Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal, 10(1):37-44, 1998

ALTERAÇÕES NA FOTOSSÍNTESE, CONDUTÂNCIA ESTOMÁTICA E EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA INDUZIDAS POR BAIXA TEMPERATURA EM FEIJOEIROS[1]

Susana Cristine Siebeneichler[2], Renato Sant'Anna[3], Carlos Alberto Martinez[4]*, Paulo Roberto Mosquim[5] e José Cambraia[6]

Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 36571-000, Brasil.

RESUMO- Dois cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), um mais sensível (cv. Milionário 1732) e um mais tolerante (cv. Vermelho 2157) ao frio, foram submetidos a um estresse térmico noturno de 5°C, por 12 horas, durante seis dias, em quatro estádios de desenvolvimento, primeiro trifólio, terceiro trifólio, florescimento e enchimento de vagens. Observou-se que a redução da fotossíntese líquida foi, em geral, maior no cv. Vermelho 2157, nos estádios vegetativos, e no cv. Milionário 1732, nos estádios reprodutivos. O fechamento estomático foi a principal causa desta redução nos estádios vegetativos. Os teores de clorofilas e carotenóides foram reduzidos significativamente em todos os estádios de desenvolvimento no cv. Vermelho 2157. Para o cv. Milionário 1732 esta redução foi significativa somente no estádio de primeiro trifólio. Nas condições do experimento, a eficiência fotoquímica dos dois cultivares não foi alterada pelo estresse por baixa temperatura no escuro. Concluiu-se que o efeito do frio, nas plantas de feijão, depende do seu genótipo e do estádio de desenvolvimento da planta.

Termos adicionais para a indexação: Estresse térmico, fluorescência, *Phaseolus vulgaris,* Pigmentos fotossintéticos

ALTERATIONS IN PHOTOSYNTHETIC RATE, STOMATAL CONDUCTANCE AND PHOTOCHEMICAL EFFICIENCY INDUCED BY LOW TEMPERATURE IN BEANS

ABSTRACT- Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) cultivars Milionario 1732 and Vermelho 2157, more sensitive and more tolerant to cold respectively, were submitted to night temperatures of 5°C during 12 hours for 6 days in two vegetative (the first trifoliate and the third trifoliate) and two reproductive (blooming and seed filling) stages of development. As a whole, the decrease in the photosynthesis was greater in cv. Vermelho in the vegetative stages and in the cv. Milionário 1732 in the reproductive ones, and was primarily caused by decreased stomatal conductance. In cv. Vermelho 2157, the decrease in chlorophyll and carotenoid content were greater in both vegetative and the reproductive stages of development, while, in cv Milionario 1732 this reduction was significant only on the first trifoliate vegetative stage. On the other hand, no effect of the cold treatment was noticed in the photochemical efficiency of both cultivars. It can be concluded that the effect of low temperature in bean plants depends on both its genotype and the stage of development.

Additional index terms: Fluorescence, low temperature stress, *Phaseolus vulgaris*, photosynthesis, photosynthetic pigments.

---

[1] Recebido em 18/02/1997 e aceito em 02/04/1998.
Projeto financiado pelo CNPq e FINEP.
[2] MS, Bolsista do CNPq - FAPEMIG.
[3] Prof. Titular, PhD, Depto. Biol. Geral.
[4] Prof. Visitante, DS,Depto. Biol. Vegetal.
[5] Prof. Adjunto II, DS, Depto. Biol. Vegetal.
[6] Prof. Titular, PhD, Bolsista do CNPq, Depto. Biol. Geral.
* Autor para correspondência: FAX: (031) 899-2580; E-mail: camar@mail.ufv.br

INTRODUÇÃO

A exposição de plantas termófilas a baixas temperaturas, entre 0 e 10ºC, causa redução da taxa fotossintética, por fatores físicos, como fechamento estomático, ou por fatores bioquímicos (Leegood, 1995). Esta redução foi observada em girassol (Paul *et al.*, 1991), em feijão (Croockston *et al.*, 1974; Peisker & Tichá, 1991; Wolfe, 1991; Peña-Valdivia *et al.*, 1994) e em cana-de-açúcar (Grantz, 1989).

Diferentes componentes do processo fotossintético são afetados, quando a planta é exposta à baixa temperatura, tais como, inibição da biossíntese de clorofilas (Hodgins & Van Huystee, 1986 a e b), dano na cadeia de transporte de elétrons cloroplastídica, ou em enzimas solúveis do estroma da fase bioquímica da fotossíntese (Grantz, 1989). Efeitos da baixa temperatura sobre a atividade da ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase-oxigenase (RUBISCO) e sobre a condutância estomática foram observados por Wang (1982). Em plantas de feijão, a redução da fotossíntese foi atribuída a redução da condutância estomática (Peisker & Tichá, 1991) e a outros fatores como a partição de fotoassimilados (Peña-Valdivia *et al.*, 1994).

A fluorescência, emitida pelo fotossistema II, pode ser utilizada na avaliação do dano, causado pelas baixas temperaturas ao aparelho fotossintético (Agati *et al.*, 1996). O principal parâmetro, utilizado na avaliação dos danos ao sistema fotossintético, é a razão Fv/Fm, a qual indica a eficiência fotoquímica do fotossistema II. Normalmente esta razão decresce em plantas submetidas a algum tipo de estresse. (Krause & Weis, 1991).

Em plantas de feijão foi observado um decréscimo na razão Fv/Fm, quando estas plantas foram submetidas a 4ºC e luminosidade moderada (100 $\mu molm^{-2}s^{-1}$), por 72 horas, indicando um efeito fotoinibitório, mas o mesmo não foi observado quando as plantas foram expostas a 4ºC, no escuro (Agati *et al.*, 1996). Plantas de arroz submetidas a 7ºC apresentaram o mesmo efeito (Hetherington *et al.*, 1989).

