

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

DINÂMICA DA ASSIMILAÇÃO DO CARBONO EM
Brosimum lactescens S Moore (Moraceae) **NA FLORESTA**
DE TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO

HIGO JOSÉ DALMAGRO

Orientadora: **Prof^a. Dr^a. Carmen Eugênia Rodriguez Ortiz**

Cuiabá, MT
Fevereiro de 2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

DINÂMICA DA ASSIMILAÇÃO DO CARBONO EM
Brosimum lactescens S Moore (Moraceae) **NA FLORESTA**
DE TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO

HIGO JOSÉ DALMAGRO

Dissertação apresentada junto ao programa de pós-graduação em Física Ambiental da Universidade Federal de Mato Grosso, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Física Ambiental.

Orientadora: **Prof^ª. Dr^ª. Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz**

Cuiabá, MT
Fevereiro de 2009

UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO
INSTITUTO DE FÍSICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA AMBIENTAL

FOLHA DE APROVAÇÃO

Título: **DINÂMICA DA ASSIMILAÇÃO DO CARBONO EM *Brosimum lactescens* S. Moore (Moraceae) NA FLORESTA DE TRANSIÇÃO AMAZÔNIA-CERRADO**

HIGO JOSÉ DALMAGRO

Prof.^a Dr.^a Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz
Universidade Federal de Mato Grosso-IB/UFMT
Orientadora

Prof. Dr. Alan Carlos Costa
Pós-Graduação em Ciências Agrárias/IFECT/GO
Examinador Externo

Prof. Dr.^a Cátia Nunes da Cunha
Universidade Federal de Mato Grosso-IB/UFMT
Examinador Externo

Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo
Universidade Federal de Mato Grosso- FAMEV/UFMT
Examinador Interno

DEDICATÓRIA

A meu pai Ademir e a minha mãe Maria do Carmo (*in memoriam*) pelo incentivo, oportunidade, educação e dedicação.

Dedico

A minha esposa e filho, Tatiana e Enrico, pela compreensão, força e oportunidade sem as quais este trabalho não seria possível.

Ofereço

AGRADECIMENTOS

- À Prof. Dr^a Carmen Eugenia Rodríguez Ortiz pela confiança, orientação e revisão deste trabalho;
- Ao Prof. Dr. Francisco de Almeida Lobo pela disposição, incentivo e revisão deste trabalho;
- Aos Profs. Do Mestrado em Física Ambiental por contribuírem para o meu conhecimento;
- Ao prof. Dr. José de Sousa Nogueira (Paraná) pela ajuda e incentivo durante todo o mestrado;
- Ao Prof. Dr. George Vourlitis pela paciência, colaboração e ajuda na estrutura do trabalho;
- À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsas;
- A Osvaldo, Durval, Jean e Adilson pela ajuda nas coletas e pelos momentos de companheirismo e brincadeiras no sítio experimental de Sinop;
- Ao Marcelo, Luciana e Pedro pelas caronas e apoio nos momentos em que estive em Cuiabá;
- Ao Grande amigo Durval que abriu as portas de sua casa para que eu pudesse passar os dias em que tinha que ficar em Cuiabá;
- Aos colegas do mestrado em especial ao Carlos e Fabilene pelos longos momentos engraçados quando estávamos escrevendo o artigo da disciplina do Campelo;
- Ao Comitê de Treinamento do Programa LBA (Experimento de Grande Escala Biosfera e Atmosfera na Amazônia) pelo incentivo e oportunidade;
- À Soilce pelo auxílio técnico na secretaria da Pós-Graduação em Física Ambiental (UFMT).
- A todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

