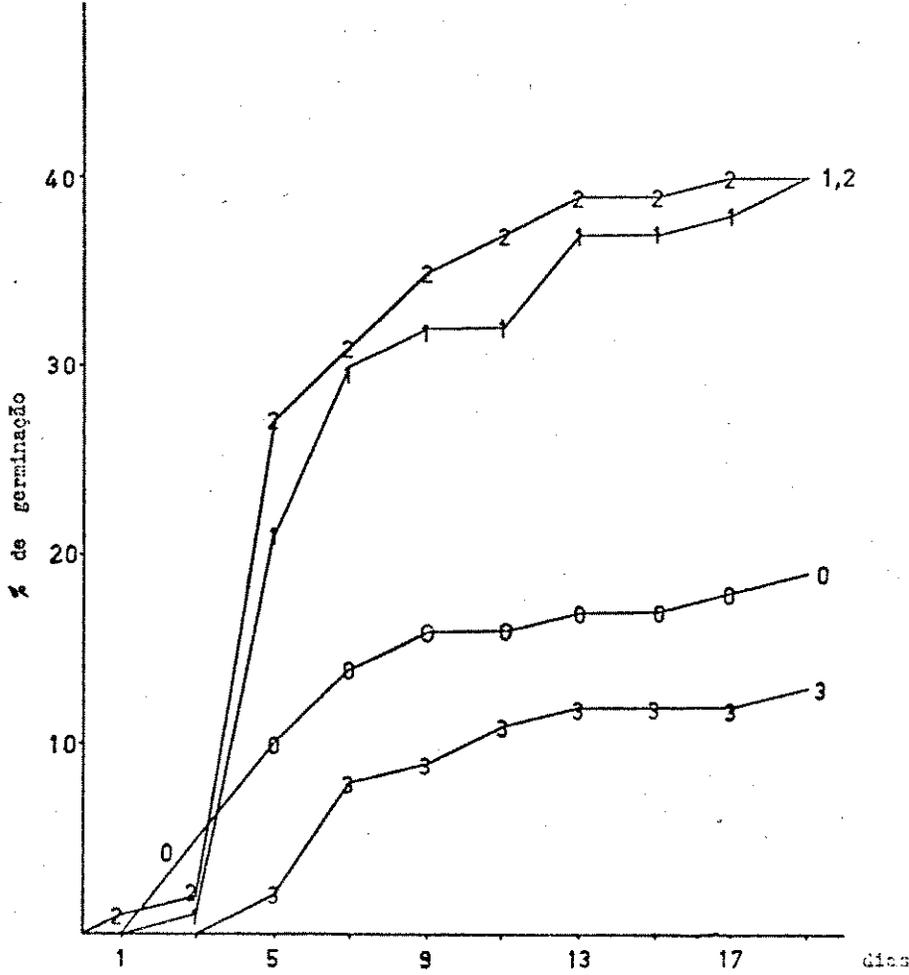


Fig. 5

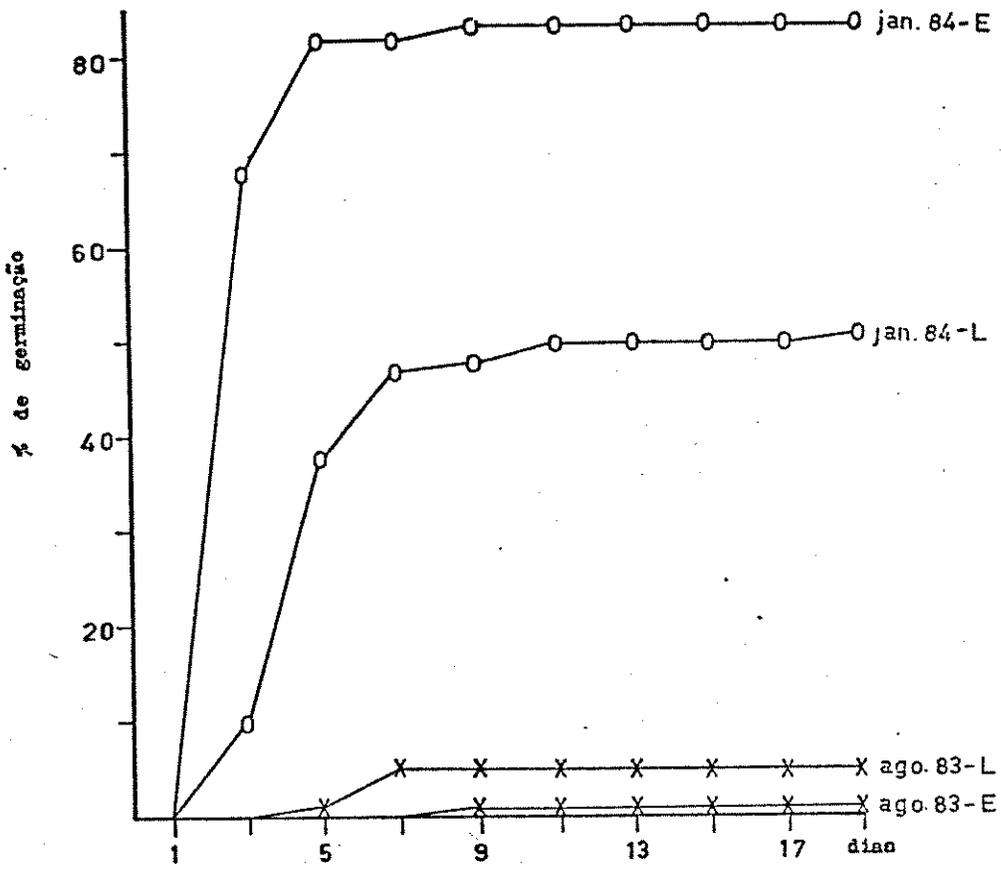


Fig. 6

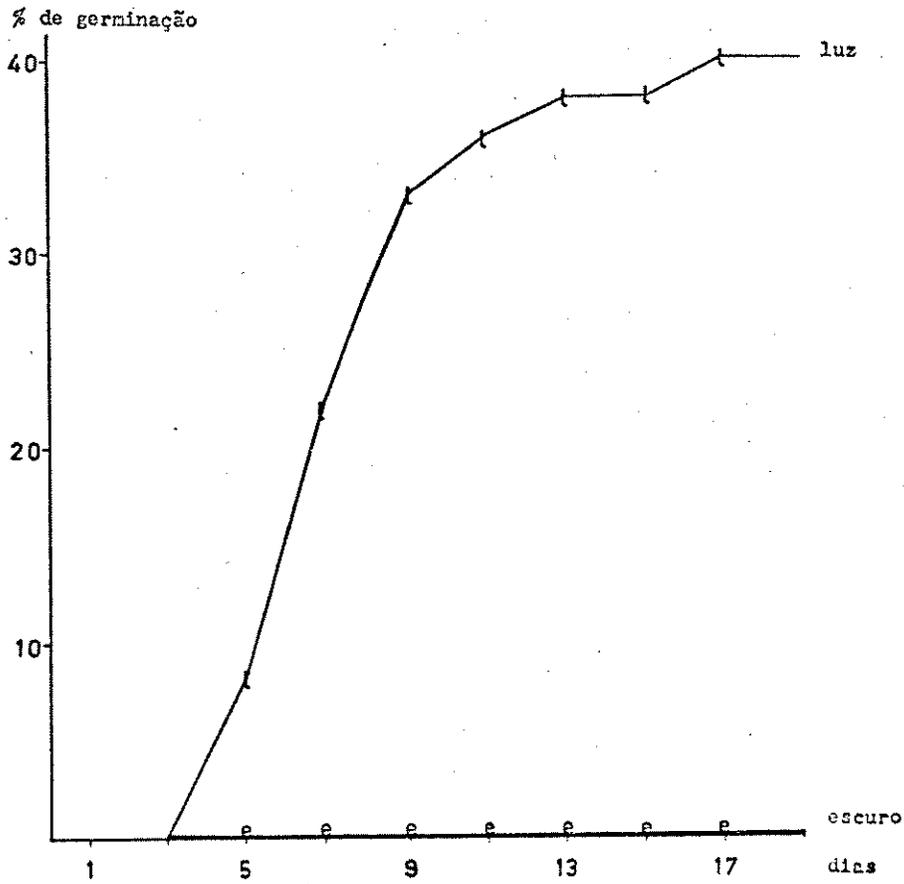


TABELA 9 - Número de cariopses por unidade de dispersão de Cenchrus echinatus.

Amostra	Nº de cariopses por unidade					Nº total UD	Nº total cariop.
	0	1	2	3	4		
1	10	31	41	13	05	100	172
2	15	36	32	13	04	100	155
3	10	29	41	17	03	100	174
4	05	40	41	10	04	100	168
5	11	31	41	15	01	100	164
Total	51	167	196	68	17	500	833
Média	10,2	33,4	39,4	13,6	3,4	100	166,6

TABELA 10 - Número de cariopses por unidade de dispersão de Pseudechynolaena polystachia. (mf = mal-formada).

Amostra	Nº de cariopses por unidade			Nº total de unidades
	0	1	mf	
1	11	86	03	100
2	09	89	02	100
3	22	77	01	100
4	19	81	zero	100
5	09	90	01	100
Total	70	423	07	500
Média	14,0	84,6	1,4	100

germinação de Pseudechinolaena polystachia, C₃ de sombra. Esta espécie não germinou no escuro e atingiu 40% de germinação final na luz.

O número de cariopses produzidas por UD de C. echinatus e P. polystachia são apresentadas nas Tabelas 9 e 10, respectivamente. Em Cenchrus, 10,2% das UD não apresentaram cariopses, 33,4% apresentaram uma, 39,4% duas, 13,6% três e apenas 3,4% com quatro. Em Pseudechinolaena, 14% do total não continha cariopses, 84,6% continha um e 1,4% apresentaram cariopses mal-formados.

3.3. Efeito da variação da intensidade luminosa no crescimento de uma espécie C₃ e uma C₄.

3.3.1. Considerações Gerais

Nesta seção são apresentadas apenas os resultados gerais do experimento. Não foi verificado o efeito de densidade nas espécies estudadas, uma vez que a área dos caixotes foi muito grande para o número de plantas semeadas.

A Figura 7 apresenta as curvas de intensidade luminosa dos ambientes estudados. A intensidade no Sol foram consideradas como 100% (luz solar total), e as de R1 e R2 como proporções do total. Assim, as intensidades de R1 atingiram em média, cerca de 29% da luz total, enquanto que em R2, atingiram cerca de 5% da luz total. As intensidades em R2 simularam as condições de luz no local de ocorrência de P. polystachia, na Serra do Japi. Na Tabela 11 são apresentados os valores absolutos da intensidade luminosa obtidos durante as 52 semanas do experimento, para os três ambientes. Os valores são médias de cinco medições.

Os resultados gerais do experimento são apresentados na Tabela 12: o número total de UD semeadas de cada espécie por ambiente, a germinação total, o número de indivíduos que chegaram a fase reprodutiva e os que não floresceram, o número de indivíduos mortos, o número de indivíduos desconsiderados que não entraram nas análises finais.

As Figuras 8, 9 e 10 apresentam a distribuição de indivíduos de C.echinatus quanto ao tempo de germinação, de Sol, R1 e R2 respectivamente. Os indivíduos desta espécie começaram a germinar a partir de 2^a ou 3^a semanas após a semeadura, e a germinação prosseguiu por um período longo de tempo, chegando à 35^a semana no Sol, 34^a em R1 e 48^a em R2, com picos ocorrendo nos períodos entre a 3^a a 5^a, 12^a e 13^a e 16^a semanas, para os três ambientes.

A germinação de Pseudechinolaena polystachia é apresentada na Figura 11. Os indivíduos desta espécie começaram a germinar na 3^a e 4^a semanas em todos os ambientes, e a germinação continuou até a 10^a semana. Alguns indivíduos de R2 germinaram além deste período. O pico ocorreu na 4^a semana em todos os ambientes.

As maiores proporções de germinação ocorreram no Sol para C. echinatus e em R2 para P. polystachia. Nos outros ambientes Cenchrus apresentou uma germinação total de 60% em R1 e 58% em R2 (contra 79% no Sol). Pseudechinolaena teve uma germinação de 31% no Sol e 22% em R1 (contra 43% em R2). O tempo médio gasto para a germinação para as plantas de Cenchrus foi de 10,0 semanas no sol, 11,7 em R1 e 17,0 em R2. Para Pseudechinolaena as médias foram 4,3 semanas no Sol, 4,4 em R1 e 5,4 em R2.

Pseudechinolaena praticamente não atin

giu a fase reprodutiva. Apenas três indivíduos de R2 produziram flores, mas foi verificado posteriormente que dois "indivíduos" desconsiderados de R1 também floresceram. Ao contrário desta espécie, C. echinatus floresceu: 80% das plantas germinadas no Sol, 62% em R1 e apenas 8% em R2. As médias do tempo de florescimento, no Sol e em R1, não foram significativamente diferentes ($t'_{.05} \text{ c/ } s_1^2 = s_2^2, n_1 \neq n_2$ e n_1 e $n_2 > 30$). Já a média de idade entre estes dois ambientes foi diferente significativamente ($t'_{.05} \text{ c/ } s_1^2 \neq s_2^2$ e n_1 e $n_2 > 30$). Os indivíduos de Cenchrus echinatus levaram em média 21,5 semanas para florescer no Sol e 22,3 em R1. A idade destes indivíduos (tempo entre a germinação e a retirada da planta para secagem), foi de 24,5 semanas no Sol e 27,2 em R1. Estes dados são apresentados nas Figuras 12 a 13, que mostram a distribuição de indivíduos desta espécie quanto a idade e o tempo de florescimento no Sol e em R1, respectivamente. Apenas 10 plantas de Cenchrus chegaram a fase reprodutiva em R2 (vide Tabela 12). A média do tempo de floração destes indivíduos foi de 33,3 semanas e a idade média na época da colheita foi de 36,6 semanas.

Tempo para a floração e idade não são apresentados para Pseuddechinolaena polystachia, uma vez que esta espécie não atingiu a fase reprodutiva (Tabela 12), e os indivíduos só foram retirados para secagem na 52ª semana.

A maioria das mortes tiveram causas desconhecidas. Em termos absolutos, os indivíduos de C. echinatus tiveram uma proporção de mortes de causa desconhecida, semelhante nos três ambientes. As mortes causadas por ataque de herbívoros foram numerosas em R2, contribuindo para que

a mortalidade neste ambiente fosse elevada. No Sol 12% do número total de indivíduos que germinaram, morreram, contra 20,5% em R1 e 58% em R2.

O principal agente de mortalidade de indivíduos em R2 foi o ataque de saúvas (Atta sp), que causaram a morte de 40 plantas, e o ataque de gafanhoto Metaleptea brevicornis adspersa, que causou oito mortes. Também houve uma grande proporção de mortes de Pseudechinolaena causadas por ataque de saúva em R2, equivalendo à metade da mortalidade.

3.3.2. Medidas de alturas e números de perfilhos

A Figura 14 apresenta as médias de alturas dos indivíduos de Cenchrus echinatus de Sol e R1 e as correspondentes linhas de regressão, desde a 1.^a até a 30.^a semana após a germinação. As médias posteriores a este período foram desprezadas, pois estavam baseadas em poucos indivíduos (n = 10). Foram consideradas apenas as alturas dos indivíduos que floresceram. Houve um aumento constante da altura das plantas com o tempo, sendo R1 sempre superior ao Sol, exceto nas 26.^a e 29.^a semanas.

A Tabela 13 compara as curvas de regressão. A análise de covariância indicou que as médias de alturas desta espécie nos dois tratamentos não foram diferentes significativamente. A comparação com as plantas de R2 não foi efetuada pois as médias de alturas neste ambiente foi baseada num número muito pequeno de indivíduos (n=10).

As médias de alturas dos indivíduos de R1 e R2 de Pseudechinolaena polystachia e as correspondentes linhas de regressão são mostradas na Figura 15. As alturas dos indivíduos do ambiente mais sombreado foram sempre

superiores, com exceção da 31.^a semana. A Tabela 14 apresenta a comparação das curvas de regressão. A análise de covariância mostrou que as alturas não foram significativamente diferentes entre os dois tratamentos.

O número médio de perfilhos lançados por P. polystachia em R1 e R2 e as correspondentes linhas de regressão são mostradas na Figura 16. A quantidade de perfilhos lançados pelos indivíduos de R1 não foi significativamente diferente de R2 (Tabela 15). Evidentemente, a comparação com os indivíduos de Sol não foi efetuada, pois a grande amioria não sobreviveu neste ambiente.

3.3.3. Medidas de peso seco

O número de UD produzidas por racemo, mais o peso seco das partes reprodutiva e vegetativa dos indivíduos de C. echinatus de Sol que produziram até três racemos, são mostrados na Tabela 16. O peso médio da parte reprodutiva foi de 394,61mg, da vegetativa aérea 782,53mg, da radicular 207,64mg. O peso seco total foi de 1.402,82mg, para um total de 129 indivíduos que produziram 135 racemos e 1.732 UD. O número de UD/racemo, foi em média 12,83.