No presente trabalho estudou-se o efeito da baixa temperatura sobre dois cultivares de feijão, com tolerância diferencial à baixa temperatura (Arantes, 1994), em relação a fotossíntese, condutância estomática, teores de clorofila e carotenóides e eficiência fotoquímica do fotossistema II, em 4 estádios de desenvolvimento, na tentativa de buscar algum indicador que permita a seleção dos cultivares quanto a tolerância a baixa temperatura.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal

Foram utilizados dois cultivares de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) do tipo I, os quais, segundo Arantes (1994), apresentam tolerância diferencial a baixas temperaturas: Vermelho 2157 (mais tolerante) e Milionário 1732 (mais sensível). Sementes dos dois cultivares, procedentes do banco de germoplasma do Departamento de Fitotecnia da Universidade Federal de Viçosa, selecionadas e esterilizadas com Benlate 0,2% (m/m), foram semeadas, em areia, previamente lavada e esterilizada, e irrigadas com água destilada. Sete dias após a semeadura, as plântulas, selecionadas quanto à uniformidade, foram transplantadas em número de duas, para recipientes de isopor forrados com papel de alumínio e plástico, contendo 5 L de solução nutritiva (Hoagland & Arnon, 1950) com pH ajustado para 6,5 e sob arejamento constante. Para minimizar a proliferação de fungos no sistema radicular das plantas, foram adicionados à solução nutritiva 5 mg L^{-1} de fungicida Ridomil - Mancozeb. O pH da solução foi ajustado com NaOH 0,5N, ou HCl 0,5N, a cada dois dias até o estádio de terceiro trifólio (V4), a partir do qual o ajuste foi feito diariamente. Nos estádios iniciais, a troca da solução foi feita a cada 10 dias e, após o estádio V4, a troca foi realizada semanalmente e o volume da solução completado com água destilada.

Estresse térmico

O tratamento de estresse térmico noturno constituíu-se na aplicação da temperatura de 5°C em uma câmara fria, por um período de 12 horas em escuridão, durante seis dias consecutivos, em feijoeiros no estádio de primeiro trifólio (V3), terceiro trifólio (V4), florescimento (R6) e enchimento de vagens (R8).

No estádio pre-determinado, três vasos com duas plantas de cada genótipo foram submetidas ao estresse térmico noturno, enquanto outros três vasos permaneceram na casa de vegetação. No período diurno, as plantas estressadas foram mantidas em casa de vegetação, juntamente com as plantas não-estressadas. Na casa de vegetação, a temperatura media diurna foi de 25°C. Para atenuar os efeitos da baixa temperatura sobre o sistema radicular, os recipientes das plantas tratadas com baixa temperatura, foram revestidos com uma camada adicional de isopor de 50 mm de espessura. No dia seguinte ao término do período de estresse, duas plantas de cada tratamento foram utilizadas para a determinação da fotossíntese, condutância estomática, teores de clorofilas e carotenóides e fluorescência rápida. Nestas determinações, utilizou-se o primeiro trifólio completamente expandido do ápice para a base de cada planta.

Cada experimento foi constituído por um fatorial A x B, utilizando-se um delineamento inteiramente casualizado, com três repetições, sendo o fator A representante dos cultivares de feijão e o fator B, da ausência, ou da presença do estresse térmico. Cada parcela da repetição era constituída de duas plantas.

Fotossíntese líquida e condutância estomática

A fotossíntese e a condutância estomática foram medidas em folhas completamente expandidas, com um analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo LCA-2 (Analytical Development Co. Ltda., Hoddesdon, UK), em sistema aberto. As medições foram feitas, após um período de seis dias de estresse térmico. Antes das medições, as plantas foram adaptadas a condições padronizadas de temperatura (20$\pm$1°C) e radiação de 800 µmol fótons m^{-2} s^{-1} por 1 hora. Somente, no estádio

V4, efetuou-se o acompanhamento diário, durante o período de estresse, da fotossíntese líquida e da condutância estomática.

Máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (razão Fv/Fm)

A máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (razão Fv/Fm, onde Fv = Fm-Fo e Fm = fluorescência máxima; Fv = fluorescência variável e Fo = fluorescência mínima) foi avaliada após um período de 30 minutos de adaptação ao escuro, pela medição da fluorescência rápida "*in vivo*", utilizando um fluorômetro portátil (Plant Efficiency Analyser - PEA, Hansatech, King Lynn, Norkfolk, UK), nas plantas mantidas na casa de vegetação. As avaliações foram realizadas no período das 11:00 às 13:00 hs.

Teores de carotenóides e clorofilas

Para a determinação dos teores de carotenóides e de clorofilas, 100 mg de material vegetal foram colocados em um frasco escuro, contendo 2 mL de acetona a 80%, e mantidos no congelador a, aproximadamente, -15°C até o dia seguinte. Sob condições de baixa luminosidade, os pigmentos foram extraídos dos tecidos foliares por maceração em almofariz, adicionando-se 10 mg de carbonato de cálcio, por amostra. Após maceração e filtragem, o papel de filtro foi lavado com acetona a 80% e o volume, ajustado em um balão volumétrico de 25 mL. As leituras das absorvâncias das amostras e a determinação dos teores dos pigmentos foram analisadas, segundo a metodologia de Lichtenthaler (1987).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Fotossíntese líquida e condutância estomática

Para se estabelecer o melhor nível de radiação, a ser utilizado nas determinações de fotossíntese líquida de folhas de feijão, foram feitas curvas de níveis de radiação "versus" a taxa de fotossíntese líquida para as plantas dos dois cultivares, no estádio de terceiro trifólio (V4) (Figura 1), estabelecendo-se daí, por diante, o nível de radiação de 800 µmol fótons $m^{-2}s^{-1}$, para todos os experimentos posteriores. Neste nível de radiação, os dois cultivares apresentaram fotossíntese líquida semelhante. Em um segundo experimento, acompanhou-se, durante o período luminoso, a fotossíntese líquida dos dois cultivares de feijão (Figura 2), constatando-se uma tendência de decréscimo da mesma, ao longo do dia. Com base, neste experimento, estabeleceu-se que as leituras da fotossíntese e das variáveis associadas, como a condutância estomática, seriam feitas entre as 9:00 e 11:00 horas.