SUMÁRIO

DE FIGURAS	VII
DE TABELAS	VIII
.....	IX
.....	X
INTRODUÇÃO.....	1
.1. PROBLEMÁTICA.....	1
.2. JUSTIFICATIVA	2
.3. OBJETIVO GERAL	2
.4. OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	3
.5. HIPÓTESES.....	3
REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	4
.1. FLORESTAS TROPICAIS E MUDANÇAS CLIMÁTICAS GLOBAIS.....	4
.2. RIBULOSE 1,5-BIFOSFATO CARBOXILASE/OXIGENASE (RUBISCO).....	6
.3. CICLO FOTOSSINTÉTICO DE REDUÇÃO DO CARBONO (PCRC).....	7
.4. CICLO FOTOSSINTÉTICO DE OXIDAÇÃO DO CARBONO (PCOC).....	8
.5. MÉTODOS DE ESTIMATIVA DE FOTORRESPIRAÇÃO.....	11
.5.1. Inibição de assimilação de CO ₂ líquido pelo O ₂	11
.5.2. Efluxo de CO ₂ em CO ₂ -livre no ar	12
.5.3. Isótopos de carbono.....	12
.5.4. Pós-iluminação “explosão de CO ₂ ”.....	13
.5.5. Cinética da Rubisco	14
.6. RESPIRAÇÃO MITOCONDRIAL	15
MATERIAL E MÉTODOS	18
.1. VARIÁVEIS METEOROLÓGICAS	20
.3. MEDIÇÕES DAS TROCAS GASOSAS	21
.3.1. MÉTODOS DE ESTIMATIVAS DA FOTORRESPIRAÇÃO.....	22
.4. ANÁLISES ESTATÍSTICAS	26
RESULTADOS DISCUSSÃO	27
.1. VARIÁVEIS CLIMATOLÓGICAS.....	27
.2. TROCAS GASOSAS.....	28
.2.1. Comportamento horário das variáveis fisiológicas	28
.2.2. Comportamento sazonal das variáveis fisiológicas	31
.2.3. Comportamento entre as alturas das variáveis fisiológicas	38
.3. MÉTODOS DE ESTIMATIVA DE FOTORRESPIRAÇÃO.....	41
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	44
BIBLIOGRAFIA	46

LISTA DE FIGURAS

1 – Ciclo fotossintético de carboxilação e oxidação do carbono.....	10
2 – Visão geral da respiração.....	17
3 - Localização da área de estudo (Imagem Landsat 7ETM+).....	18
4 – Representação esquemática da distribuição dos equipamentos meteorológicos instalados na torre da Física Ambiental, Sinop, Mato Grosso.	21
6 – Variação da condutância estomática e das taxas fotossintética líquida, respiratória, fotorrespiratória e de regeneração da RuBP em função das horas do dia, de folhas de <i>Brosimum lactescens</i> em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.	29
7 – Variação da temperatura foliar e da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo em função das horas do dia, de folhas de <i>Brosimum lactescens</i> em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.	31
8 – Variação da condutância estomática e das taxas fotossintética líquida, respiratória, fotorrespiratória e de regeneração da RuBP em função das estações do ano, de folhas de <i>Brosimum lactescens</i> em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.	32
9 - Taxas fotossintéticas em função da temperatura foliar de folhas de <i>Brosimum lactescens</i> em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.	36
13 – Variação das taxas fotorrespiratórias obtidas pelos métodos de pós-iluminação e cinética da Rubisco de folhas de <i>Brosimum lactescens</i> em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.	42

LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - Valores das variáveis meteorológicas para as diferentes alturas nas estações do ano, na área experimental, floresta de Transição Amazônia-Cerrado, em Sinop, Mato Grosso.....28

TABELA 2 – Médias das variáveis fisiológicas para as diferentes estações do ano, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.....34

TABELA 3 – Médias das variáveis fisiológicas para as diferentes alturas, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.....38

RESUMO

DALMAGRO, H.J. *Dinâmica da Assimilação do Carbono em Brosimum lactescens* S Moore (Moraceae) *na Floresta de Transição Amazônia-Cerrado*, 2009. 75f. Dissertação (Mestrado em Física Ambiental) – Instituto de Física, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá, 2009.