A Tabela 17 mostra resultados semelhantes para os indivíduos de R1. O peso médio da parte reprodutiva foi de 270,77mg, para vegetativo aéreo 811,86mg e para radicular 139,13mg, com um peso seco total médio de 1.236,61mg. O Total de 66 indivíduos produziu 70 racemos e 903 UD, com uma média de 12,90 UD/racemo. Assim, as plantas de R1 tiveram um peso seco médio maior para a parte vegetativa aérea que as plantas de Sol. No sistema radicular, houve uma inversão: os indivíduos de Sol alocaram mais biomassa para as

raízes que os de R1. O peso seco total, foi maior no Sol que em R1.

As Tabelas 18 e 19 apresentam dados de peso seco e número de UD por racemo para plantas de C. echinatus de Sol e R1, respectivamente, que produziram mais de três racemos por indivíduo. Estas plantas foram consideradas separadamente, uma vez que permaneceram um tempo muito maior nos caixotes com uma produção contínua de racemos ao longo do tempo, resultando numa biomassa total superior a dos indivíduos que produziram até três racemos.

Os cinco indivíduos de Sol produziram 48 racemos com 701 UD. As médias foram: 14,60 UD/racemo, 434,30 mg para a parte reprodutiva, 3.478,97 mg para parte vegetativa aérea, 458,73 mg para a radicular e 8.146,69 mg de peso seco total (Tabela 18). A média de peso da parte reprodutiva por indivíduo foi de 4.169,25 mg. As médias das 13 plantas de R1, foram: 16,53 UD/racemo de um total de 217 racemos e 3.586 UD; 313,35 mg de peso seco da parte reprodutiva, 6.946,98 mg da parte vegetativa aérea, 533,24 mg da radicular e 12.703,85 mg de peso total (Tabela 19). O peso médio da parte reprodutiva por planta foi de 5.230,60 mg.

Neste grupo de plantas, o peso seco das partes aéreas, radicular e total foi maior em R1 que no Sol. Entretanto, a única diferença significativa encontrada entre os dois grupos, foi para raízes das plantas que produziram até três racemos ($t' .05, c/ s_1^2 \neq s_2^2, n_1 \neq n_2$ e n_1 e $n_2 < 30$).

Os valores médios de UD/racemo e os pesos secos médios da parte reprodutiva de C. echinatus com até três racemos e com mais de três racemos, de Sol e R1, são comparados conjuntamente (Tabela 20). Os valores médios da parte reprodutiva apresentados são na verdade, médias de ca

da unidade considerada como "parte reprodutiva", e não a mé dia do peso seco reprodutivo total de cada planta. Este procedimento foi seguido tanto para indivíduos com até três quan to para indivíduos com mais de três racemos, para permitir a comparação entre estes dois grupos conjuntamente. Para os in divíduos que produziram apenas um racemo, o peso seco da uni dade reprodutiva equivale ao peso seco reprodutivo total des te indivíduo.

As comparações de peso seco vegetativo a éreo, radicular e total, foram realizadas separadamente en tre o grupo de plantas com até três racemos e o grupo com mais de três pelos motivos já indicados anteriormente.

Na Figura 17 são mostrados as proporções do peso seco total alocadas para as partes reprodutivas, ve getativa aérea e radicular de C. echinatus de Sol e R1. Uma vez que os valores são apresentados em fêrmos de proporção do peso total, as plantas com mais de três racemos foram con sideradas juntamente com aquelas de até três. Esta Figura permite uma visualização de quanto os indivíduos de Sol e R1 alocaram para as diversas partes da planta. A observação da Figura mostra que os indivíduos de Sol alocaram mais biomassa para a reprodução que os de R1, e estes alocaram mais para a parte vegetativa aérea. Para a parte reprodutiva a maioria do indivíduos alocou de 20 a 40% de seu peso total, tanto no Sol quanto quanto em R1. Mas a proporção de indivíduos que alocou este tanto foi maior em Sol (87% do total), que em R1 (65%). Cerca de 27% dos indivíduos de R1 alocou de 0 a 20% para a reprodução, contra apenas 4% no Sol. Pesto de 80% das plantas de Sol alocou de 40 a 60% de seu peso total para a parte vegetativa aérea, e apenas 20% alocou de 60 a 80%. Em

R1 cerca de 42% dos indivíduos alocou de 40 a 60% e 58% alocou de 60 a 80%, do peso total. Para as raízes a distribuição foi semelhante.

Os pesos secos dos indivíduos de R2 não são apresentados, mas os valores foram inferiores aos de Sol e R1, principalmente para o sistema radicular.

O peso seco das partes vegetativa aérea e radicular e total de P. polystachia, aparecem na Tabela 21 para R1 e Tabela 22 para R2. A comparação da alocação de recursos entre os indivíduos desta espécie é feita através da razão entre o peso seco vegetativo aéreo e o peso radicular. A média desta razão foi de 4,00 em R1 e 5,95 em R2. A comparação das duas, mostrou que elas são significativamente diferentes ($t_{.05}, c/s_1^2 = s_2^2, n_1 \neq n_2$ e $n_1 < 30$ e $n_2 > 30$). Estes valores mostram que os indivíduos de R2 tiveram uma produção maior de folhas e ramos que os de R1.

A distribuição fracionária de energia entre as partes dos indivíduos de P. polystachia, é mostrada na Figura 18. Para o sistema radicular, a maior parte dos indivíduos de R2 alocou de 0 a 20% do peso total, enquanto que os de R1 alocaram, em sua maioria, de 20 a 40%. Para a parte vegetativa aérea, cerca de 70% das plantas de R1 alocou de 60 a 80% do peso total, enquanto que cerca de 64% dos indivíduos de R2 alocou mais de 80% do peso total.

FIGURA 7 - Representação gráfica das intensidades luminosas de cada ambiente, em porcentagem da luz solar total.

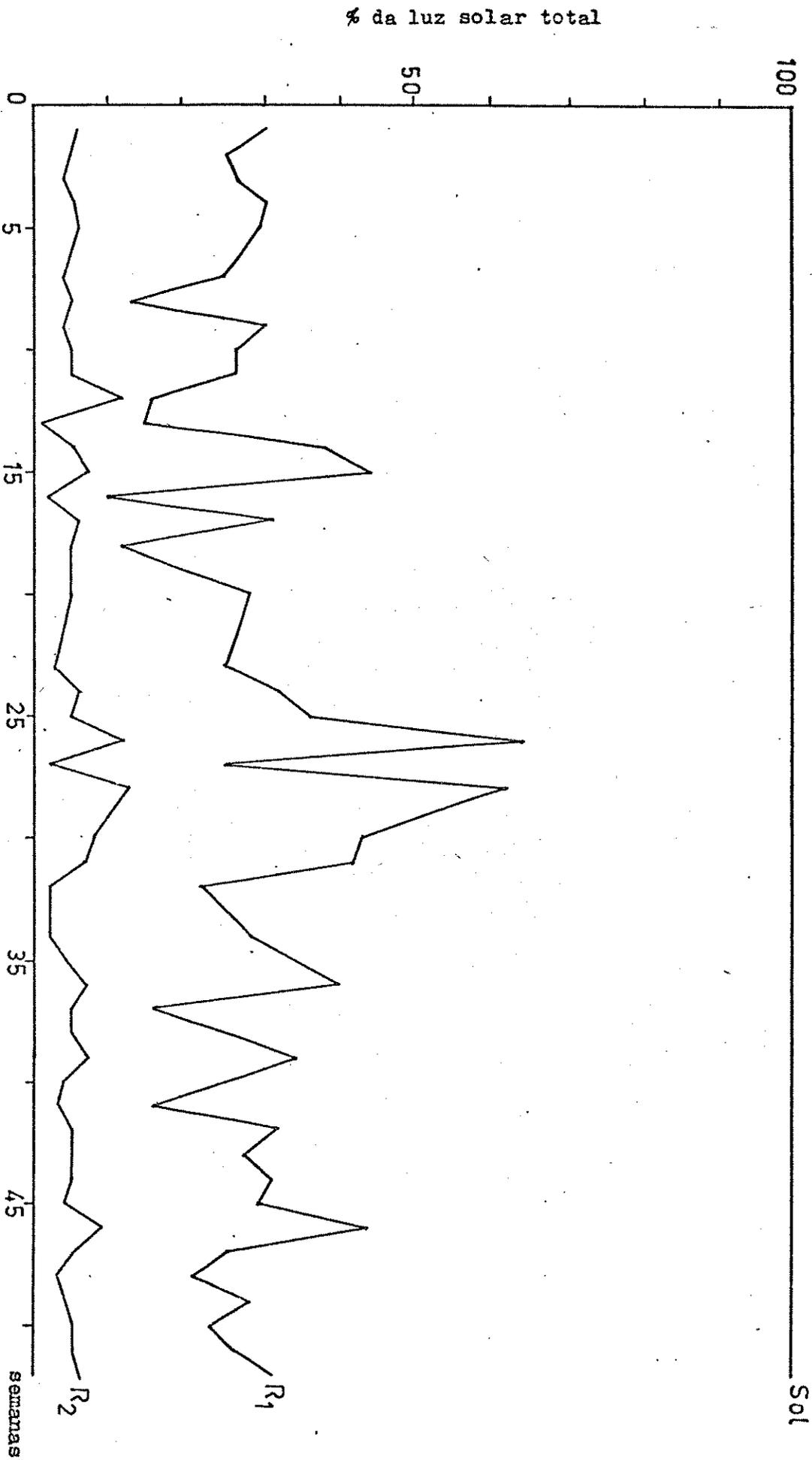


TABELA II - Valores absolutos de intensidade luminosa, em vela-pé de Sol R_1 e R_2 para as 52 semanas.

Sem.	R_2	R_1	Sol	Sem.	R_2	R_1	Sol
1	30	139	468	27	<u>12</u>	149	600
2	14	69	292	28	31	153	247
3	22	162	610	29	*	*	*
4	24	129	430	30	37	194	454
5	27	143	500	31	38	208	500
6	*	*	*	32	23	220	<u>1.000</u>
7	20	112	465	33	34	195	*
8	<u>12</u>	<u>32</u>	238	34	19	218	770
9	21	151	500	35	26	213	620
10	18	106	475	36	40	220	555
11	18	106	475	37	14	46	282
12	24	<u>32</u>	<u>200</u>	38	29	144	604
13	14	152	<u>1.000</u>	39	24	124	365
14	27	188	500	40	30	162	625
15	32	185	620	41	23	120	750
16	17	75	775	42	32	199	615
17	35	197	628	43	30	149	550
18	29	73	625	44	27	155	500
19	*	*	*	45	19	140	476
20	20	105	379	46	37	185	425
21	*	*	*	47	24	125	500
22	*	*	*	48	18	124	580
23	22	<u>222</u>	900	49	21	135	484
24	<u>41</u>	212	660	50	27	127	540
25	32	219	600	51	27	128	500
26	28	153	240	52	32	156	500

- valores são médias de cinco medidas.

- * indica que a medição não foi feita.

- os dados grifados indicam os valores máximos e mínimos de cada ambiente.

ABELLA 12 - Resultados gerais obtidos no experimento de intensidade de luz, nos três ambientes. Ce = Cenchrus echinatus; Pp = Pseudechinolaena polystachia.

	S01		R1		R2	
	Ce	Pp	Ce	Pp	Ce	Pp
total semeado	212	212	212	212	212	212
terminação total	168	66	128	46	123	91
indivíduos que floresceram	134	zero	79	zero	10	3
indivíduos que não floresceram	7	2	16	20	40	53
indivíduos que morreram:						
causa desconhecida	18	64	23	6	23	15
ataque de <u>Atta</u> sp	zero	zero	2	zero	40	15
ataque de <u>Metalepta brevicornis</u>						
<u>adspersa</u>	zero	zero	zero	zero	8	zero
arrancados	2	zero	1	zero	1	zero
indivíduos desconsiderados	7	zero	7	20	1	5

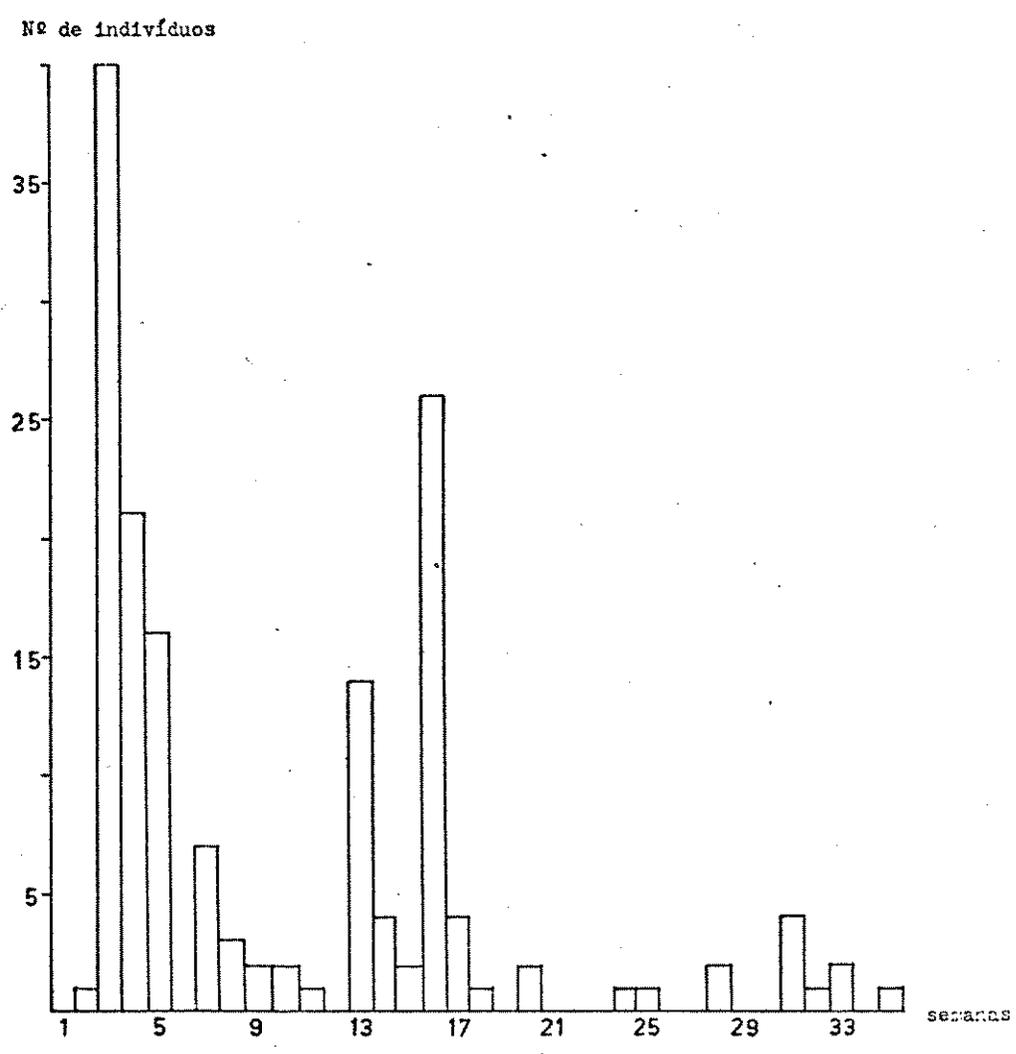


FIGURA 8 - Tempo de germinação dos indivíduos de Cenchrus echinatus no Sol.