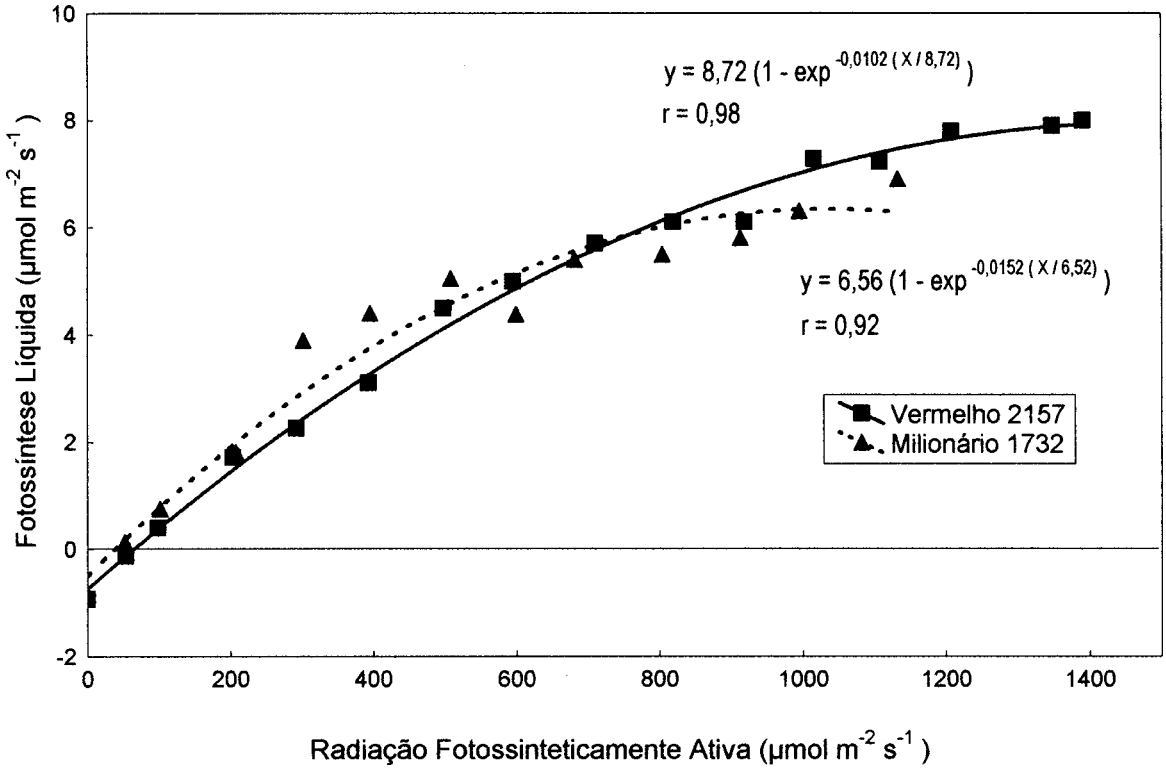

FIGURA 1 - Fotossíntese líquida em função da radiação fotossinteticamente ativa em dois cultivares de feijão.

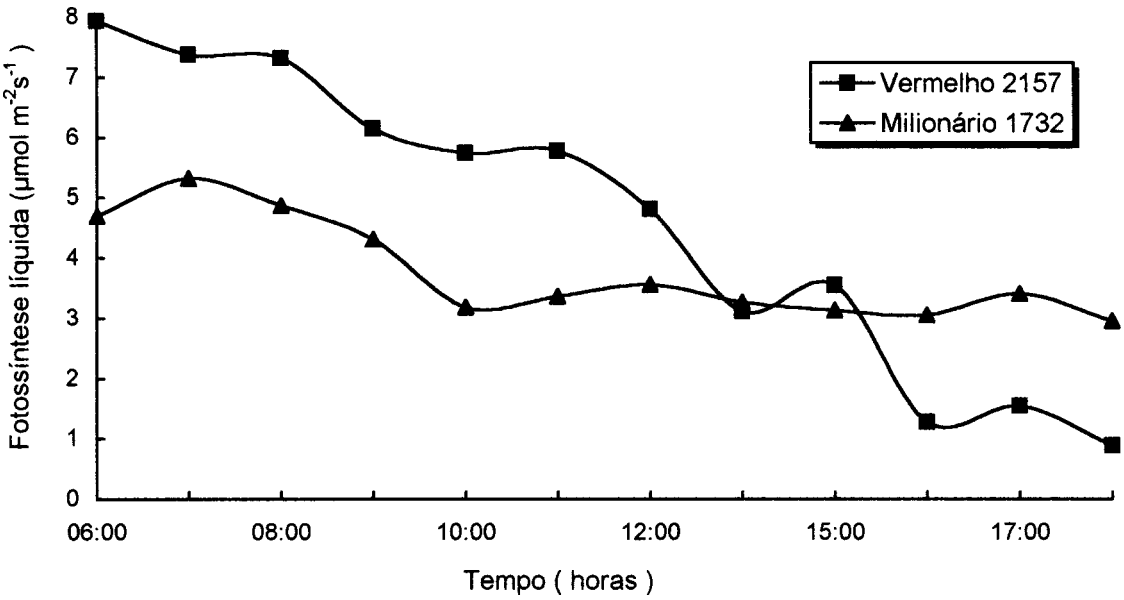

FIGURA 2 - Variação diurna da fotossíntese líquida de dois cultivares de feijão no estádio de crescimento vegetativo de terceiro trifólio. As medições foram realizadas sob condições de luz (800 µmol m^{-2} s^{-1}) e temperatura (20 ± 1° C) constantes.