Um estudo micrometeorológico empregando o método de covariância de vórtices turbulentos revelou que na floresta de transição Amazônia-Cerrado, o processo de evapotranspiração respondia menos ao efeito da sazonalidade climática do que ao processo de assimilação líquida do carbono. Esse fenômeno motivou o desenvolvimento deste trabalho que, com o emprego de um sistema portátil de medição de fotossíntese, pretendeu avaliar a dinâmica anual da assimilação do carbono em uma espécie dominante desse bioma, o *Brosimum lactescens*. O estudo foi conduzido em uma área experimental da Fazenda Maracaí, situada a 50 km da cidade de Sinop, norte do Estado de Mato Grosso, durante o período de novembro de 2007 a outubro de 2008. De uma única planta, foram selecionadas três folhas situadas a 28 m e quatro folhas a 20 m nas quais, ao longo de sua ontogenia, foram realizadas medições de fotossíntese líquida, respiração e fotorrespiração. A fotorrespiração foi avaliada por dois métodos, o da pós-iluminação e o da cinética da Rubisco. Verificou-se que, quanto ao comportamento diurno, taxa fotossintética, a condutância estomática e a taxa de regeneração da RuBP apresentaram suas maiores médias às 8:00h, posteriormente declinando a valores mínimos nos horários do meio dia (12:00 e 13:00h). Em contrapartida, nesse mesmo horário a temperatura e a taxa respiratória exibiram suas médias mais elevadas. A taxa fotorrespiratória acompanhou o comportamento da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo, apresentando seus valores mais expressivos às 10:00h. Analisando-se sob o ponto de vista sazonal, a taxa fotossintética, a condutância estomática, a taxa de regeneração da RuBP e a taxa fotorrespiratória apresentaram médias significativamente superiores no período úmido quando comparadas às obtidas no período seco. Notou-se ainda comportamento oposto para as taxas respiratórias. Ao se efetuar comparações entre as alturas estudadas, obteve-se que as folhas localizadas no ápice da copa (28 m) apresentaram médias mais elevadas do que as localizadas a 20 m, para todas as variáveis fisiológicas estudadas. A taxa de perda fotorrespiratória foi de 33,10% da fotossíntese líquida para 20 m e de 36,01% para 28 m, não havendo discrepância estatística. No que tange à comparação dos métodos de estimativa da fotorrespiração, os resultados obtidos com o emprego do método da cinética da Rubisco foram significativamente superiores aos obtidos pelo método de pós-iluminação.

Palavras-Chave: Fotossíntese, respiração, fotorrespiração.

ABSTRACT

DALMAGRO, H.J. **Carbon Dynamics Assimilation in *Brosimum lactescens* S Moore (Moraceae) in a Transitional Amazonia-Savanna Forest**, 2009. 75f. Dissertation (Master's degree in Environmental Physics) - Institute of Physics, Federal University of Mato Grosso, Cuiabá, 2008.

A micrometeorological study using eddy covariance method revealed that in the Transitional Amazonia-Savanna Forest, evapotranspiration process was less affected by seasonal weather variation than net carbon assimilation. That phenomenon motivated the development of this work that, employing a portable photosynthesis system, intended to evaluate the annual dynamics of carbon assimilation in a dominant species of that bioma, *Brosimum lactescens*. The study was carried out in an experimental area of Fazenda Maracaí, located 50 km north-east of Sinop, north of Mato Grosso State, during the period of November of 2007 to October of 2008. From just one plant it was chosen three leaves at 28 m and four leaves at 20 m in which measurements of net photosynthesis, respiration and photorespiration were conducted along their ontogeny. Photorespiration was evaluated by two methods, the post-illumination and the Rubisco kinetics. It was verified that the photosynthesis diel behavior was characterized by an ascending tendency until it reaches its higher values at 10:00 h, reducing to its minimum values at noon (12:00 and 13:00h). Leaves located at 28 m presented higher photosynthesis rate than those located at 20 m. Photosynthesis rate for the leaves at both heights exhibited a decline in the dry season up to 66,41% for that at 20 m and 33,48% for that at 28 m. Photorespiration rate also decreased in dry season, presenting higher mean values at 28 m. Photorespiration loss rate was 33.10% of the net photosynthesis at 20 m and 36.01% at 28 m, with no statistical difference. The diel behavior of respiration rate was characterized by higher values during noon time. As well as all the other studied physiological variables, the respiration rate was higher at 28 m. Dry season was marked by higher respiration rate than the wet season. Net photosynthesis, respiration, and photorespiration responded to micrometeorological changes as well as to other related processes, such as stomatal conductance and leaf ontogeny. Comparing photorespiration methods, the results obtained by using the Rubisco kinetics were significantly higher to that obtained by the post-illumination method.

Keyword: Photosynthesis, respiration, photorespiration.

1. INTRODUÇÃO

1.1. PROBLEMÁTICA

O norte de Mato Grosso é formado essencialmente por dois tipos de vegetação: Cerrado e uma floresta de transição Amazônia-Cerrado. Essa região é marcada por uma modificação intensa e dinâmica do uso e ocupação do solo, com uma rápida devastação de áreas florestadas, em razão principalmente da política governamental de integração do território nacional ocorrida na década de 1970, e mais recentemente pelo fácil acesso à região pelas rodovias procedentes do centro e sul do Brasil. Desta forma, essa região apresenta-se como um sítio de interesse científico por permitir a realização do trabalho no sentido de avaliar como diferentes usos da terra podem afetar as dinâmicas de troca de energia e matéria entre a biosfera e a atmosfera em comparação com áreas remanescentes do bioma natural e, por outro lado, de avaliar nessas áreas remanescentes o seu comportamento a longo prazo diante das alterações nas áreas adjacentes.