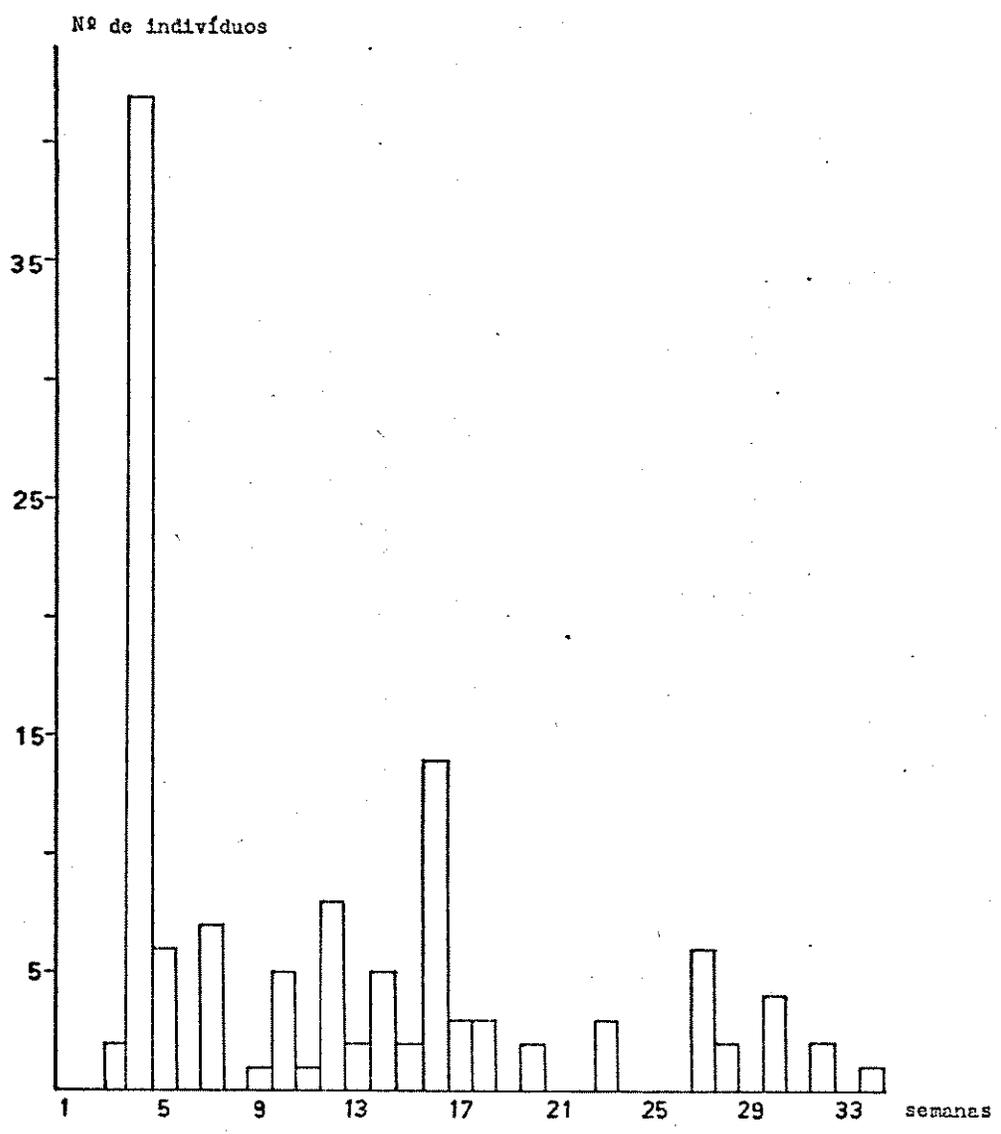


FIGURA 9 - Tempo de germinação dos indivíduos de Cenchrus echinatus em Rl.

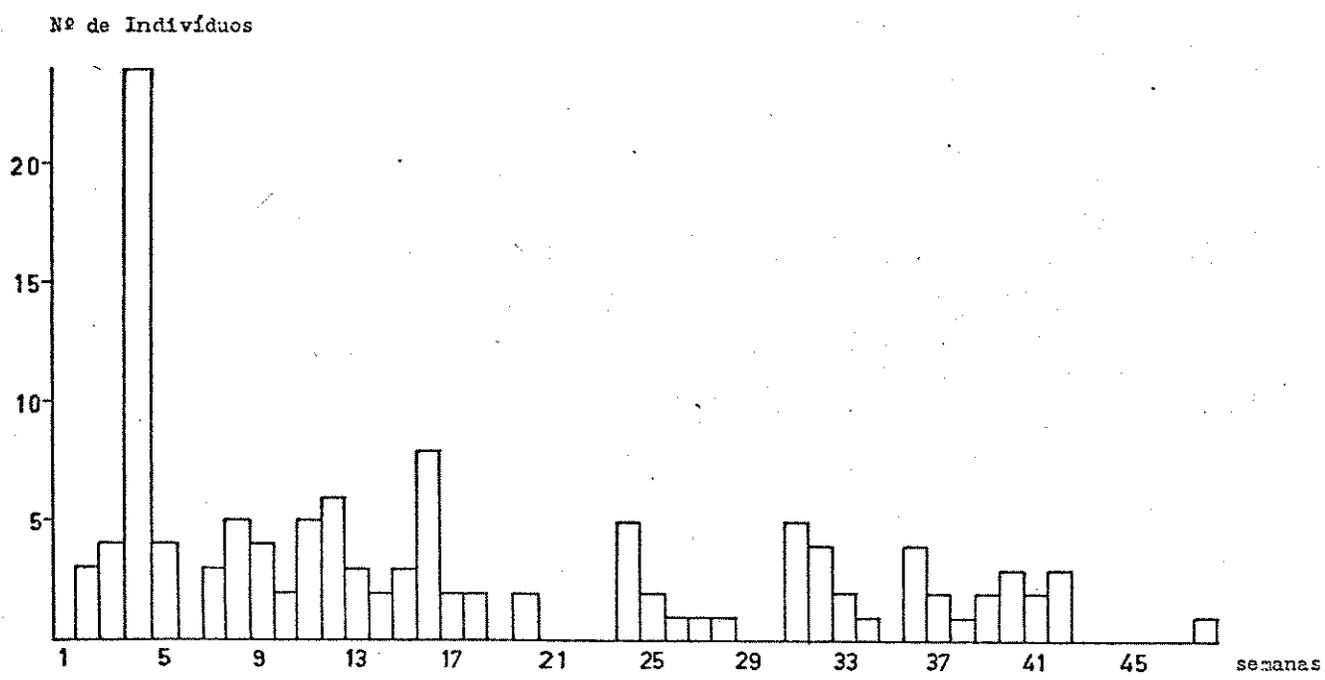


FIGURA 10 - Tempo de germinação dos indivíduos de Cenchrus echinatus em R2.

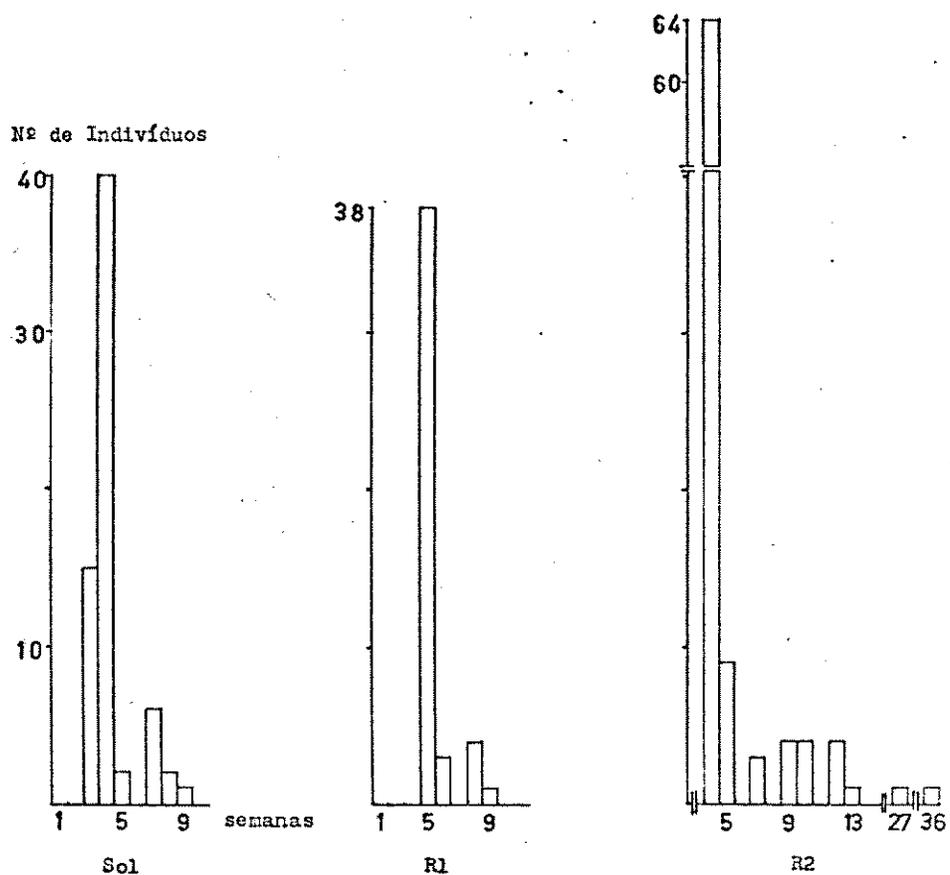


FIGURA 11 - Tempo de germinação dos indivíduos de Pseudochinolaena polystachia no Sol, R1 e R2.

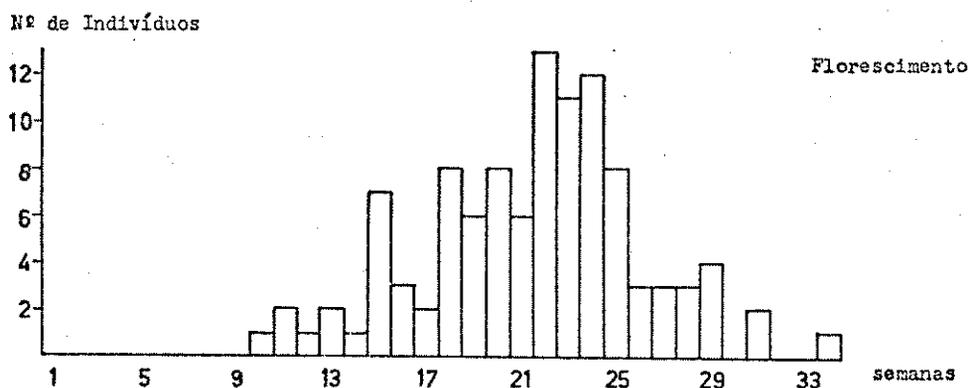
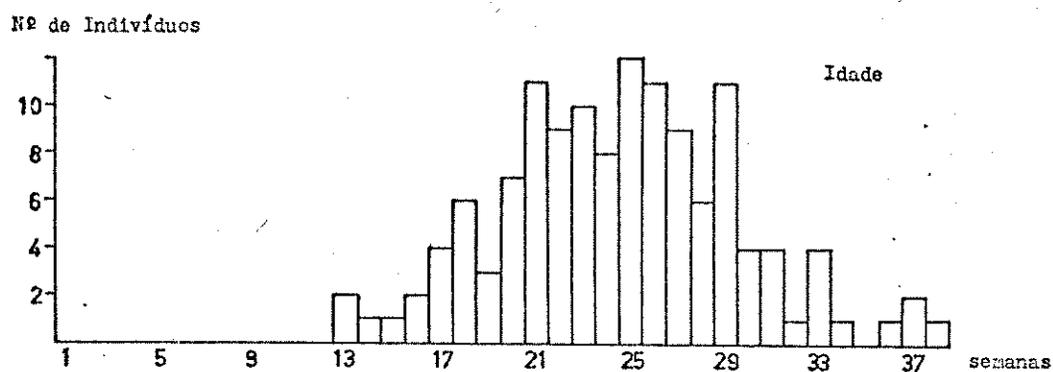
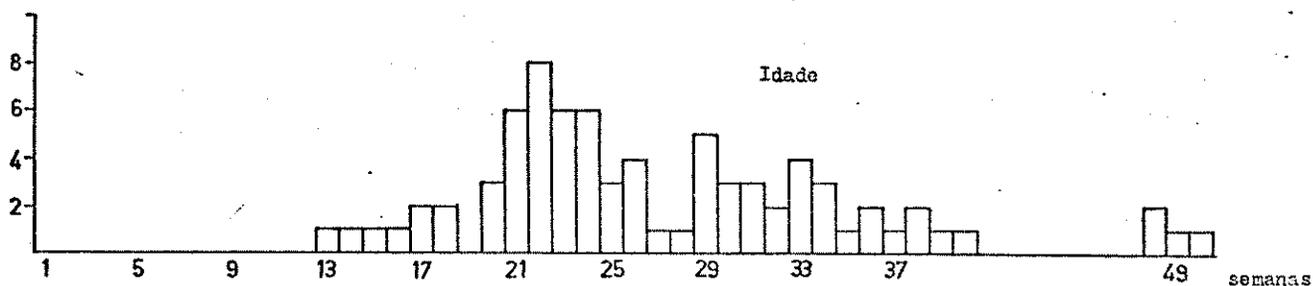


FIGURA 12 - Idade e tempo para florescer dos indivíduos de Cenchrus echinatus no Sol.

Nº de Indivíduos



Nº de Indivíduos

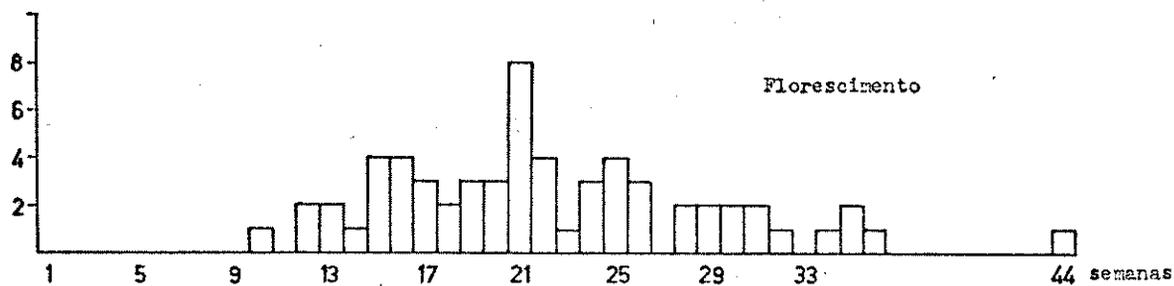


FIGURA 13 - Idade e tempo para florescer dos indivíduos de Cenchrus echinatus em R1.

TABELA 13 - Comparação das linhas de regressão das médias de alturas dos indivíduos de Cenchrus echinatus de Sol e R1.

Linha	Dentre	g1	Σx^2	Σxy	Σy^2	C.Reg.	Desvios da regressão		
							g1	SS	MS
1	Sol	29	2.247,50	19.585,93	177.563,12	8,7145	28	6.880,65	245,7373
2	R1	29	2.247,50	20.049,99	192.474,74	8,9210	28	13.608,40	486,0143
3							56	20.489,05	365,8759
4	Agrupado, dentre (W)	58	4.495,00	39.635,92	370.037,86	8,8178	57	20.536,96	360,2975
5							1	47,91	47,9100
6	Entre (B)	1	0,00	0,00	16.683,00				
7	W + B	59	4.495,00	39.635,92	386.720,86		28	37.219,96	
8							1	16.683,91	16.683,91

Comparação das inclinações: $F = 47,91/365,8759 = 0,1309$ (g.l. = 1,56) - não significativo.

Comparação de elevações: $F = 16.683,91/360,2975 = 46,3059$ (g.l. = 1,57) - *

Comparação de variâncias residuais: $F = 486,0143/245,7373 = 1,9778$ (g.l. = 28,28) - não significativo.

* - significativo ao nível de 5%.

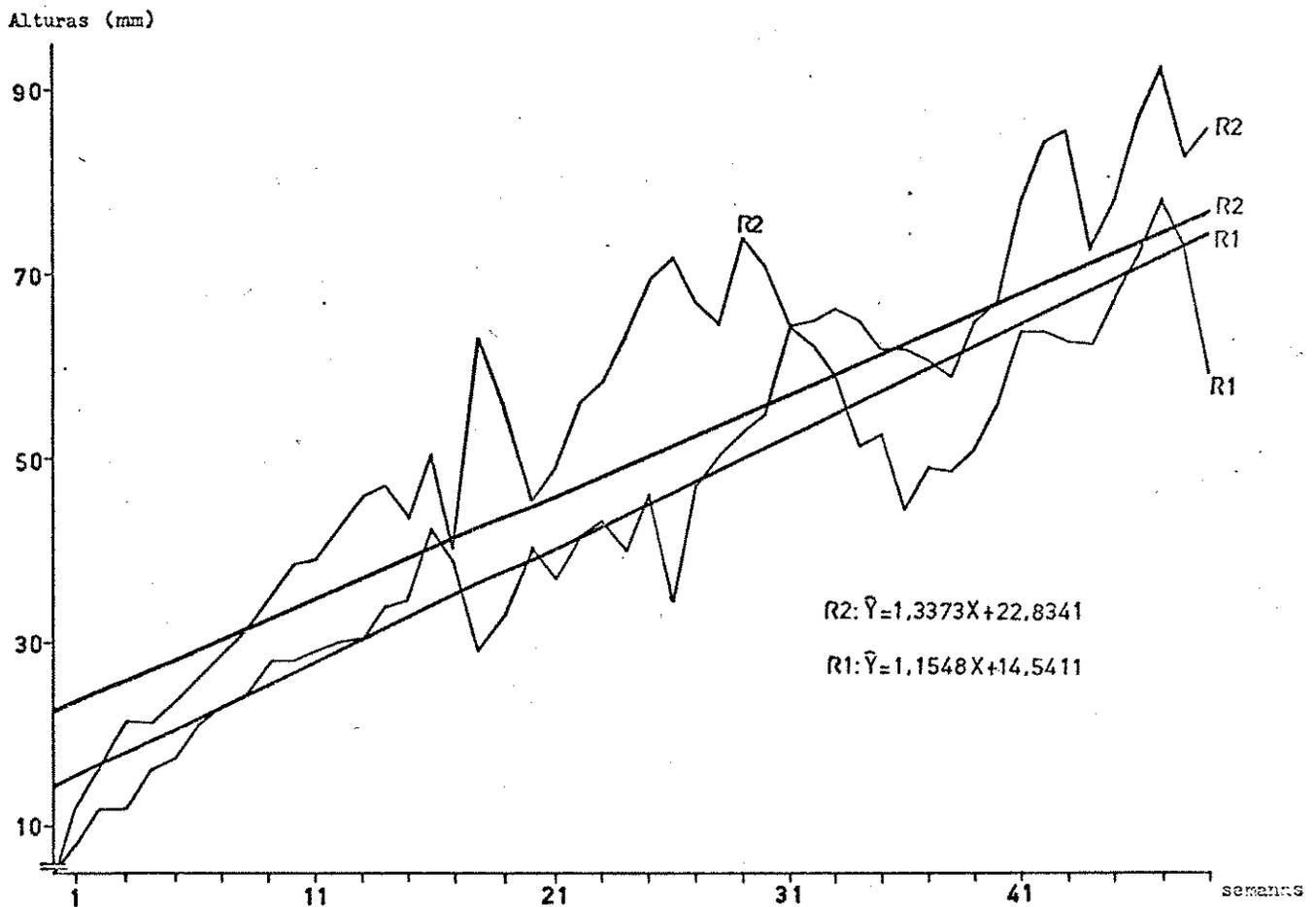


FIGURA 15 - Médias de alturas e correspondentes curvas de regressão (linha grossa) dos indivíduos de Pseudechynolaena polystachia de R1 e R2.