Na Tabela 1, verifica-se que a condutância estomática sofreu redução significativa, em função do estresse térmico nos dois cultivares, com exceção do cv. Milionário 1732, no estádio de terceiro trifólio (V4), e do cv. Vermelho 2157, no estádio reprodutivo de enchimento de vagens (R8). O cv. Vermelho 2157 foi mais sensível ao frio, nos estádios vegetativos, com percentuais de redução de 46,8 e 58,2% em V3 e V4, respectivamente, e o cv. Milionário 1732, no estádio V3, com 67,0% de redução, em relação ao controle. Sensibilidade diferencial entre os cultivares, após o estresse, foi observada nos estádios V4 e reprodutivo de florescimento (R6). Constatou-se que, em relação à condutância estomática, o cv. Vermelho 2157 apresentou maior sensibilidade ao frio nos estádios V4 e R6 e o cv. Milionário 1732, nos demais estádios.

A fotossíntese líquida, após o estresse térmico, apresentou, de modo geral, uma redução semelhante à da condutância estomática, sendo, contudo, menores as reduções (Tabela 1). Sensibilidade fotossintética diferencial ao frio foi observada, entre os dois cultivares, nos estádios V4 e R8. Embora, no último estádio analisado (R8), a fotossíntese líquida das plantas-controle

TABELA -1 Condutância estomática e fotossíntese líquida em dois cultivares de feijão Vermelho 2157 (V) e Milionário 1732 (M), submetidos a um estresse térmico noturno de 5°C, por um período de seis dias, em diferentes estádios de desenvolvimento.

		Condutância estomática		Fotossíntese líquida	
Estádio	Cv.	Controle	Estresse	Controle	Estresse
		-------mol m^{-2} s^{-1} ---------		------ µmol m^{-2} s^{-1} --------	
Primeiro	V	0,263 **Ab**	0,140 **Ba**	9,33 **Ab**	6,19 **Ba**
trifólio (V3)	M	0,315 **Aa**	0,098 **Bb**	10,53 **Aa**	6,33 **Ba**
Terceiro	V	0,261 **Aa**	0,109 **Bb**	8,51 **Aa**	4,85 **Bb**
trifólio (V4)	M	0,308 **Aa**	0,253 **Aa**	9,67 **Aa**	10,11 **Aa**
Florescimento	V	0,221 **Ab**	0,127 **Bb**	8,31 **Aa**	6,65 **Aa**
(R6)	M	0,330 **Aa**	0,236 **Ba**	9,78 **Aa**	7,45 **Ba**
Enchimento de	V	0,040 **Ab**	0,030 **Aa**	2,83 **Ab**	1,28 **Bb**
vagens (R8)	M	0,090**Aa**	0,040 **Ba**	5,80 **Aa**	2,14 **Ba**

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na linha, e minúsculas, na coluna, não diferem entre si pelo teste de Tukey, em nível de 5% de probabilidade.

do cv. Milionário 1732 tenha sido, significativamente, maior do que o controle do cv. Vermelho 2157, a redução no cv. Milionário 1732 foi maior.

No estádio R8, foram registrados os menores valores de condutância estomática e de fotossíntese líquida. Apesar de ser este, um estádio de grande demanda de fotoassimilados para o fruto, necessitando de alta taxa de asssimilação de CO_2, estes valores justificam-se pelo fato de que as leituras foram pontuais e terem sido feitas, nas folhas da porção superior da planta, onde havia poucas vagens, principais drenos, neste estádio, e também porque as plantas estavam iniciando seu estádio de senescência, principalmente o cultivar Vermelho 2157.

Neste experimento, a redução significativa da fotossíntese (33,7%) observada no cv. Vermelho 2157, no estádio V3, poderia ser atribuída ao incremento no teor de açúcares redutores (125,9%) (Dados não publicados). Segundo Bagnall *et al.* (1988) e Bell *et al.* (1992) a fotossíntese em plantas, submetidas a baixas temperaturas, poderia ser inibida pelo acúmulo de carboidratos nas folhas dreno (mais jovens), por um mecanismo de retroalimentação, provavelmente, em decorrência da redução da sua atividade mitocondrial (Berry & Raison, 1981).

A condutância estomática e a fotossíntese líquida diárias, analisadas no estádio V4, apresentaram a mesma tendência de variação com o efeito do estresse térmico noturno, em ambos os cultivares (Figura 3). Após a primeira noite de estresse, registrou-se uma queda brusca na condutância estomática e na fotossíntese líquida de 83,3 e 72,3%, para o cv. Vermelho 2157, e de 51,1 e 36,2%, para o cv. Milionário 1732, respectivamente. Seguiu-se um processo de recuperação nos dias subseqüentes, o qual foi total para o cv. Milionário 1732 e apenas parcial para o cv. Vermelho 2157, que apresentou valores para a condutância estomática e a fotossíntese líquida, que correspondiam somente a 23,4 e 50% do seu valor inicial, respectivamente.