Considerando o anterior, o programa de Física Ambiental da UFMT vem realizando atividades de pesquisa na Fazenda Maracaí, em uma área de reserva legal com vegetação nativa a 50 km de Sinop. Uma dessas atividades é a da avaliação das densidades de fluxo de energia e matéria pelo método de covariância de vórtices turbulentos, que revelou um efeito mais marcante do período seco do ano sobre a assimilação do carbono do que sobre o processo de evapotranspiração.

Com o objetivo de realizar uma investigação mais detalhada sobre esse fenômeno, foi proposto este trabalho que, escolhendo uma espécie dominante do bioma, fez uma avaliação da taxa fotossintética, da respiração e da fotorrespiração para avaliar como os fenômenos associados a esses processos poderiam explicar as razões causais do declínio na assimilação líquida do carbono pela floresta.

1.2. JUSTIFICATIVA

O desenvolvimento deste projeto foi motivado pelo fato de que a dinâmica do carbono tem sido estudada em ambientes controlados ou mantendo-se alguma variável climatológica constante, sendo escassos os trabalhos que priorizem o entendimento da fisiologia das plantas sobre condições ambientais naturais, especialmente em floresta de transição Amazônia-Cerrado. Como as variáveis fisiológicas respondem de maneiras diferentes às alterações de cada fator climatológico, ainda pouco se conhece sobre respostas ao conjunto desses fatores.

Nesse âmbito, as variáveis fisiológicas aqui enfatizados foram fotossíntese, fotorrespiração e respiração. A fotossíntese, pela sua importância como o principal mecanismo de seqüestro de carbono; a fotorrespiração e a respiração por serem processos inversos, atuando na liberação de CO₂.

Apesar de vários métodos estarem atualmente disponíveis, é fato que ainda hoje restam muitas incertezas a respeito a qual deles seria mais adequado para se quantificar a fotorrespiração. Desta forma, a realização de comparações entre métodos aplicados em folhas em seu ambiente natural é de fundamental importância, pois permite a análise das possibilidades de emprego destes.

Trabalhos como este possibilitam um maior entendimento da dinâmica da compreensão das relações solo-planta-atmosfera em função da sazonalidade local, além de contribuir para outros estudos relacionados.

1.3. OBJETIVO GERAL

Considerando-se o exposto, o presente trabalho teve como objetivo estudar a dinâmica da assimilação do carbono em *Brosimum lactescens* S Moore (Moraceae) uma espécie vegetal característica de floresta de transição Amazônia-Cerrado.

1.4. OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Estudar a sazonalidade das variáveis micrometeorológicas: radiação fotossinteticamente ativa, concentração atmosférica de CO₂ e temperatura, nas diferentes camadas do dossel (20 e 28 m);
- Identificar variações sazonais da assimilação do carbono (taxas fotossintética, fotorrespiratória e respiratória);
- Quantificar a taxa de regeneração da RuBP, através do método proposto por Sharkey (1986), avaliando a influência da sazonalidade nessa variável; e
- Comparar os métodos de pós-iluminação, proposto por Decker (1957), e da cinética da Rubisco, proposto por Farquhar & von Caemmerer (1982) e Sharkey (1988), para a estimativa da fotorrespiração.

1.5. HIPÓTESES

- A taxa fotossintética líquida, a taxa respiratória e a taxa de fotorrespiração das folhas situadas a 28 m são em média maiores que aquelas das folhas situadas a 20 m.
- Os ciclos diurnos das taxas fotossintética líquida, respiratória e da fotorrespiração, seguem a mesma dinâmica da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo durante o dia.
- O período seco do ano será aquele em que se registrarão os menores valores das taxas fotossintética líquida e respiratória e os maiores de fotorrespiração. Estes são os motivos que explicam a redução na assimilação líquida da floresta observados no período seco pelo método de covariância de vórtices turbulentos.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1. FLORESTAS TROPICAIS E MUDANÇAS CLIMÁTICAS GLOBAIS

A Amazônia ocupa uma área total de mais de 6,5 milhões de km², fazendo parte do território de nove países: Brasil, Venezuela, Colômbia, Peru, Bolívia, Equador, Suriname, Guiana e Guiana Francesa. Globalmente, a Amazônia contempla a maior floresta tropical permanente do mundo (FUJISAKA et al., 1998). Cerca de 85% do bioma amazônico fica em território brasileiro, onde ocupa mais de 5,5 milhões de km², aproximadamente 61% da área do país. Essa região, por questões administrativas brasileiras, é denominada Amazônia Legal, e inclui os estados: Acre, Amapá, Amazonas, Pará, Rondônia, Roraima, além de parte dos estados de Mato Grosso, Tocantins e Maranhão, totalizando 762 municípios (CECCON & MIRAMONTES, 1999; LENTINI et al., 2003).