9 TABELA 14 - Comparação das linhas de regressão das médias de alturas dos indivíduos de Pseudochinolaena polys

tachia de R1 e R2.

Linha	Dentre	g1	x ²	xy	y ²	C.Reg.	Desvios da Regressão		
							g1	SS	MS
1	R1	48	9.800,00	11.317,10	14.677,66	1,1548	47	1.608,60	34,2256
2	R2	48	9.800,00	13.110,66	20.144,72	1,3373	47	2.604,99	55,4253
3							94	4.213,59	44,8254
4	Agrupado, dentre(W)	96	19.600,00	24.427,76	34.822,38	1,2463	95	4.377,72	46,0812
5							1	164,12	164,1200
6	Entre (B)	1	0,00	0,00	4.053,47				
7	W + B	97	19.600,00	24.427,76	38.875,85		96	8.431,19	
8							1	4.053,47	4.053,4721

Comparação das variâncias residuais: $F = 55,4253/34,2256 = 1,1694$ (g.l. = 47,47) - não significativo

Comparação das inclinações: $F = 164,1200/44,8254 = 3,6614$ (g.l. = 1,94) - não significativo

Comparação das elevações: $F = 4.053,4721/46,0812 = 87,9637$ (g.l. = 1,95) *

* - significativo ao nível de 5%.

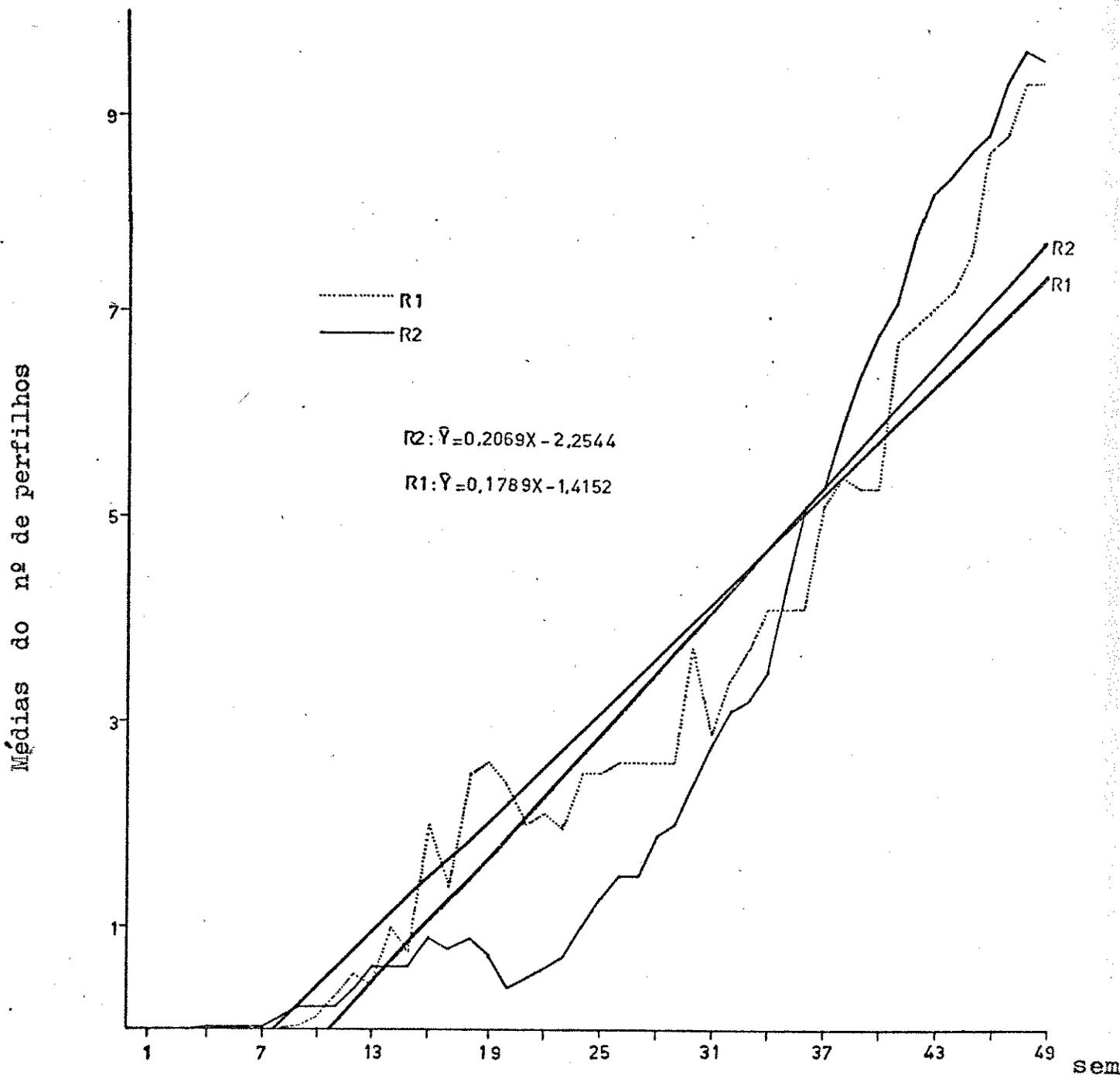


FIGURA 16 - Médias do número de perfilhos e correspondentes curvas de regressão (linha grossa), produzidos pelos indivíduos de Pseudechinolaena polystachia de R1 e R2.

TABELA 15 - Comparação das linhas de regressão das médias do número de perfilhos por indivíduo, de Pseude chinolaena polystachia, de R1 e R2.

Linha	Dentre	g1	$\sum x^2$	$\sum xy$	$\sum y^2$	C.Reg.	Desvios de Regressao		
							g1	SS	MS
1	R1	48	9.800,00	1.752,65	350,61	0,1789	47	37,17	0,7908
2	R2	48	9.800,00	2.024,38	495,25	0,2069	47	77,07	1,6398
3							94	114,24	1,2153
4	Agrupado, Dentre(W)	96	19.600,00	3.777,03	845,86	0,1927	95	118,00	1,2422
5				Diferença entre inclinações			1	3,77	3,7700
6	Entre (B)	1	0,00	0,00	0,46				
7	W + B	97	19.600,00	3.777,03	846,32		96	118,47	
8				Entre médias ajustadas			1	0,46	0,4600

Comparação das variâncias residuais : $F = 1,6398/0,7908 = 2,0736$ (g.l. = 47,47) - *

Comparação das inclinações: $F = 3,77/1,21 = 3,0997$ (g.l. = 1,94) - não significativo.

Comparação das elevações : $F = 0,4636/1,2422 = 0,7732$ (g.l. = 1,95) - não significativo.

* - diferença significativa ao nível de 5%.

TABELA 16 - Número de UD produzida por racemo, peso seco das partes reprodutiva (rep.) e vegetativa aérea (veg.) e radicular dos indivíduos de Sol de Cenchrus echinatus que produziram até três racemos (N = 129 indivíduos).

	Nº UD racemo	Peso seco (mg)			
		REP.	VEG.	RAIZ	TOT.
Total	$\frac{1.732}{135}$	53.271,97	100.946,21	26.785,53	180.964,43
Média	12,83	394,61	782,53	207,64	1.402,83
+ -	+ -	+ -	+ -	+ -	+ -
erro padrão	0,48	16,19	33,16	9,86	54,88

TABELA 17 - Número de UD produzida por racemo, peso seco das partes reprodutiva (rep.) e vegetativa aérea (veg.) e radicular dos indivíduos de RI de Cenchrus echinatus que produziram até três racemos (N = 66 indivíduos)

Nº UD racemo	Peso seco (mg)			
	REP.	VEG.	RAIZ	TOT.
Total	18.953,73	53.582,86	9.182,28	81.616,37
Média	270,77	811,86	139,13	1.236,61
±	±	±	±	±
erro padrão	18,85	69,50	8,37	89,37

TABELA 18 - Número de UD produzida por racemo, peso seco das partes reprodutiva (rep.) e vegetativa aérea (veg.) e radicular dos indivíduos de Sol de Cenchrus echinatus que produzi ram mais de três racemos (N = cinco indivíduos)

<u>Nº UD</u> racemo	REP.	VEG.	RAIZ	TOTAL
Total <u>701</u> 48	20.846,24	17.394,84	2.293,66	40.534,74
Média 14,60	434,30	3.478,97	458,73	8.146,70
\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
Erro padrão 0,91	25,35	847,04	66,76	2.067,99

TABELA 19 - Número de UD produzida por racemo, peso seco das partes reprodutiva (Rep.) e vegetativa aérea (veg.) e radicular dos indivíduos de RI de Cenchrus echinatus que produzi-ram mais de três racemos (N = treze indivíduos).

	$\frac{\text{N}^{\circ} \text{ UD}}{\text{racemo}}$	REP.	VEG.	RAIZ	TOTAL
Total	$\frac{3.586}{217}$	67.997,75	90.310,77	6.932,16	165.150,10
Média	16,53	313,35	6.946,98	533,24	12.703,85
\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
Erro padrão	0,45	11,97	1.109,80	60,21	2.250,88

TABELA 20 - Comparações das médias de número de UD por racemo, e do peso seco da parte reprodutiva dos indivíduos de Cenchrus echinatus, no Sol e em RI.

a) Nº de UD/racemo:

Ordem:

- 1) Sol c/até 3 racemos
- 2) RI c/até 3 racemos
- 3) Sol c/ + de 3 racemos
- 4) RI c/ + de 3 racemos

Ordem	\bar{Y}	n_i	12,83	12,90	14,60	16,53
1	12,83	135	...			
2	12,90	70	0,07	...		
3	14,60	48	1,77	1,70	
4	16,53	217	3,70*	3,63*	1,93

b) Peso seco da parte reprodutiva:

Ordem:

- 1) R₁ c/até 3 racemos
- 2) RI c/ + de 3 racemos
- 3) Sol c/ até 3 racemos
- 4) Sol c/ + de 3 racemos.

Ordem	\bar{Y}	n_i	270,77	313,35	394,61	434,30
1	270,77	70			
2	313,35	217	42,58		
3	394,61	135	123,84*	81,26*	
4	434,30	48	163,53*	120,95*	39,69

* - diferença significetiva ao nível de 5%.

- os valores dentro dos quadros representam as diferenças entre pares de médias.

TABELA 21 - Peso seco das partes vegetativa aérea (veg.) e radicular, razão entre estes pesos e dos indivíduos de RI de Pseudechinolaena polystachia.
(N = 20 indivíduos)

VEG.	Peso seco (mg) RAIZ	TOT.	Razão (V/R)
Total	2.172,67	12.092,26	79,92
Média	108,63	604,61	3,99
±	±	±	±
erro padrão	16,03	142,24	0,52

TABELA 22 - Peso seco das partes vegetativa aérea (veg.) e radicular, razão entre estes pesos dos indivíduos de Pseudechinolaena polystachia em R2 (N = 53 indivíduos).

	VEG.	Peso seco (mg) RAIZ	TOT.	Razão (V/R)
Total	31.859,17	4.970,38	36.829,55	315,58
Média	601,12	93,78	694,90	5,95
+ -	+ -	+ -	+ -	+ -
erro padrão	81,92	7,52	88,49	0,48

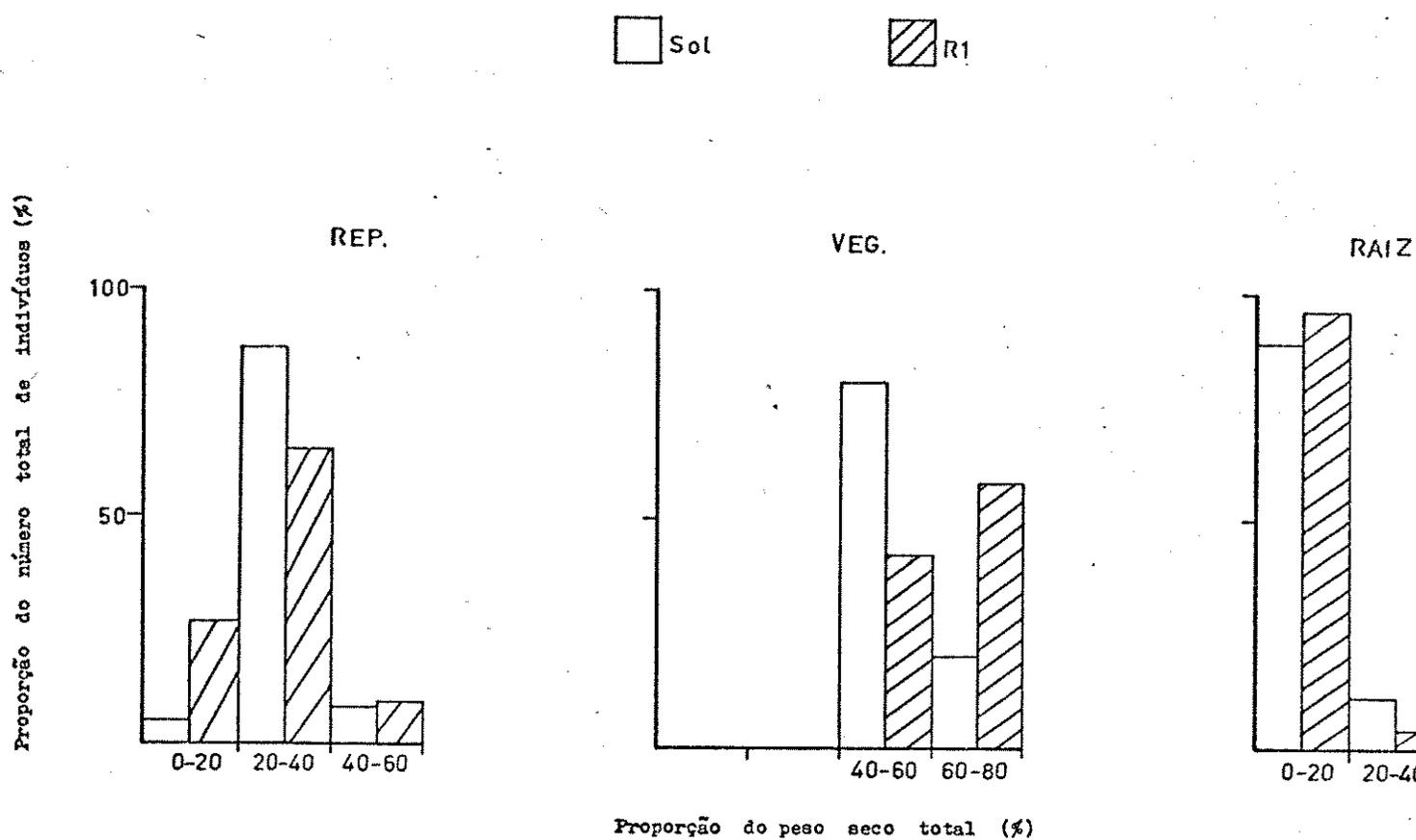


FIGURA 17 - Proporção do peso seco total alocada para as partes reproduti-
va (REP.), vegetativa aérea (VEG.) e radicular dos indivíduos
de Cenchrus echinatus de Sol e R1.