O comportamento, mostrado pelos dois cultivares,

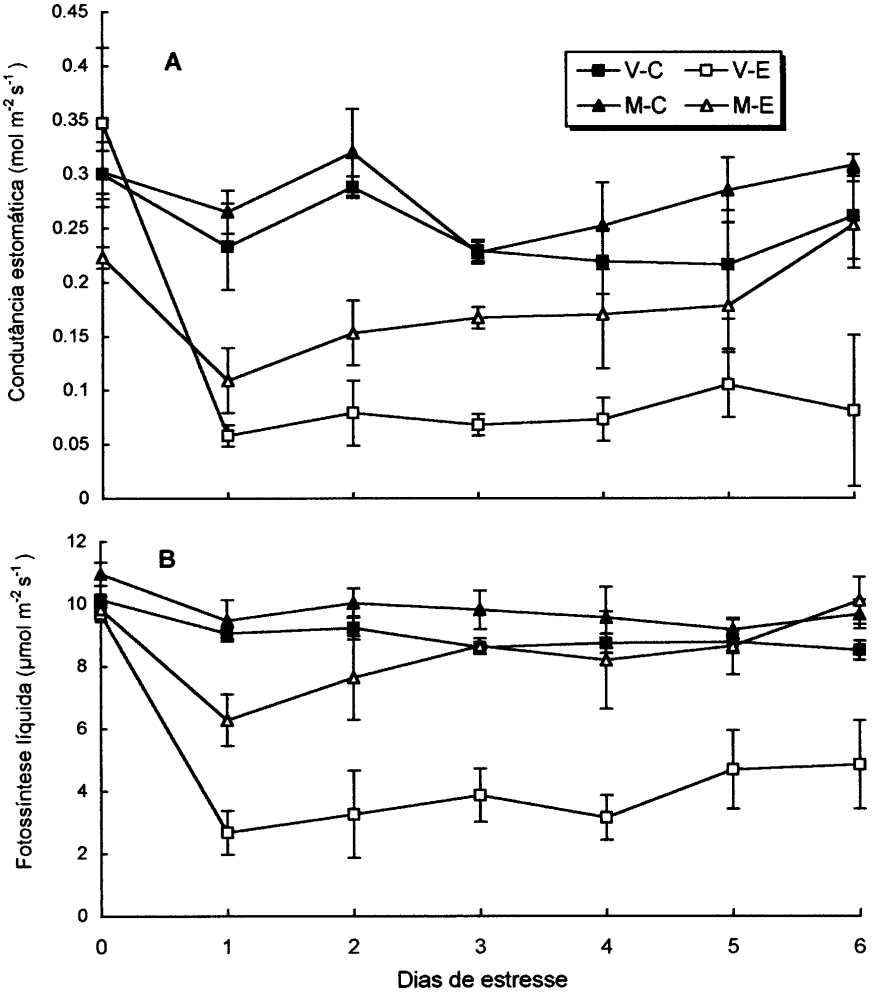

FIGURA 3 - Variação na condutância estomática (A) e na fotossíntese líquida (B) em folhas de dois cultivares de feijão, Vermelho 2157 (V) e Milionário 1732 (M), no estádio de crescimento vegetativo V4, por um período de seis dias de estresse térmico noturno de 5°C. As barras representam o erro padrão da média de dez repetições (C = controle, E = estresse).

embora diferentes quantitativamente, é compatível com a citação de Larcher (1995) de que o efeito do estresse, nas plantas, pode ser dividido em diversas fases. Na fase inicial, denominada alarme, a planta sofre uma série de reações, reduzindo suas funções vitais. A segunda fase, de restituição, consiste na síntese de proteínas, ou síntese "de novo" de substâncias crioprotetoras, aumentando sua resistência ao frio. Quando a planta adquire nova condição estável, apesar do estresse, ela entra na fase de resistência.

O estudo das correlações entre a condutância estomática e a fotossíntese líquida para os dois cultivares no estádio V4, ao longo do período de estresse (figura 4) mostrou um alto grau de associação entre estes dois parâmetros, para os cultivares Vermelho 2157 e Milionário 1732 (r=0,81 e 0,86, respectivamente). Isto sugere que o principal fator responsável pela queda da fotossíntese líquida, neste estádio de desenvolvimento, poderia ser o fechamento estomático, com conseqüente redução da condutância estomática.