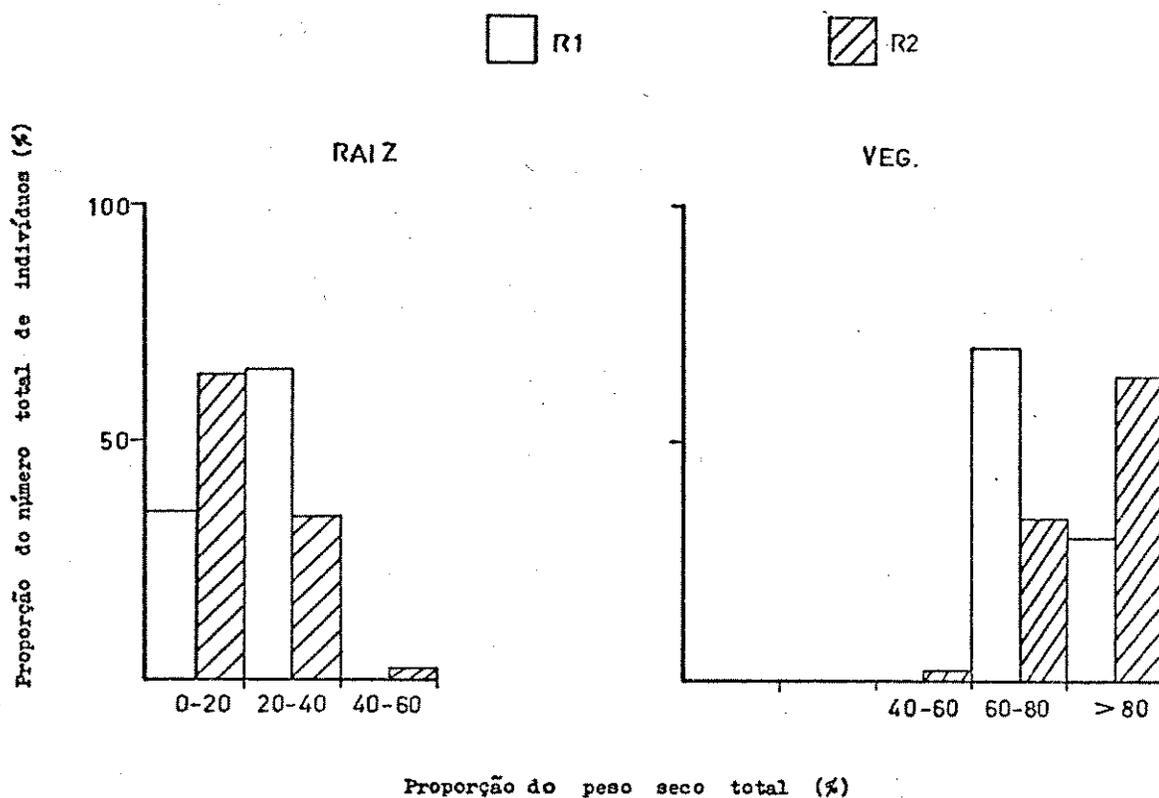


FIGURA 18 - Proportão do peso seco total alocada para as partes radicular e vegetativa aérea (VEG.) dos indivíduos de Pseudechinolaena polystachia de R1 e R2.

3.4. Medidas do ponto de compensação de CO₂

Os resultados obtidos são apresentados na Tabela 23, que mostra as médias de concentração de compensação de CO₂ para as espécies cujas folhas foram mantidas intactas, espécies com folhas destacadas e plântulas interiras.

TABELA 23 - Medidas de concentração de compensação de CO₂ de cinco espécies de gramíneas, utilizando-se folhas não destacadas - da planta, folhas destacadas (f. dest.) e plântulos inteiros.

Espécie	Ponto de compensação de CO ₂ ppm ($\mu\text{l.l}^{-1}$)
<u>Brachiaria</u> sp	10
<u>Brachiaria</u> sp - f.dest.	zero
<u>Cenchrus echinatus</u>	16a - 17
<u>Echinolaena inflexa</u>	170 - 180
<u>Echinolaena inflexa</u> -f.dest.	180
<u>Pseudechinolaena polystachia</u> plântula	93 - 97
<u>Setaria poiretiana</u> -plântula	25 - 30

a - dado obtido quando a cuba com água foi retirada.

4. DISCUSSÃO

4.1. Identificação da via fotossintética através da anatomia foliar

A grande maioria das espécies coletadas apresentou a via fotossintética C_4 e foi encontrada no sol. Este resultado sugere que espécies C_4 distribuem-se "preferencialmente" em habitats abertos, onde a intensidade luminosa é maior. Pela análise dos resultados observa-se a predominância de espécies que utilizam esta via fotossintética, naquelas formações vegetais mais abertas, como campo inundado, campos ruderais e campos de cultura e cerrado. Praticamente, quase todas as espécies C_4 de sol foram coletadas nestas formações.

As outras espécies de sol que utilizam esta rota fotossintética foram encontradas em mata pluvial e sub-tropical de altitude, com exceção de Digitaria insularis coletada em Mata Atlântica, e Setaria geniculata, em mata de planalto. Estas espécies são consideradas invasoras e foram encontradas em locais abertos e perturbados, ou em beira de estrada, e certamente não fazem parte da flora original destas formações. As duas espécies citadas acima são reconhecidas como ervas-daninhas (LORENZI, 1982). Assim, pode-se considerar que as plantas C_4 de sol que foram coletadas, são espécies de locais perturbados (campo ruderal, campos de cultura, beira de estradas), e de cerrado, onde também foram encontradas plantas invasoras.

As outras C_4 de Sol, Arundinella sp e

Hypoginium virgatum e Spartina brasiliensis, também são espécies de habitats abertos, que recebem intensa radiação luminosa.

Por outro lado, a maioria das espécies encontrada nos habitats sombreados apresentou a via C_3 , mostrando que tais espécies distribuem-se mais frequentemente nos locais onde a intensidade luminosa é menor. Estas espécies foram encontradas exclusivamente nas formações vegetais mais fechadas (interior de mata), como a mata Atlântica, mata de planalto e mata pluvial e sub-tropical de altitude.

As espécies C_3 de sombra encontradas no cerrado, foram coletadas, na verdade, em formação do tipo "cerradão", caracteristicamente mais fechado e sombreado. CHAZDON (1978) e MEINZER (1978) encontraram resultados semelhantes, mostrando que a proporção de gramíneas C_4 em locais abertos é maior que a de C_3 . Este padrão de distribuição de espécies de gramíneas C_3 e C_4 parece ser constante para a região tropical.

No geral encontrou-se três espécies C_3 de sol e sete C_4 de sombra. Estes resultados mostram que algumas espécies que possuem a via C_4 podem utilizar-se de intensidades luminosas menores, enquanto que algumas C_3 são capazes de utilizar eficientemente altas taxas de intensidade de luz.

Todas as C_4 de sombra foram coletadas em mata de planalto, com exceção de Paspalum sp₃, coletada tanto na Serra do Japi quanto no Cerrado. Apesar de terem sido encontradas em ambientes fechados, estavam sempre em locais onde a vegetação era menos densa, como a borda de mata ou

dentro de trilhas ou caminho de enxurradas, locais onde o sombreamento não era tão intenso. Estas espécies distribuem-se em locais onde há uma maior incidência de luz difusa.

Microstegium vimineum é um exemplo bem estudados de uma espécie C_4 adaptada à sombra. WINTER et al. (1982) comprovaram que a produção de matéria seca desta espécie de gramínea foi similar tanto a 18% quanto a 100% da luz solar total, e que ela é capaz de crescer mesmo a 5% da luz total. Os autores sugerem que as plantas C_4 não possuem, ao menos aparentemente, limitações para a adaptação a baixas intensidades luminosas.

Existem de fato poucos registros de gramíneas C_4 de habitats sombreados (PEARCY & EHLERINGER, 1984). Estes autores sugerem que a raridade de espécies C_4 em ambientes sombreados deve-se ao fato de que a via tenha evoluído apenas recentemente em ambientes quentes e secos, e não teve tempo suficiente para uma adaptação evolutiva em ambientes de sombra, a não ser em casos excepcionais.

Quanto às C_3 de sol, é interessante notar que duas delas foram encontradas em áreas onde o solo estava saturado com água. Hymenachne sp foi encontrada dentro d'água, em campo inundando e Panicum laxum dentro de córrego ou em local inundado, no cerrado e na mata de planalto. Esta espécie foi encontrada também, em beira de riacho da Serra do Japi, mas em um trecho bastante sombreado. Esta foi a única espécie encontrada tanto na sombra quanto no sol.

Alguns estudos têm mostrado que a proporção de espécies C_3 em ambientes úmidos é maior que a de C_4 . EICKMEIER (1978), verificou que a distribuição de espécies CAM, C_4 e C_3 segue um gradiente de diminuição da aridez,

no Parque Nacional de "Big Bend" no Texas (EUA). Dados semelhantes foram obtidos por TIESZEN et al. (1979) num gradiente altitudinal no Quênia. Também foi verificado que há uma substituição de Gramíneas C_4 por C_3 com o aumento da umidade, na Serra dos Carajás (PA) (CARLOS JOLY, com. pess.).

Na verdade, a performance e distribuição de espécies C_3 e C_4 dependem da relação de diversas variáveis ambientais (como por exemplo, temperatura, disponibilidade de água e textura do solo, intensidade de luz), e não da ação exclusiva de uma, apenas (ARCHER, 1984).

Das espécies estudadas, verifica-se que com exceção de Panicum, todos os outros gêneros são exclusivos, isto é, ou não C_3 ou são C_4 . A Tabela 24 apresenta os gêneros das espécies coletadas, agrupadas em sub-famílias e tribos. A via fotossintética que acompanha cada gênero foi extraída de Burman e Filgueiras (no prelo), baseados na literatura. Pela comparação de dados, observa-se que a identificação da rota fotossintética dos gêneros estudados, concorda com as identificações destes autores. Apenas as vias de Chusquea, Merostachys, Streptochaeta e Pseudechinolaena não são apresentadas naquele trabalho.

O gênero Panicum foi o único que apresentou espécies com ambas as vias. Já é conhecida a existência de vários gêneros, de diversas famílias de Angiospermas, que possuem tanto espécies C_3 quanto C_4 (DOWNTON, 1975; MOSS et al., 1969; TEERI, 1982). No caso de Panicum, o sub-gênero Dicanthelium é C_3 , enquanto que Paurochetium é C_4 . Eupanicum possui espécies C_3 e C_4 (SMITH & BROWN, 1973). Segundo MOSS et al., (1969), a existência de espécies C_3 e C_4 num único gênero, mesmo que em sub-gêneros diferentes, indica

TABELA 24. Apresentação dos gêneros das espécies coletadas, agrupados - em sub-famílias e tribos. A identificação da rota fotossintética que acompanha cada um, foi extraída de Burman e Filgueiras (no prelo - * indica caminho fotossintético desconhecido por estes autores).

Os dados entre parênteses indicam a via fotossintética dos gêneros, segundo o presente estudo.

Sub-família Aristidoideae

tribo Aristideae

Aristida - C₄ - (C₄)

Sub-família Bambusoideae

tribo Bambuseae

Chusquea - * - (C₃)

Merostachys - * - (C₃)

tribo Olyreae

Olyra - C₃ - (C₃)

tribo Phareae

Pharus - C₃ - (C₃)

tribo Streptochaeteae

Streptochaeta - * - (C₃)

Sub-família Eragrostoideae

tribo Chlorideae

Chloris - C₄ - (C₄)

Gymnopogon - C₄ - (C₄)

Spartina - C₄ - (C₄)

tribo Eragrosteae

Eragrostis - C₄ - (C₄)

Sporobolus - C₄ - (C₄)

Sub-família Panicoideae

tribo Andropogoneae -

Andropogon - C₄ - (C₄)

Erianthus - C₄ - (C₄)

Hyparrhenia - C₄ - (C₄)

Hypogynium - C₄ - (C₄)

Rhytachne - C₄ - (C₄)

tribo Arundinellae

Arundinella - C₄ - (C₄)

Tristachya - C₄ - (C₄)

tribo Melinidae

Melinis - C₄ - (C₄)

Rhynchelitrum - C₄ - (C₄)

tribo Paniceae

Acroceras - C₃ - (C₃)

Axonopus - C₄ - (C₄)

Brachiaria - C₄ - (C₄)

Cenchrus - C₄ - (C₄)

Digitaria - C₄ - (C₄)

Echinoalaena - C₃ - (C₃)

Hymenachne - C₃ - (C₃)

Ichnanthus - C₃ - (C₃)

Lasiacis - C₃ - (C₃)

Leptocoryphium - C₄ - (C₄)

Oplismenus - C₃ - (C₃)

Paspalum - C₄ - (C₄)

Pennisetum - C₄ - (C₄)

Pseudechinoalaena - * - (C₃)

Setaria - C₄ - (C₄)

Panicum - C₃ e C₄ - (C₃ e C₄)

que estes grupos devam ser considerados como taxa distintos, uma vez que eles podem não estar relacionados geneticamente.

Quanto às sub-famílias, Bambusoideae aparece como C_3 . Sabe-se que todas as espécies estudadas deste grupo apresentam características C_3 e, possivelmente todas suas espécies utilizam-se desta rota fotossintética (WALLER & LEWIS, 1979). Os resultados obtidos neste estudo confirmam esta suposição. As sub-famílias Aristidoideae e Eragrostoideae apresentaram a rota C_4 , enquanto que Panicoideae as duas vias. Dentro desta sub-família, apenas a tribo Paniceae apresentou gêneros com as duas rotas fotossintéticas. WALLER & LEWIS (1979) adremitam que a presença de algumas espécies C_3 nesta sub-família indica, apenas, a necessidade de uma reclassificação taxonômica do grupo, ao invés de existência de mais de uma via dentro de um mesmo taxum.

O conhecimento da via fotossintética utilizada por determinada planta ou grupo de plantas pode ser um importante instrumento para a taxonomia vegetal. RAGHAVENDRA & DAS (1976) propõe que a ocorrência da via C_4 possa ser utilizada para solucionar controvérsias sobre a posição sistemática de gêneros como Aristida e Eragrostis. O gênero Uniola foi transferido da sub-família Eragrostoideae para Oryzoideae, baseado na rota fotossintética utilizada pelo grupo (SMITH & BROWN, 1973).

Geralmente, as espécies que utilizam a via fotossintética C_4 , apresentam anatomia Kranz. No entanto, nem todas as plantas que apresentam a estrutura anatômica Kranz, utilizam a via C_4 . Panicum milioides foi identificada como intermediária C_3 - C_4 , e possui anatomia C_4 (KANAI & KASHIWAGI, 1975). HATTERSLEY et al. (1982) verificaram que

Neurachne lanigera (Poaceae), não pode ser identificada como C_3 ou C_4 baseado apenas em aspectos anatômicos. Assim, a identificação da rota fotossintética pela anatomia foliar pode levar a classificações errôneas. A identificação conclusiva da via nestes casos, pode ser obtida através de outros tipos de medições (como por exemplo, o ponto de compensação de CO_2 e discriminação isotópica de carbono).

4.2. Experimento de germinação em laboratório

Os resultados de C. echinatus não mostram a existência de qualquer padrão quanto ao tempo de estocagem e tratamento. Estes dados são bastante diversos daqueles obtidos anteriormente (KLINK, 1984) que mostraram a existência de efeito de estocagem e de tratamento na germinação de UD de C. echinatus. Alguns destes resultados são mostrados na Fig. 5, que compara dois lotes de material recém coletado em épocas diferentes do ano. Se estes dados são comparados com aqueles do material recente das Fig. 3 e 4 (abril de 1984) observa-se novamente a existência de grandes diferenças nas germinações de UD coletadas em diferentes épocas do ano. O material de agosto de 1983 apresentou uma germinação de 5% na luz e 1% no escuro, o de janeiro de 1984, 56% na luz e 84% no escuro, e o de abril de 1984, 19% na luz e 35% no escuro. Os resultados indicam a existência de diferenças na capacidade germinativa de C. echinatus durante o transcorrer do ano. O fato de algumas UD não apresentarem cariopses provavelmente não é o responsável pelas diferenças, uma vez que as unidades foram escolhidas aleatoriamente para a realização dos testes.

permum hispidum (Compositae) apresenta ciclos marcantes na germinação de sementes, com picos deslocados para certas épocas do ano, independente de quando as sementes tenham sido produzidas. Nos outros períodos do ano, a capacidade germinativa diminui, mesmo que sob condições favoráveis. Estas diferenças estariam ligadas a fatores externos (luz e temperatura), e internos (diferença na dureza e permeabilidade do invólucro dos aquênios). Os períodos de pico representam um mecanismo que permitiria a germinação em períodos de baixa competição, melhorando o uso dos recursos disponíveis. Os períodos de baixa germinação garantiriam a manutenção da espécie, caso ocorressem mudanças ambientais.