Nos estádios reprodutivos, R6 e R8, após o período

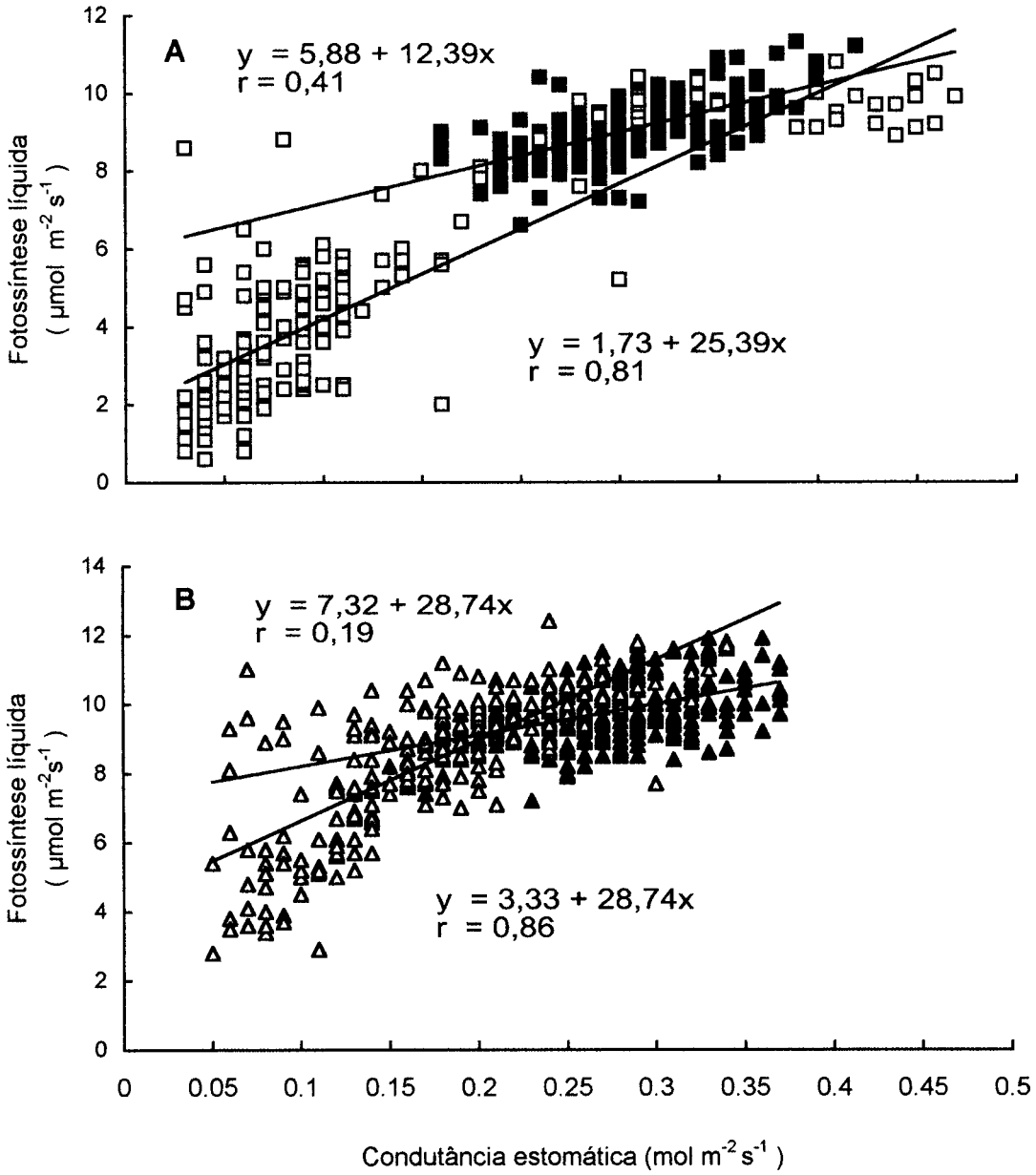

FIGURA 4 - Relações entre a condutância estomática e a fotossíntese líquida em folhas de feijoeiros do cv. Vermelho (A) e do cv. Milionário (B) no estadio V4, por um período de seis dias de estresse térmico noturno de 5°C (Símbolos abertos=estresse, fechado=controle).

de estresse, os valores de r tenderam a serem menores (Tabela 2), podendo-se sugerir que, nestes estádios, fatores não-estomáticos influenciaram mais na redução da taxa fotossintética. Segundo Öquist (1987), a redução da fotossíntese, em função do estresse, poderia ser decorrente de fatores estomáticos e não-estomáticos, ou da ação conjunta de ambos.

Teor de clorofilas e carotenóides

O estresse térmico causou maior redução dos teores de clorofilas e carotenóides no cv. Vermelho 2157 em todos os estádios de desenvolvimento, comparativamente ao cv. Milionário 1732, tendo ambos, em geral, sofrido maior percentual de redução no estádio V3 (Tabela 3). Nos estádios V4 e R6, observou-se diferença significativa, entre os controles dos dois cultivares, para os teores de clorofila a, b e total, e, no estádio R8, esta diferença foi observada para os teores de clorofilas a e b.

O efeito do estresse de frio sobre a biossíntese e o acúmulo de porfirinas e de clorofilas ainda não estão bem esclarecidos (Hodgins e Öquist, 1989). A redução do teor de pigmentos, em plantas de milho, submetidas à baixa temperatura e à luz fotossinteticamente ativa, pode ser decorrente de, pelo menos, dois bloqueios metabólicos na rota da síntese da porfirina e da variação na capacidade de sintetizar o ácido delta aminolevulínico, os quais são precursores da clorofila (Hodgins e Van Huystee ,1986a e b). No presente estudo, não foi possível sugerir o mesmo efeito do estresse, pois as plantas foram estressadas no escuro, tornando-se necessário pesquisas em nível bioquímico para esclarecer o resultado encontrado.

Máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II (razão Fv/Fm)

O estresse térmico noturno, aplicado às plantas dos dois cultivares, não afetou a máxima eficiência fotoquímica do fotossistema II, em nenhum estádio de desenvolvimento (figura 5). Em condições semelhantes, o mesmo resultado foi observado para plantas de dois cultivares de soja (Neuner & Larcher, 1991) e para plantas de milho (Janda *et al.*, 1994). Plantas de feijão, submetidas à temperatura de 4°C, no escuro, também não apresentaram alteração da razão Fv/Fm, mas, quando foram expostas a 100 µmoles de fótons $m^{-2}s^{-1}$, houve

TABELA 2 - Coeficientes de correlação das regressões lineares estabelecidas entre a condutância estomática (g_s) e a fotossintese líquida (A), medidas em folhas de feijoeiros dos cultivares Vermelho 2157 (V) e Milionário 1732 (M) em diferentes estádios de desenvolvimento, submetidos a um estresse térmico noturno de 5°C, por um período de seis dias.

Relações	Cultivar	Tratamento	Estádios de desenvolvimento			
			V3	V4	R6	R8
g_s x **A**	V	C	NS	NS	NS	0,73*
		E	0,86*	0,81*	0,79*	0,62*
	M	C	NS	NS	NS	0,96*
		E	0,90*	0,86*	0,60*	0,65*

* Valores significativos a 5% pelo teste F
NS = Não significativo
C= controle; E= estresse.
V3 = Primeiro trifólio. V4 = Terceiro trifólio; R6 = Floração; R8 = Enchimento de vagens

TABELA 3 - Teor de clorofilas e carotenóides de dois cultivares de feijão. Vermelho 2157 (V) e Milionário 1732 (M), em quatro estádios de desenvolvimento em função do estresse térmico noturno de 5°C, por um período de seis dias.

		Primeiro trifólio		Terceiro trifólio		Florescimento		Enchimento de vagens	
Parâmetros	Cv.	Controle	Estresse	Controle	Estresse	Controle	Estresse	Controle	Estresse
Carotenóides		-------g Kg^{-1} MS -------		----------g Kg^{-1} MS -------		----------g Kg^{-1} MS ---------		----------g Kg^{-1} MS -------	
	V	2,75 **Aa**	1,86 **Ba**	3,92 **Aa**	2,83 **Ba**	3,84 **Aa**	2,94 **Ba**	2,30 **Aa**	1,71 **Ba**
	M	2,52 **Aa**	1,87 **Ba**	3,01 **Ab**	2,65 **Aa**	3,06 **Ab**	2,77 **Aa**	2,22 **Aa**	1,92 **Aa**
Clorofila a		------- g Kg^{-1} MS -------		--------- g Kg^{-1} MS -------		--------- g Kg^{-1} MS --------		---------g Kg^{-1} MS ---------	
	V	10,26 **Aa**	6,27 **Ba**	16,23 **Aa**	12,05 **Ba**	15,52 **Aa**	11,66 **Ba**	9,32 **Aa**	5,69 **Bb**
	M	10,11 **Aa**	6,40 **Ba**	13,10 **Ab**	11,34 **Aa**	11,51 **Ab**	10,54 **Aa**	8,13 **Ab**	7,13 **Aa**
Clorofila b		------- g Kg^{-1} MS -------		--------- g Kg^{-1} MS -------		-------- g Kg^{-1} MS --------		---------g Kg^{-1} MS ---------	
	V	3,35 **Aa**	2,18 **Ba**	5,55 **Aa**	4,13 **Ba**	5,22 **Aa**	3,81 **Ba**	3,37 **Aa**	2,29 **Ba**
	M	3,28 **Aa**	2,22 **Ba**	4,69 **Ab**	3,85 **Aa**	3,71 **Ab**	3,40 **Aa**	2,47 **Ab**	2,21 **Aa**
Clorofila total		------- g Kg^{-1} MS -------		--------- g Kg^{-1} MS --------		-------- g Kg^{-1} MS --------		-------- g Kg^{-1} MS --------	
	V	13,61 **Aa**	8,45 **Ba**	21,92 **Aa**	16,19 **Ba**	20,74 **Aa**	15,57 **Ba**	11,34 **Aa**	7,78 **Ba**
	M	13,39 **Aa**	8,63 **Ba**	17,79 **Ab**	15,19 **Aa**	15,23 **Ab**	13,94 **Aa**	10,60 **Aa**	9,34 **Aa**

As médias, seguidas pelas mesmas letras maiúsculas, na linha, e minúsculas, na coluna, não diferem entre si pelo teste de Tukey, em nível de 5% de probabilidade.

contínuo decréscimo, durante o período de estresse (Agati *et al.*,1996). Estes autores acreditam que esta redução seja decorrente de um efeito fotoinibitório, onde observa-se um decréscimo da fluorescência máxima e da fluorescência variável, e aumento da fluorescência inicial. Utilizando diversos níveis de radiação entre 0 e 1.500 µmol de fótons $m^{-2}s^{-1}$, Janda *et al.* (1994) obtiveram o mesmo resultado em plantas de milho e concluíram que, para as plantas apresentarem algum sintoma de dano na fase fotoquímica da fotossíntese, avaliado através da emissão da fluorescência da clorofila, são necessárias baixas temperaturas e altos níveis de radiação, que provocam dano fotoinibitório.

Neste experimento, não foi observada uma redução

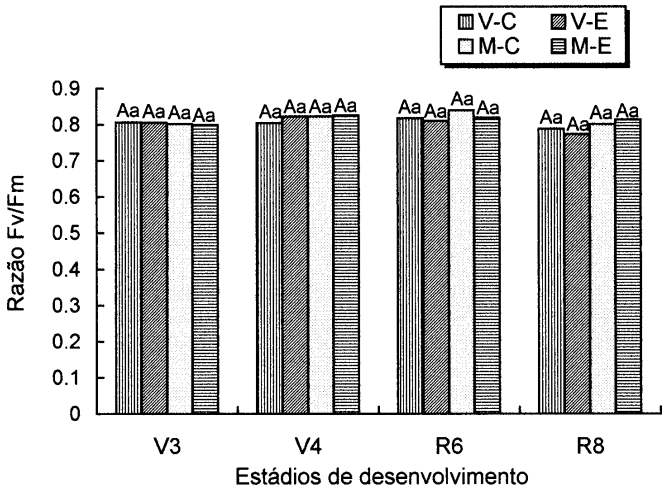

FIGURA 5 - Variação na razão Fv/ Fm em folhas de dois cultivares de feijão, Vermelho 2157 (V) e Milionário 1732 (M) em diferentes estádios de desenvolvimento, após seis dias de estresse térmico noturno de 5°C. As leituras foram realizadas após um período de adaptação ao escuro por 30 minutos. (C = controle, E = estresse).

significativa da razão Fv/Fm, em função do estresse térmico, fato que pode ser explicado pela aplicação do frio, no escuro, e, principalmente, pela não exposição das plantas, durante o dia a altos níveis de radiação.