O estudo realizado com C. echinatus neste trabalho não foi tão extenso mas as diferenças obtidas sugerem que mecanismos semelhantes possam estar ocorrendo nesta espécie. De qualquer modo, um número maior de repetições deve ser realizado para que isto possa ser comprovado.

O fato das UD de Pseudechinolaena não germinarem no escuro, não parece ser devido a existência de fotoblastismo, pois experimentos preliminares realizados com cariopses livres, mostraram uma alta germinação tanto na luz quanto no escuro (mais de 90% em ambos). A inexistência de cariopses nas UD também não deve ter sido responsável. Apenas 15% do total não apresentavam frutos, ou eles estavam mal-formados.

É possível que a associação de mais de um fator tenha influenciado na germinação. Talvez a ausência de luz associada ao impedimento mecânico da extrusão da radícula, causado pela dureza das estruturas que envolvem a cariopse, possam ter influído na germinação no escuro.

4.3. Efeito da variação da intensidade luminosa no crescimento de uma espécie C₃ e uma C₄

4.3.1. Considerações gerais

As duas espécies apresentar estratégias distintas quanto ao comportamento germinativo nos caixotes. Cenchrus teve uma germinação que se estendeu por várias semanas, enquanto que as UD de Pseudochinolaena germinaram apenas nas primeiras semanas. O prolongamento da germinação de C. echinatus em R2 deveu-se provavelmente ao fato de que os caixotes neste ambiente retinham mais umidade que os das outras condições, pois a luz incidente ao nível do solo era baixa, o que evitava a dessecação da terra. Isto permitiu que alguns indivíduos germinassem mais tardiamente. Esta suposição é confirmada pelo fato de que os picos de germinação ocorrem sempre após a incidência de chuvas. Assim, mesmo regando-se os caixotes constantemente, R1 e Sol não conseguiram reter a mesma quantidade que R2.

As diferenças em Pseudechinolaena foram menos marcantes. Dois indivíduos em R2 germinaram tardiamente, o que deslocou a média deste ambiente para cima. No entanto, todos os indivíduos de Sol e R1 germinaram até a 9.^a semana e praticamente todos de R2, até a 10.^a. Isto mostra que esta espécie apresentou um comportamento germinativo semelhante para os três ambientes.

As estratégias apresentadas pelas duas espécies podem estar relacionadas ao tipo de ambiente em que vivem. Pseudechinolaena foi encontrada da Serra do Japi em local sombreado e úmido, na beira de estrada que sofre pouca perturbação, ou seja, condições em que a espécie "não precisa" man-

ter um banco de sementes de reserva, para assegurar-se contra modificações bruscas do ambiente. Cenchrus, ao contrário, apresentou uma estratégia de manter um estoque de sementes para assegurar a manutenção das populações, contra possíveis condições adversas. De fato, esta espécie é uma planta invasora, característica de campos de cultura e terrenos baldios que sofrem perturbações constantes (PACHECO, 1981).

O maior número de mortes causadas por herbívoros foi de indivíduos de Cenchrus echinatus. Parece ter havido uma preferência dos herbívoros por esta espécie, uma vez que ambas estavam disponíveis. CASWELL et al. (1973) propuseram que plantas C_4 seriam inferiores à C_3 como fonte alimentar para herbívoros e seriam, então evitadas por eles. Os autores observavam uma grande quantidade de dados da literatura, e mostraram que plantas C_4 são menos atacadas que as C_3 , principalmente por insetos. Os padrões de preferência observados, seriam devidos a uma série de diferenças fisiológicas, anatômicas e nutricionais, entre as plantas.

BOUTTON et al. (1978), ao contrário, demonstraram que apesar de haver uma tendência para uma maior utilização de espécies C_3 por herbívoros, não há diferença na utilização de plantas C_3 e C_4 , como proposto por CASWELL et al. (1973).

As idéias sobre este extensivo assunto são muito controversas, mas bastante interessantes, uma vez que a ação de herbívoros pode influir na estrutura e composição de comunidades de plantas C_3 e C_4 de uma dada área, e consequentemente na composição da própria comunidade de herbívoros (BOUTTON et al. 1978).

A maior mortalidade de Pseudechinolaena,

ocorreu entre as plantas de Sol. Apenas dois indivíduos so breviveram até o final do experimento. Esta espécie é carac terística de ambientes sombreados, e provavelmente esta al ta mortalidade deveu-se a alta incidência de raios solares recebidas pelas plantas. Este fato é comum entre as espécies de sombra, quando submetidas à luz solar direta (BERRY, 1975).

É importante mencionar que quase a me tade das plantas de Pseudechinolaena germinadas em R1 tive ram que ser desconsideradas, pois lançaram muitos perfi lhos, o que resultou num entrelaçamento muito grande de seus ramos, ficando impossível a "individualização" de cada um.

Os resultados de idade dos indivíduos fo ram semelhantes aos obtidos por (PACHECO, 1981), que mostrou que C. echinatus tem um ciclo biológico de 120 a 210 dias. Os valores para início do florescimento obtidos por esta autora foram ligeiramente inferiores: 60 a 150 dias após a semeadu ra. Uma vez que a idade foi considerada como o período entre a germinação e a retirada do indivíduo para pesagem, quando suas UD estivessem maduras, e como os indivíduos de Sol e R1 gastaram em média o mesmo tempo para o florescimento, con clui-se que o amadurecimento dos frutos foi retardado. Estes dados são reforçados pelos resultados de R2. O pequeno nú mero de plantas que floresceu neste ambiente, indica que o efeito do extremo sombreamento impediu que elas atingissem a fase reprodutiva. O tempo médio de florescimento e a idade dos poucos indivíduos que produziram flores neste ambiente, foi bastante superior aos resultados de Sol e R1.

4.3.2. Medidas de altura e número de perfilhos.

Como mostrado anteriormente pelas curvas de crescimento e pelas linhas de regressão, os indivíduos de Cenchrus echinatus foram mais altos em R1 que no Sol. Entretanto, a única diferença significativa encontrada foi entre as elevações das curvas de regressão. Isto indica que a altura inicial das plântulas não influi nas alturas posteriores dos indivíduos.

Uma vez que as médias de alturas das plantas destes ambientes não foram significativamente diferentes, a modificação havida nas plantas do ambiente sombreado indica que ocorreu uma resposta de plasticidade fenotípica neste indivíduos, que expandiram ramos e folhas. Este aumento no tamanho parece indicar um maior investimento destes indivíduos no aumento da área fotossinteticamente ativa.

CORRÊ (1984) observou resultados semelhantes. Ele verificou que plantas de sol apresentaram alturas máximas quando crescendo sob maiores ou as segunda-maiores intensidades luminosas (cerca de 30% da intensidade máxima utilizada pelo autor).

Os indivíduos de C. echinatus em R2 sofreram drástica redução do crescimento. As plantas que não floresceram apresentaram um desenvolvimento bastante reduzido, que nunca passou da fase de 3 a 4 folhas. Os indivíduos que floresceram tiveram um desenvolvimento maior, mas eram menos ramificados que os de Sol e R1. A altura das plantas de R2 foi superior a dos outros dois ambientes, nas primeiras semanas de crescimento, mas logo foi superada pelas plantas de R1 e Sol. Estes resultados indicam que durante o desenvolvimento inicial, as plantas de R2 mostraram capacidade de

crescimento semelhante às dos outros ambientes, mas foram incapazes de manter a mesma taxa de crescimento. As baixas intensidades luminosas estimulam o alongamento de caules e ramos, mas também retardam o suprimento de assimilados da fotossíntese, levando a um menor crescimento da planta (CORRÊ, 1984). Este autor efetuou uma série de estudos com espécies de sombra e sol e concluiu que as taxas de crescimento relativo e as adaptações morfogenéticas que ocorrem na fase juvenil das plantas, sob baixas intensidades luminosas, são bastante similares em espécies de sombra e sol. Ele concluiu que o tipo de resposta apresentada nesta fase de crescimento não explica porque espécies de sombra e sol ocorrem em habitats diferentes.

É razoável supor, portanto, que o mesmo tipo de comportamento ocorra em plantas de uma mesma espécie, crescendo sob diferentes regimes de intensidade luminosa. Este parece ser o caso de C. echinatus. Segundo BOARDMAN (1977) as características fotossintéticas de muitas espécies de plantas, tanto C_3 quanto C_4 , são influenciadas pela intensidade de luz em que crescem.

Atriplex patula (Chenopodiaceae), uma espécie C_4 de sol, apresentou diferenças marcantes na taxa de absorção de CO_2 , quando submetidas a várias intensidades luminosas. As plantas cultivadas sob baixa luz tiveram uma taxa fotossintética semelhante à espécies de sombra, cerca de $3 \text{ moles } CO_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$, enquanto que plantas cultivadas sob altas intensidades atingiram $20 \text{ moles } CO_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ (BJORKMAN et al., 1972; apud BOARDMAN, 1977).

A espécie de sombra utilizada neste estudo, Pseudechinolaena polystachia, acusou um maior cres

cimento em altura na condição mais sombreada. No entanto, a análise de covariância indicou que apenas as elevações das linhas de regressão foram significativamente diferentes. Isto indica que a altura inicial das plantas era diferente nos dois ambientes, o que parece não ter influído nas alturas finais. A produção de perfilhos também não foi significativamente distinta, entre R1 e R2. A única diferença obtida entre a comparação das curvas de regressão foi com respeito a variância residual. Isto significa apenas que a distribuição dos valores ao redor da linha de regressão de um dos ambientes variou mais que a outra.

Mesmo não tendo apresentado diferenças significativas no crescimento, ficou evidenciado que tanto Cenchrus echinatus quanto Pseudechinolaena polystachia apresentaram uma expansão de folhas e ramos nas condições mais sombreadas, indicando um maior investimento destas plantas em órgãos fotossintetizadores nos ambientes onde houve redução de luz. A diminuição de intensidade luminosa durante o crescimento afeta a morfologia foliar e estrutura do cloroplasto, além de uma série de passos da fotossíntese (BOARDMAN, 1977).

A pergunta que se coloca aqui é: quais são as causas destas diferenças? Ou, de acordo com BERRY (1975), estas características de plantas crescidas sob baixas intensidades de luz são resultados inevitáveis do crescimento nestas condições, ou elas refletem modificações que adaptam a folha a baixas intensidades luminosas? A resposta é dada pelo próprio autor.

Em geral, folhas de plantas desenvolvidas sob baixas intensidades luminosas, possuem a mesma quanti

dade de clorofila que as plantas de habitats abertos, mas uma menor quantidade de proteína solúvel. Sob baixa luz, não há modificações da natureza ou eficiência básica do mecanismo fotossintético. Entretanto, as capacidades relativas de diversos passos da fotossíntese variam (como por exemplo, a atividade de fixação de CO_2 ou o transporte eletrônico pelos fotossistemas). As evidências mostram que a limitação fotossintética sob baixas intensidades de luz não é devido à restrição de algum passo fotossintético particular, mas sim ao balanceamento de todos os processos da fotossíntese, que resultam numa otimização da atividade enzimática e aumento da eficiência.

A síntese e manutenção de proteínas requerem o gasto de energia e nutrientes que devem ser supridos pela fotossíntese, que é limitada sob estas condições ambientais. Este custo energético é importante para estas plantas, pois a taxa de crescimento é muito sensível à quantidade de nova "capacidade fotossintética" que possa ser produzida, por cada unidade de carbono ganho na fotossíntese. Assim espécies de sombra devem absorver mais luz para aumentar sua capacidade fotossintética e para isto têm que aumentar a área foliar. E isto é custoso para a planta (BERRY, 1975). Em outras palavras: plantas de sombra "devem" fazer economia de energia radiante disponível, e maximizar sua eficiência fotossintética.

A estratégia apresentada por plantas de sol é diferente. Elas não são limitadas pela luz, e podem utilizar-se de quantidades maiores de proteína por unidade de área foliar, e ainda suportar o custo adicional que advenha disto. Podem, também, modificar a estratégia quando a inten-

sidade de luz durante o crescimento é modificada (BERRY, 1975).

Fica evidenciado que as diferenças de alturas dos indivíduos de C. echinatus de Sol e R1, e as diferenças de alturas e do número de perfilhos dos indivíduos de P. polystachia em R1 e R2, foram devidos a uma estratégia de alocação de recursos para expansão de órgãos fotossintetizadores, nas condições mais sombreadas.

4.3.3. Medidas de peso seco

A distribuição de energia entre os processos de crescimento, reprodução e sobrevivência dos organismos vivos, têm sido considerada fundamental para a compreensão de sua história evolutiva. A alocação de biomassa para órgãos reprodutivos está relacionada com a fecundidade, e a distribuição para órgãos vegetativos com a sobrevivência e fecundidade futura (PRIMACK & ANTONOVICS, 1982, apud REIS, 1984).

Os resultados de peso seco juntamente com o de alturas, indicam que as plantas de C. echinatus apresentaram uma estratégia de aumentar o investimento de biomassa em órgãos fotossintetizadores no ambiente sombreado.

Nenhum padrão foi observado para as raízes. As diferenças mostram apenas que houve uma alocação de recursos significativamente maior para o sistema radicular das plantas com até três racemos no Sol, e uma indicação de que houve uma maior alocação para as raízes do grupo com mais de três racemos em R1.

As plantas que produziram até três racemos eram pouco ramificadas e morfológicamente semelhantes, tanto no Sol quanto em R1 (a despeito da coloração mais cla

ra das folhas e a maior altura das plantas deste último ambiente). Pode ter havido diferenças quanto à disponibilidade hídrica entre os caixotes dos dois ambientes, uma vez que uns estavam expostos a isolação direta, e outros cobertos por tela de "nylon". Apesar do constante molhamento, os caixotes de R1 retinham mais umidade que os de Sol.

A diferença de peso entre as raízes destes dois ambientes pode ser devida a um aumento na alocação de recursos para este órgão, estimulado por um déficit hídrico (mesmo que temporário), que levaria a um aumento de seu tamanho e conseqüentemente da superfície de contato com o solo. OZTURK et al. (1981) demonstraram haver aumento na extensão e no peso de raízes de espécies C_4 , submetidas a "stress" hídrico.

Para o grupo que produziu mais de três racemos, além da disponibilidade hídrica no solo as plantas precisavam de um sistema radicular mais desenvolvido para suportar o aumento do peso total do indivíduo. Tanto no Sol quanto em R1, as plantas foram mais ramificadas que as do primeiro grupo. Em R1 as plantas tiveram um peso 1,5 vezes maior que as de Sol. Logo, o aumento de peso das raízes deveu-se, possivelmente a uma expansão do sistema radicular para suportar o aumento de peso geral destas plantas.

A alocação de biomassa para a reprodução confirmam os resultados apresentados até aqui. A produção de UD/racemo foi bastante semelhante para os dois ambientes. As únicas diferenças foram entre os indivíduos com mais de três racemos de Sol, e indivíduos de até três racemos em R1 e no Sol. Os resultados mais significativos foram obtidos com a alocação de biomassa para a parte reprodutiva. Não houve

diferença entre médias entre grupos, tanto no Sol quanto em R1, mas a alocação de biomassa foi significativamente distinta entre ambiente, ou seja, houve uma maior distribuição de energia para a reprodução de Sol que em R1.

Deste modo, fica evidenciado que os indivíduos de Cenchrus echinatus apresentaram estratégia diferentes, quando crescendo sob diferentes regimes de intensidade luminosa. As plantas de Sol alocaram mais biomassa para órgãos reprodutivos que as de R1, que por sua vez, alocaram mais para a produção de órgãos fotossintetizadores (ramos e folhas), às expensas da reprodução.

Os dados de Pseudechinolaena polystachia, mostram que os indivíduos de R2 apresentaram uma razão vegetativo/raiz cerca de 1,5 vezes maior que os de R1. Este resultado comprova que houve maior alocação de recursos para ramos e folhas nos indivíduos de R2, que nos de R1. Esta diferença teve duas causas. As plantas do ambiente mais sombreado alocaram maior biomassa para a parte vegetativa aérea que para a parte radicular, e o inverso ocorreu no ambiente intermediário. Assim, esta espécie apresentou estratégia semelhante à anterior. As plantas do ambiente mais sombreado, alocaram maior biomassa para aumento da capacidade fotossintética, que as do ambiente menos sombreado.

Segundo BERRY (1975), GRIME (1979) e REIS (1984), a seleção natural leva à otimização da estratégia de alocação de recursos entre as atividades vegetativas e reprodutivas dos organismos vivos para maximizar sua adaptação genética. De acordo com GRIME (1979) quando a planta está submetida a um "stress" (ou seja, variações ambientais que limitam a taxa de produção de peso seco), é impor

tante que ela apresente uma rápida variação ambiental, de maneira a facilitar a captura de recursos. Em geral, isto é conseguido com o crescimento do caule, pecíolos, raízes e área foliar. No caso de sombreamento, há diminuição na produção de peso seco, retenção de derivados da fotossíntese nos ramos (às expensas das raízes), entrenós e pecíolos se alongam, e as folhas alargam-se e tornam-se mais finas. A capacidade de maximizar a produção de biomassa através da modificação fenotípica, é mais aparente em espécies de habitats abertos que em plantas de locais muito sombreados. Estas últimas apresentam um crescimento mais lento, e as respostas morfogenéticas são menos pronunciadas, que nas primeiras. Este é um atributo das plantas de sol, para aumentar sua capacidade de competir pela luz. A resposta de espécies de sombra, está mais ligada à sua sobrevivência a uma exposição mais prolongada às baixas intensidades luminosas. Elas maximizam a captura de luz e a produção de peso seco, nestas condições. De acordo com CORRÊ (1984), plantas de sol possuem uma estratégia mais competitiva, de evitar a sombra, enquanto que as plantas de sombra, possuem uma estratégia menos competitiva de tolerar este ambiente.

Se C. echinatus possui a capacidade de crescer e mesmo se reproduzir sob intensidades luminosas mais baixas, porquê, então ela não ocupa ambientes sombreados? A resposta a esta questão provavelmente está relacionada com a sua capacidade de competição nestes habitats. Segundo GRIME (1979), a habilidade competitiva de uma planta, depende de uma série de características: presença de órgãos de reserva, altura, taxa de crescimento, habilidade de responder a modificações do ambiente. BLACK (1971) e BLACK et al. (1969) su

geriram que além destes atributos, a habilidade competitiva depende, principalmente, de sua capacidade de assimilação de carbono e uso dos produtos da fotossíntese para aumento de tamanho e da área foliar. O principal argumento destes autores é que plantas que fixam gás carbônico a taxas mais elevadas e com maior rapidez, têm uma vantagem inicial quando competindo com plantas de capacidade fotossintética mais reduzida.

BASKIN & BASKIN (1978) contestam esta proposição, alegando que em geral a fotossíntese C_4 é menos importante que outros atributos das plantas, na determinação de seu crescimento e habilidade de competição. De fato, vários autores comprovaram que espécies C_3 são melhores competidoras que C_4 , quando crescendo em seus ambientes ótimos (BORYS LAWSKI & BENTLEY, 1985; CHRISTIE & DETLING, 1982; KEMP & WILLIAMS, 1980; PEARCY et al., 1981).

O fato de C. echinatus ter a capacidade de crescer em ambientes sombreados sugere fortemente que a ausência desta espécie nestes ambientes deva-se a sua exclusão competitiva por outras espécies, com maior habilidade de concorrer nestes locais. CORRÊ (1984) verificou que espécies de sombra sobrepujam as de sol, sob baixas intensidade luminosas. O maior gasto energético da fotossíntese C_4 (dois ATP a mais por CO_2 fixado que a rota C_3) parece conferir uma vantagem a espécies que utilizam esta via fotossintética em habitats sombreados (EHLERINGER & BJORKMAN, 1977), pois diminuiria sua eficiência, afetando seu crescimento.

Duas evidências reforçam a idéia de exclusão. MOONEY et al. (1974) comparam as flores de duas regiões desérticas da América (Chile e Califórnia) e verifica

ram que as espécies C_3 eram dominantes em todas as áreas, com exceção dos locais mais áridos, dominados por espécies CAM. A análise do crescimento indicou que as plantas CAM, possuíam a capacidade de crescer nas áreas mais mésicas do gradiente, mas à taxas inferiores que as C_3 . Os autores interpretaram que estas plantas foram excluídas destas áreas pela C_3 . Muitas espécies invasoras possuem a via fotossintética C_4 . A habilidade de ocupação de áreas abertas destas espécies, não deve ser confundido com sua habilidade de competir sobre outras condições ambientais. Uma grande proporção das comunidades clímax do globo, é composta predominantemente de espécies C_3 . Este fato por si só, sugere fortemente que a habilidade competitiva de espécies C_4 , são apropriadas apenas para um limitado conjunto de condições ambientais (TEERI, 1979).

Para ARCHER (1984) e KEMP & WILLIAMS (1980), a via fotossintética é um dos principais meios pelos quais a sobreposição de nichos de plantas é minimizado, tanto no tempo quanto no espaço. A competição interespecífica pode ser reduzida, se as plantas estão distribuídas ao longo de gradientes ambientais, como o resultado das diferenças na fisiologia fotossintética.

No entanto, existe muita controvérsia sobre que a existência de diferenças na estrutura, fisiologia e comportamento de populações, seja o resultado do acaso ou da influência de interações competitivas durante a evolução (CODY, 1974, apud RICKLEFS, 1979). As diferenças entre espécies tanto podem representar o acúmulo de adaptações às condições ambientais em que elas vivem (que agem reduzindo a competição nos locais de sobreposição), quanto ter evoluído como um mecanismo para reduzir a competição (divergência de caracteres).

Aceitar a idéia de que divergência possa ocorrer, não é difícil, mas sua demonstração é inviável, pois o processo é muito lento (RICKLEFS, 1979).

4.4. Medidas do ponto de compensação de CO₂

Os resultados foram poucos consistentes pois foram medições de uma única amostra, obtida numa única folha de um único indivíduo. Entretanto, algumas considerações podem ser feitas. Echinolaena inflexa foi identificada como C₃, pela anatomia foliar. O valor do PC obtido foi considerado excessivamente alto quando comparado com dados presentes na literatura, que se situam entre 30 e 70 ppm (BLACK 1971; BAUER & MARTHA, 1981; JACKSON & VOLK, 1970; MOSS, 1971; TICHA & CATSKY, 1981). BAUER & MARTHA (1981) consideram que a enorme variabilidade de valores de PC de espécies C₃ encontradas na literatura, é o resultado do uso de métodos inadequados para a medição. Os valores de E. inflexa, foram considerados incertos e não indicativos para a espécie.

O PC de C. echinatus foi de 17 ppm coincidindo com valores de outras espécies C₄, que giram em torno de 0 a 20 ppm (BLACK, 1971; CHOLLET & OGREN, 1975; JACKSON & VOLK, 1970; MOSS, 1971; TICHA & CATSKY, 1981). Com a retirada da cuba de vidro tentou-se aumentar a luz incidente na folha, mas isto não diminuiu o valor, que foi de 16 ppm.

Resultados interessantes foram obtidos com as plântulas de Setaria poiretiana e Pseudechinolaena polystachia. A primeira é uma espécie C₄, e o PC obtido variou de 25 a 30 ppm, enquanto que para P. polystachia foi de 93 a 97 ppm. Ambos excederam os valores comumente encontrados para espécies C₃ e C₄, respectivamente. Provavelmente, isto

foi devido ao uso de folhas muito jovens, não totalmente desenvolvidas. De qualquer forma, eles podem ser indicativos dos valores de PC das espécies, confirmando a identificação da rota obtida pela anatomia.

Brachiaria sp apresentou um valor de 10 ppm para folha intacta e zero para destacada, indicando tratar-se de uma planta C_4 . Várias medições foram realizadas com folha destacada desta espécie e todas alcançaram os mesmos resultados, sugerindo que o uso de folhas destacadas é viável para este tipo de medição. Mantendo-se as condições normais da folha (potencial hídrico e aparelho fotossintético não injuriado), este procedimento facilita análises de PC uma vez que as espécies poderiam ser coletadas no campo e analisadas no laboratório.

5. CONCLUSÕES

I) A anatomia foliar mostrou ser uma técnica útil na identificação da via fotossintética. É um método rápido e simples que permite estudos desta natureza. A confecção de listas de plantas C_3 e C_4 é importante para diversas áreas da Ecologia Vegetal: em estudos de espécies invasoras, uma vez que uma grande proporção das ervas daninhas é constituída de espécies C_4 (ELMORE & PAUL, 1983); em estudos da estrutura e dinâmica de comunidades e ecossistemas. A melhor compreensão do funcionamento dos sistemas naturais levaria a decisões mais sensatas e prudentes quanto ao manejo e utilização de recursos naturais (WILLER & LEWIS, 1979); a lista de espécies apresentadas na Tabela 8, vem complementar outras já existentes (DOWNTON, 1971, 1975; ELMORE & PAUL, 1983: OLI

VEIRA et al., 1973; WILLER & LEWIS, 1979), e ampliar o conhecimento sobre espécies de gramíneas nativas do Brasil.

II) As taxas de crescimento relativo fornecem informações quanto à velocidade de ganho de biomassa pelas plantas, mas não permitem a visualização do crescimento real, por um período longo de tempo. O estudo apresentado aqui tem a vantagem de demonstrar este crescimento. Os padrões de alocação de biomassa entre os diversos órgãos das plantas determinam, em último caso o efeito do ganho fotossintético no crescimento, e podem elucidar a baixa correlação entre as medidas instantâneas de taxas fotossintéticas e o crescimento a longo prazo (McGRAW & WULFF, 1983).

III) As duas espécies utilizadas no experimento apresentarem estratégias distintas quando crescendo em seus respectivos ambientes ótimos. Cenchrus echinatus investiu mais biomassa na reprodução, enquanto Pseudechinolaena polystachia investiu na produção de folhas e ramos. Esta última não sobrevive no Sol, enquanto que a primeira foi capaz de crescer e se reproduzir na sombra. A ausência de C. echinatus em habitats sombreados, parece ser devido à exclusão competitiva.

IV) Uma vez que os mecanismos fisiológicos e bioquímicos da fotossíntese C_3 e C_4 já são razoavelmente compreendidos, cabe agora verificar o grau de influência destes mecanismos, especialmente a fotossíntese C_4 , na distribuição e abundância das espécies vegetais, nos diferentes ecossistemas terrestres. O estudo da fotossíntese engloba diversos níveis de organização biológica, com o envolvimento de vários campos de pesqui

sa da Biologia, especialmente a Ecologia (BJORKMAN, 1971). É esta peculiaridade que o faz mais fascinante.

6. RESUMO

Os objetivos do projeto foram: 1) identificar a via fotossintética de espécies de Gramíneas de diferentes formações vegetais do Estado de São Paulo e do Distrito Federal; 2) Acompanhar o efeito da variação da intensidade de luz no crescimento e na alocação de biomassa de uma espécie C_3 e uma C_4 .

A identificação da via fotossintética foi feita através da anatomia foliar e do ponto de compensação de CO_2 . O efeito da variação da intensidade luminosa foi estudado em Cenchrus echinatus, C_4 de sol e Pseudechinoleana polystachia, C_3 de sombra. Unidades de dispersão destas espécies foram semeadas em três regimes de intensidade de luz: sol; sombra e sombra intensa, e seu crescimento acompanhado por um ano. Foi montado um experimento para acompanhar a germinação de unidades de dispersão destas duas espécies em laboratório.

A identificação da rota fotossintética pela anatomia revelou que 55 espécies apresentaram a via C_4 (sendo 48 de sol e sete de sombra), e 23 apresentaram a via C_3 (sendo três de sol e 20 de sombra). Este resultado indica que a abundância de espécies C_4 em habitats abertos é maior que a de espécies C_3 . A identificação da via pelo ponto de compensação foi conclusivo apenas para Brachiaria sp, que possui a via C_4 (0 - 10 ppm de concentração de compensação).

As espécies utilizadas no experimento de variação de intensidade de luz apresentaram estratégias distintas quando crescendo em seus respectivos ambientes ótimos. C. echinatus investiu mais biomassa na reprodução, enquanto que P. polystachia investiu na produção de folhas e ramos. Esta última espécie não sobreviveu no sol, enquanto que a primeira foi capaz de crescer e se reproduzir na sombra. Sugere-se que a ausência de C. echinatus em ambientes sombreados seja devido à exclusão competitiva.

7. SUMMARY

The objectives of the project were:

1) Identify the photosynthetic pathway used by Gramineae species from different vegetal formations of São Paulo State and the Federal District; 2) Observe the light intensity variation effect on the growth and biomass allocation of one C_3 and C_4 species.

The photosynthetic pathway was identified using foliar anatomy the CO_2 compensation point. The light intensity variation effect was studied in the C_4 sun species Cenchrus echinatus and C_3 shade species Pseudechinolaena polystachia. Dispersion unities of these species were sown in there different light intensity conditions: sun, shade and intense shade. Their growth was accompanied during one year. A laboratory experiment was set up to allow the observation of the dispersion unities germination.

The photosynthetic pathway anatomical identification revealed 55 species using the C_4 pathway (of which 48 were sun species and 7 shade species) and 23 spe

cies using the C_3 pathway (3 sun species and 20 shade species). This result indicates that the C_4 species are more abundant in open habitats than C_3 species. The results of the photosynthetic pathway identification using the CO_2 compensation point was definitive only for Brachiaria sp, a C_4 species (0 - 10 ppm concentration of compensation).

The species employed in the light intensity variation experiment showed distinct strategies when growing in their optimal environments. C. echinatus allocated more biomass to reproduction, while P. polystachia allocated more biomass to product leaves and stems. The latter species didn't survive in the sun, while the former was able to grow and reproduce in the shade. It's suggested that the C. echinatus absence in shade habitats may be due competitive exclusion.

8. REFERÊNCIAS CITADAS

- ARCHER, S., 1984. The distribution of photosynthetic pathway types on a mixed-grass prairie hillside. The American Midland Naturalist, 111 (1): 138-42
- BASKIN, J.M. & BASKIN, CAROL C., 1977. Productivity of C₃ and C₄ plant species. Annals of the Association of American Geographers, 67(4): 639-40.
- BASKIN, J.M. & BASKIN, CAROL C., 1978. A discussion of the growth and competitive ability of C₃ and C₄ plants. Castanea, 43(2):71-5
- BASKIN, J.M. & BASKIN, CAROL C., 1981. Photosynthetic pathways indicated by leaf anatomy in 14 summer annuals of Cedar Glades. Photosynthetica, 15(2): 205-9.
- BAUER, H. & MARTHA, P., 1981. The CO₂ compensation point of C₃ plants-a re-examination. 1. Interspecific variability. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie, 103: 445-50.
- BERRY, J.A., 1975. Adaptation of photosynthetic process to stress. Science, 188: 644-50.
- BJORKMAN, O., 1971. Comparative photosynthetic CO₂ exchange in higher plants. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B., Slatyer, R.O., eds. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc., New York p.18-32.

- BJORKMAN, O., 1975. Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting thermal environments. thermal stability of the photosynthetic apparatus in intact leaves. Carnegie Institution Year Book, 74, 748-51.
- BJORKMAN, O., 1976. Adaptive and genetic aspects of C₄ photosynthesis. In: Burris, R.H. and Black, C.C., eds. CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore. p.287-309
- BJORKMAN, O., 1981. The response of photosynthesis to temperature. In: Grace, J., Ford, E.D., Jarvis, P.G., eds. Plants and their atmospheric environment. 21st Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications, London. p.273-302.
- BJORKMAN, O. & BERRY, J., 1973. High-efficiency photosynthesis. Scientific American, 229(4): 80-93.
- BJORKMAN, O., MAHALL, B., NOBS, M., WARD, W. NICHOLSON, F. and MOONEY, H., 1974. Growth responses of plants from habitats with contrasting thermal environments: an analysis of the temperature dependence of growth under controlled conditions. Carnegie Institution Year Book, 73: 757-67
- BJORKMAN, O., MOONEY, H.A., EHLERINGER, J., 1975. Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting thermal environments: comparison of photosynthetic characteristics of intact plants. Carnegie Institution Year Book, 74: 743-8

- BJORKMAN, O., NOBS, M., PEARCY, R., BOYTON, J. and BERRY, J., 1971. Characteristics of hybrids between C₃ and C₄ species of Atriplex. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B. and Slatyer, R.O., eds.. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc., New York. p.105-19.
- BLACK, C.C., 1971. Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. In: Cragg, J.B., ed.. Advances in Ecological Research, 7:87-114. Academic Press, New York.
- BALCK, C.C., 1973. Photosynthetic carbon fixation in relation to net CO₂ uptake. Annual Review of Plant Physiology, 24:253-86.
- BLACK, C.C., CHEN, T.M., BROWN, E.H., 1969. Biochemical basis for plant competition. Weed Science, 17: 338-44.
- BOARDMAN, N.K., 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Review of Plant Physiology, 28: 355-70.
- BORYSLAWSKI, Z., BENTLEY, B.L. 1985. The effect of nitrogen and clipping on interference between C₃ and C₄ grasses. Journal of Ecology, 73(1): 113-22.
- BOUTTON, T.W., CAMERON, G.N., SMITH, B.N., 1978. Insect herbivory on C₃ and C₄ grasses. Oecologia (Berl.) 36(1): 21-32.
- BROWN, R.H., 1978. A difference in N use efficiency in C₃ and C₄ plants and its implication in adaptation and evolution. Crop Science, 18(1): 93-8.