Nos estudos realizados neste trabalho, pode-se observar que o estresse térmico causou redução na taxa fotossintética dos dois cultivares. As diferenças em sensibilidade ao frio entre os dois cultivares ocorrem em diferentes etapas de seu desenvolvimento. O cv. Vermelho 2157 foi mais sensível durante os estádios de desenvolvimento vegetativo, enquanto que o cv. Milionário foi mais sensível durante o desenvolvimento reprodutivo. Estes resultados mostram. A eficiência fotoquímica do fotossistema II dos dois cultivares não foi afetada pelo estresse térmico noturno aplicado. Sugere-se a realização de estudos correlacionando processos fotossintéticos com o metabolismo e anatomia foliar para a melhor caracterização dos cultivares mais tolerantes a baixa temperatura.

REFERÊNCIAS

AGATI, G., MAZZINGHI, P., DI PAOLA, M.L., FUSI, F. & CECCHI, G. The F685/F730 chlorophyll fluorescence ratio as indicator of chilling stress in plants. **Journal Plant Physiology,** 148:384-390, 1996.

ARANTES, H.A.G. **Triagem de germoplasma de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) em busca de fontes de tolerância ao frio.** Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, 1994. 51 p. Tese de Mestrado.

BAGNALL, D.J., KING, R.W., FARQUHAR,G.D. Temperature-dependent feedback inhibition of photosynthesis in peanut. **Planta**, 175:348-354, 1988.

BELL, M.J., WRIGHT, G.C., HAMMER, G.L. Night temperature affects radiation-use efficiency in peanut. **Crop Science**, 32:1329-1335, 1992.

BERRY, J. A., RAISON, J.K. Responses of macrophytes to temperature. In: LANGE,O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (Eds.) **Encyclopedia of Plant Physiology**. Berlin: Springer-Verlag, 1981. v. 12A, p. 277-338.

CROOKSTON, R.K., O'TOOLE, J., LEE, R., OZBUN, J.L. & WALLACE, D.H. Photosynthetic depression in beans after exposure to cold for one night. **Crop Science,** 14: 457-464, 1974.

GRANTZ, D.A. Effect of cool temperatures on photosynthesis and stomatal conductance in field grown sugarcane in Hawaii. **Field Crops Research,** 22: 143-155, 1989.

HETHERINGTON, S.E., HE, J. & SMILLIE, R.M. Photoinhibition at low temperature in chilling-sensitive and-resistant plants. **Plant Physiology**, 90: 1609-1615, 1989.

HOAGLAND, D.R., ARNON,D.I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agriculture**, 347, 1950.

HODGINS, R., VAN HUYSTEE, R.B. Porphyrin metabolism in chill stressed maize (*Zea mays* L.). **Journal Plant Physiology**, 126: 257-268, 1986a.

HODGINS, R., VAN HUYSTEE, R.B. Delta-aminolevulinic acid metabolism in chill stressed maize (*Zea mays* L.) **Journal Plant Physiology**, 126: 257-268, 1986b.

HODGINS, R.R.W. & ÖQUIST, G. Porphyrin metabolism in chill-stressed seedlings of scots pine (*Pinus sylvestris*) **Physiologia Plantarum.**, 77: 620-624, 1989.

JANDA, T., SZALAI, G., KISSIMON, J., PÁLDI, E., MARTON, C. & SZIGETI, Z. Role of irradiance in the chilling injury of young maize plants studied by chorophyll fluorescence induction measurements. **Photosynthetica**, 30(2):293-299, 1994.

KRAUSE, G. & WEIS, E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. **Annual Review Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, 42: 313-349, 1991.

LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology**. 3 ed. Berlin: Springer, 1995. 506p.

LEEGOOD, R.C. Effects of temperature on photosynthesis and photorespiration. In: SMIRNOFF, N. (Ed.) **Environment and Plant Metabolism**. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1995. p. 45-62.

LICHTENTHALER, H. K. Chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. In: PACKER, L. & DOUCE, R. **Methods in Enzymology**, New York: Academic Press, 1987. v. 148, p. 350-382.

NEUNER, G. & LARCHER, W. The effect of light, during and subsequent to chilling, on the photosynthetic activity of two soybean cultivars, measured by *in vivo* chlorophyll fluorescence. **Photosynthetica**, 25(2):257-266, 1991.

ÖQUIST, G. Environmental stress and photosynthesis. In: BOGGINS, J. (Ed.). **Progress in Photosynthesis Research.** Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1987. p. 1-9.

PAUL, M.J., DRISCOLL, S.P. & LAWLOR, D. W. The effect of cooling on photosynthesis, amounts of carbohydrate and assimilate export in sunflower. **Journal Experimental of Botany**, 42(240): 845-852, 1991.

PEISKER, M. & TICHÁ, I. Effects of chiiling on CO_2 gas exchange in two cultivars of *Phaseolus vulgaris* L. **Journal Plant Physiology**, 138: 12-16, 1991.

PEÑA-VALDIVIA, C.B., LAGUNES E., L. del C. & PERALES R., H.R. Chilling effects on leaf photosynthesis and seed yields of *Phaseolus vulgaris.* **Canadian Journal of Botany**, 72: 1403-1411, 1994.

WANG, C.Y. Physiological and biochemical responses of plants to chilling stress. **HortScience**, 17(2): 173-186, 1982.

WOLFE, D.W. Low temperature effects on early vegetative growth, leaf gas exchange and water potential of chilling-sensitive and chilling-tolerant crop species. **Annals of Botany,** 63: 205-212, 1991.