- BROWN, R.H. & SIMMONS, R.E., 1979. Photosynthesis of grass species differing in CO₂ pathways. Water-use efficiency. Crop Science 19(3): 375-9.
- BROWN, W.V. & SMITH, B.N., 1972. Grass evolution, the Kranz syndrome, ¹³C/¹²C ratios, and Continental drift. Nature, 239: 345-6.
- BURMAN, A.G. & FILGUEIRAS, T.S.. "Conspectus Brasiliae Graminearum Generum". Blumea (noprolo).
- BYKOV, O.D., KOSHKIN, V.A., CATSKY, J., 1981. Carbon dioxide compensation concentration of C₃ and C₄ plants: dependence on temperature. Photosynthetica, 15(1): 114-21
- CASWELL, H., REED, F. STEPHENSON, S.N., WERNER, PATRICIA A., 1973. Photosynthetic pathways and selective herbivory: a hypothesis. The American Naturalist, 107(956): 465-80
- CHAZDON, R.L., 1978. Ecological aspects of the distribution of C₄ grasses in selected habitats of Costa Rica. Biotropica, 10(4): 265-69.
- CHOLLET, R., 1976. C₄ control of photorespiration: studies with isolated mesophyll cells and bundle sheath strands, In: Burris, R.H., Black, C.C., eds.. CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore. p.327-41
- COLLET, R. & OGREN, W.L., 1975. Regulation of photorespiration in C₃ and C₄ species. The Botanical Review, 41(2): 137-79.

- CHRISTIE, E.K. & DETLING, J.K., 1982. Analysis of interference between C_3 and C_4 grasses in relation to temperature and soil nitrogen supply. Ecology, 63(5): 1277-84
- COCKBURN, W., 1983. Stomatal mechanism as the basis of the evolution of CAM and C_4 photosynthesis. Plant, Cell and Environment, 6(4): 275-9.
- CORRÉ, W.J., 1984. Growth and morphogenesis of sun and shade plants. IV. Competition between sun and shade plants in different light environments. Acta Botanica Neerlandica, 33(1): 25-38.
- COWLING, R.M. 1983. The occurrence of C_3 and C_4 grasses in fynbos and allied shrublands in the South Eastern Cape, South Africa. Oecologia (Berl.), 58(1): 121-7.
- DOLINER, L.H. & JOLLIFFE, P.A., 1979. Ecological evidence concerning the adaptive significance of the C_4 dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. Oecologia (Berl.), 38(1): 23-34.
- DOWNTON, W.J.S., 1971. Check list of C_4 species. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B. and Slatyer, R.O., eds.. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc., New York. p.554-8.
- DOWNTON, W.J.S., 1975. The occurrence of C_4 photosynthesis among plants. Photosynthetica, 9(1): 96-105.
- EDWARDS, G. & WALKER, D., 1983. C_3 , C_4 Mechanisms, and environments regulation, of photosynthesis. Blackwell Scientific Publications, London. 542p.

- EHLERINGER, J.R., 1978. Implications of quantum yield differences on the distribution of C₃ and C₄ grasses. Oecologia (Berl.) 31(3): 255-67.
- EHLERINGER, J., & BJORKMAN, O. 1977. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants. Plant Physiology 59: 86-90
- EICKMEIER, W.G. 1978. Photosynthetic pathway distributions along an aridity gradient in Big Bend National Park, and implications for enhanced resource partitioning. Photosynthetica, 12(3): 290-7.
- ELMORE, C.D. & PAUL, R.N., 1983. Composite list of C₄ weeds. Weed Science, 31(5): 686-92
- EVANS, L.T., 1971. Evolutionary adaptative and environmental aspects of the photosynthetic pathway: assesment. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B., Slatyer, R.O., eds.. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc., New York. p.130-6.
- GRIME, J.P., 1979. Plant strategies & vegetation processes. John Wiley & Sons, Inc., New York. 222p.
- HARRISON, A.T. & MOONEY, H.A., 1972. Photosynthetic adaptation to high temperatures: a field study in Death Valley, California. Science, 175: 786-9.
- HATCH, M.D. 1971. Mechanism and function of the C₄ pathway of photosynthesis. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B., Slatyer, R.O., eds.. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons,

Inc., New York. p.139-52.

HATCH, M.D. 1976. The C_4 pathway of photosynthesis: mechanism and function. In: Burris, R.H. and Black, C.C., eds.. CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore. p.59-81.

HATTERSLEY, P.W., 1983. The distribution of C_3 and C_4 grasses in Australia in relation to climate. Oecologia (Berl.) 57(1-2): 113-28.

HATTERSLEY, P.W. & WATSON, LESLIE, 1975. Anatomical parameters for predicting photosynthetic pathway of grass leaves: the "maximum lateral cell count" and the maximal cells distant count". Phytomorphology, 25(3): 325-33.

HATTERSLEY, P.W., WATSON, L. & JOHNSTON, C.R., 1982. Remarkable leaf anatomical variation in Neurachne and its allies (Poaceae) in relation to C_3 and C_4 photosynthesis. Botanical Journal of the Linnean Society, 84: 265-72

JACKSON, W.A. & VOLK, R.J., 1970. Photorespiration. Annual Review Plant Physiology, 21: 385-433.

JOHNSON, C.E. & CALDAS, LINDA S., 1984. A simple and accurate method for infra-red gas analyser calibration. Journal of Experimental Botany, 35(156): 1083-4.

JOHNSON, C., FRANCO, A.C., CALDAS, LINDA S., 1983, Fotossíntese e resistência foliar em espécies nativas do cerrado: metodologia e resultados preliminares. Revista Brasileira de Botânica, 6(2):91-7

- KANAI, R., & KASHIWAGI, M., 1975. Panicum milioides, a Gramineae plant having Kranz anatomy without C_4 photosynthesis. Plant and Cell Physiology, 16: 669-80
- KEMP, P.R. & WILLIAMS III, G.J., 1980. A physiological basis for niche separation between Agropyron smithii (C_3) and Bouteloua gracilis (C_4). Ecology, 61(4): 846-58.
- KENNEDY, R.A. & LAETSCH, W.M., 1974. A plant species intermediate in C_3/C_4 -type photosynthesis. Science, 184: 1087-9
- KLINK, C.A., 1984. Aspectos da germinação de algumas espécies de Gramineae. Supl. de Ciência e Cultura, 36(7): 621.
- KRANS, J.V., BEARD, J.B. & WILKINSON, J.F., 1979. Classification of C_3 and C_4 turfgrass species based on CO_2 compensation concentration and leaf anatomy (Report). HortScience, 14(2): 183-5.
- LAETSCH, W.M., 1974. The C_4 syndrome: a structural analysis. Annual Review of Plant Physiology, 25: 27-52
- LONG, S.P., INCOLL, L.D. & WOOLHOUSE, H.D., 1975. C_4 photosynthesis in plants from cool temperate regions with particular reference to Spartina townsendii. Nature, 257(5527): 622-4.
- LORENZI, H., 1982. Plantas daninhas do Brasil. Edição do autor, Nova Odessa, SP. 425p.
- MAGALHÃES, A.C.N., 1979. Fotossíntese. In: Ferri, M.G., ed Fisiologia Vegetal I. EDUSP, São Paulo. p.117-63.

- McGRAW, J.B. & WULFF, R.D., 1983. The study of plant growth: a link between the physiological ecology and population biology of plants. Journal of Theoretical Biology, 103(1): 21-8
- MEINZER, F.C., 1978. Observaciones sobre la distribución taxonómica y ecológica de la fotosíntesis C₄ en la vegetación del noroeste de Centroamérica. Revista de Biología Tropical, 26(2): 359-69.
- MOONEY, H.A. & GULMON, S.L., 1979. Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. In: Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B. and Raven, P.H., eds.. Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York. p. 316-337.
- MOONEY, H.A., TROUGHTON, J.H. & BERRY, J.A., 1974. Arid climates and photosynthetic systems. Carnegie Institution Year Book, 73: 793-805
- MOORE, P.D., 1978. When C₄ plants do best. Nature, 272(5652):400-1.
- MOORE, P.D., 1979. Ecology of photosynthesis. Nature, 280(5719) 193-4.
- MOSS, D.N., 1971. Carbon dioxide compensation in plants with C₄ characteristics. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B. and Slatyer, R.O., eds.. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc., New York, p.120-3

- MOSS, D.N., KRENZER Jr., E.G. & BRUN, W.A., 1969. Carbon dioxide compensation points in related plant species. Science, 164: 187-8.
- ODE, D.J., TIESZEN, L.L. & LERMAN, J.C., 1980. The seasonal contribution of C_3 and C_4 plant species to primary production in a mixed prairie. Ecology, 61(6): 1304-11
- OGREN, W.L., 1984. Photorespiration: pathways regulation and modification, Annual Review of Plant Physiology, 35: 415-42
- OLIVEIRA, B.A.D., FARIA, P.R.S., SOUTO, S.M., CARNEIRO, A.M., DOBEREINER, JOHANNA & ARONOVICH, S., 1973. Identificação de Gramíneas tropicais com via fotossintética C_4 pela anatomia foliar. Pesquisa Agropecuária brasileira, série Agrônômica, 8: 267-71.
- OSMOND, C.B., 1971. The absence of photorespiration in C_4 plants: real or apparent? In: Hatch, M.D., Osmond, C.B. and Slatyer, R.O. eds.. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc. New York. p.472-82.
- OZTURK, M., REHDER, H. & ZIEGLER, H., 1981. Biomass production of C_3 plant and C_4 plant species in pure and mixed culture with different water supply. Oecologia (Berl.) 50(1)(Spec. issue): 73-81.
- PACHECO, ROSILUX P.B., 1981. Crescimento vegetativo e capacidade reprodutiva de Cenchrus echinatus L., na região sudoeste do Estado de São Paulo. Tese de Mestrado, UNESP, Rio Claro. 99p

- PEARCY, R.W., BJORKMAN, O., HARRISON, A.T., & MOONEY, H.A., 1971. Photosynthetic performance of two desert species with C₄ photosynthesis in Death Valley, California. Carnegie Institution Year Book, 70: 540-50.
- PEARCY, R.W. & EHLERINGER, J., 1984. Comparative ecophysiology of C₃ and C₄ plants. (Review). Plant, Cell and Environment, 7 (1): 1-13.
- PEARCY, R.W., TUMOSA, N. & WILLIAMS, K., 1981. Relationships between growth, photosynthesis and competitive interactions for a C₃ and C₄ plant. Oecologia (Berl.) 48(3): 371-6.
- PEISKER, M., 1979. Conditions for low, and oxygen-dependent, CO₂ compensation concentrations in C₄ plants as derived from a simple model. Photosynthetica, 13(2): 198-207
- RAGHAVENDRA, A.S., & DAS, V.S.R., 1976. Distribution of the C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis in local monocotyledonous plants and its taxonomic significance. New Phytologist, 76(2): 301.5.
- RATHNAM, C. & CHOLLET, R., 1980. Regulation of photorespiration. In: Smith, H., ed.. Current Advances in Plant Science, 12(11). Commentaries in plant science n° 38. Pergamon Press Ltd., Oxford 19p.
- REIS, M.S., 1984. Autoecologia de diferentes espécies de Stylosanthes Sw: análise da alocação de energia e estudos da biologia da semente. Tese de Doutorado, ESALQ-USP, Piracicaba. 170p.

- RICKLEFS, R.E., 1979. Ecology. Chiron Press Inc., New York, 2nd edition. 966p.
- ROHLF, F.J. & SOKAL, R.R., 1969. Statistical tables. W.H. Freeman and Company, San Francisco. 253p.
- RUNDEL, P.W., 1980. The ecological distribution of C₄ and C₃ grasses in the Hawaiian Islands. Oecologia (Berl.) 45(3): 354-9
- SAN JOSÉ, J.J., 1977. Gas exchange in Paspalum repens Berg.. Revista Brasileira de Biologia, 37(3): 525-33
- SANTOS, F.A.M., 1983. Aspectos da dinâmica de populações de Acanthospermum hispidum DC. (Compositae), uma planta invasora. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas, 193p.
- SCHMITT, M.R. & EDWARDS, G.E., 1981. Photosynthetic capacity and nitrogen efficiency of maize, wheat and rice: a comparison between C₃ and C₄ photosynthesis. Journal of Experimental Botany, 32(128): 459-66.
- SCHRAEDER, L.E., 1976. CO₂ metabolism and productivity in C₃ plantes: an assesment. In: Burris, R.H. & Black, C.C., eds.. CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press, Baltimore. p.385-96.
- SLATYER, R.O. 1971. Relationship between plant growth and leaf photosynthesis in C₃ and C₄ species of Atriplex. In: Hatch, M.D. Osmond, C.B. and Slatyer, R.O., eds .. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc., N. York.p.76-81

- SMITH, B.N. & BROWN, W.V., 1973. The Kranz syndrome in the Gramineae as indicated by carbon isotopic ratios. American Journal of Botany, 60(6): 505-13.
- SMITH, B.N. & ESPTEIN, S., 1971. Two categories do $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. Plant Physiology, 47: 380-84.
- SNEDECOR, G.W. & COCHRAN, W.G., 1976. Statistical methods 8th printing. The Iowa State University Press, Ames. 593p.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1979. Biometria. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H.Blume Ediciones, Madrid, 832p.
- STOWE, L.G. & TEERI, J.A., 1978. The geographic distribution of C_4 species of the Dicotyledonae in relation to climate. The American Naturalist 112(985): 609-23.
- TEERI, J.A., 1979. The climatology of the C_4 photosynthetic pathway. In: Solbrig, O.T., Jain, S., Johnson, G.B., and Raven, P.H., eds., Topics in plant population biology. Columbia University Press, New York. p.356.74.
- TEERI, J.A., 1982. Carbon isotopes and the evolution of C_4 photosynthesis and Crassulacean acid metabolism. In: Nitecki, M.H., ed., Aspects of evolutionary biology. The University of Chicago Press, Chicago. p.93-130.
- TEERI, J.A. & STOWE, L.G., 1976. Climatic patterns and the distribution of C_4 grasses in North America. Oecologia (Berl.) 23: 1-12.

- TEERI, J.A., STOWE, L.G. & LIVINGSTONE, D.A., 1980. The distribution of the Cyperaceae in North America in relation to climate. Oecologia (Berl.) 47(3): 307-10
- TICHA, I. & CATSKY, J., 1981. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 5. Carbon dioxide compensation concentration. Photosynthetica, 15(3): 401-28.
- TIESZEN, L.L., SENYIMBA, M.M., IBAMBA, S.K. & THROUGHTON, J.E., 1979. The distribution of C₃ and C₄ grasses and carbon isotope discrimination along an altitudinal and moisture gradient in Kenya. Oecologia (Berl.) 37(3): 337-50.
- TREGUNNA, E.B., SMITH, B.N., BERRY, J.A. & DOWNTON, W.J.S., 1970. Some methods for studying the photosynthetic taxonomy of the angiosperms. Canadian Journal of Botany, 48: 1209-14.
- TROUGHTON, J.H., 1971. Aspects of the evolution of the photosynthetic carboxylation reaction in plants. In: Hatch, M.D., Osmond, C.B., and Slatyer, R.O., eds.. Photosynthesis and photorespiration. John Wiley & Sons, Inc., New York. p.124-9.
- VOGEL, J.C., FULS, A. & ELLIS, R.P., 1978. Geographical distribution of Kranz grasses in South Africa. South Africa Journal of Science, 74(6): 209-15
- WALLER, S.S. & LEWIS, J.K., 1979. Occurance of C₃ and C₄ photosynthetic pathway in North American Grasses. Journal of Range and Management, 32(1): 12-28.

- WELKIE, G.W. & CALDWELL, M., 1970. Leaf anatomy of species in some dicotyledon families as related to the C₃ and C₄ pathway of carbon fixation. Canadian Journal of Botany 48: 2135-46.
- WINTER, K. , 1981. C₄ plants of high biomass in arid regions Asia occurrence of C₄ photosynthesis in Chenopodiaceae and Polygonaceae from the Middle East and USSR. Oecologia (Berl.) 48(1): 100-6.
- WINTER, K. , SCHMITT, M.R. & EDWARDS, G.E., 1982. Microstegium vimineum, a shade adapted C₄ grass. Plant Science Letters, 24(3): 311-18.
- WOOLHOUSE, H.W., 1981. Aspects of the carbon and energy requirements of photosynthesis considered in relation to environmental constraints. In: Townsend, C.R. & Calow, P., eds.. Physiological ecology: an evolutionary approach to resource use. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland Massachusetts, USA. p.51-85 .
- YOUNG, HELEN J. & YOUNG, T.P., 1983. Local distribution of C₃ and C₄ grasses in sites of sites of overlap on Mount Kenya. Oecologia (Berl.), 58(3): 373-7.
- ZIEGLER, H. , BATANOUMY, K.H., SANKHLA, N., VYAS, O.P. & STICHLER, W., 1981. The photosynthetic pathway types of some desert plants from India, Saudi Arabia, Egypt and Iraq. Oecologia (Berl.) , 48: 93-9.