Os biomas terrestres não possuem uma separação nítida entre si, apresentando uma zona transicional denominada ecótono. A zona de transição entre o Bioma Amazônico e o Bioma Cerrado ocorre ao longo de toda interface da distribuição entre os dois biomas. Esse ecótono apresenta uma fisionomia florestal composta de árvores mais espaçadas, com estrato arbustivo pouco denso e caracterizado pelas fanerófitas rosuladas, e pelas lianas lenhosas, com árvores perenes e dossel fechado (VOURLITIS et al., 2001).

As florestas de transição cobrem cerca de 129 mil km², onde grande parte desta

extensão territorial está na bacia Amazônica, entre a floresta Amazônica e o Cerrado (LENTINI et al., 2003). O território Mato-Grossense é formado por 42% de floresta de transição e Cerrado (VILANI 2004).

A região norte do estado do Mato Grosso presenciou uma acelerada imigração nos últimos 30 anos, após abertura de eixos rodoviários e incentivos do governo federal, como o Plano de Integração Nacional (PIN) que buscava colocar a Amazônia no ranking mundial da agricultura comercial (ARAÚJO, 2001). Aliado a isso, essa região apresenta grande diversidade e quantidade de recursos naturais sub-explorados, o que a torna um pólo atrativo de migrações.

Em virtude do aumento populacional significativo nos últimos anos e da expansão da agricultura e da pecuária na região, observa-se uma rápida transformação do ambiente. Estima-se que mais de 2.678 mil km² de floresta já foram desmatados apenas no território Mato-Grossense (INPE, 2008). As florestas constituem o maior reservatório de carbono existente no planeta (CEULEMANS et al. 1999), contendo de 20 a 100 vezes mais carbono por unidade de área que as plantações ou pastos. O desmatamento traz como consequência a liberação do carbono originalmente contido na vegetação e nos solos sob a forma de CO₂ para a atmosfera (PACHECO & HELENE, 1990).

A partir da revolução industrial e o crescente uso de combustíveis fósseis desde então, nos últimos 150 anos houve um incremento na concentração de CO₂ na atmosfera (DLUGOKENCHY et al., 1998; GALLOWAY et al., 2004; IPCC, 2001; PHOENIX et al., 2006; TOWNSEND et al., 2003; VITOUSEK et al. 1997), de 270 para 375 ppm (LUIZÃO, 2005), sendo que previsões antecipam que essa concentração irá dobrar até a metade do século XXI (PRENTICE 2001; STRECK, 2005). Há evidências de que este composto, assim como o metano (CH₄) e os aerossóis (partículas líquidas ou sólidas em suspensão na atmosfera) concorrem para alterar o clima em escala regional e global (IPCC, 2001). Na comunidade científica existem muito poucas dúvidas de que esse fenômeno da mudança do clima já está ocorrendo (BARNETT et al., 2005; HEGERL & BINDOFF, 2005; MITCHELL et al., 2001).

O incremento nas concentrações de CO₂ tem a capacidade potencial de determinar o aumento das taxas fotossintéticas dos ecossistemas terrestres

(GURNEY et al., 2002; GRIFFIN & SEEMANN 1996; SCHIMEL et al., 2001), de forma a poder torná-los capazes de incorporar mais carbono (MARABESI, 2007; MOTT, 1990). Muitos estudos têm como foco a resposta fotossintética à elevada concentração de CO₂ (para revisão ver CURE & ACOCK, 1986; CURTIS, 1996; CURTIS & WANG, 1998; GUNDERSON & WULLSCHLEGER, 1994; POORTER, 1993; WAND et al., 1999). Entretanto, esse mesmo incremento nas concentrações de CO₂ atmosférico contribui também para o aumento do efeito estufa devido sua grande força radiativa (+1,66 W m⁻²) e longo tempo de permanência na atmosfera (5-200 anos) (IPCC, 2001). Assim, o aparente efeito fertilizante do CO₂ pode ser inibido pelas mudanças climáticas induzidas sobre o intercâmbio gasoso das plantas e do solo (DAVIDSON & JANSSENS, 2006; SAXE et al., 2001;).

Nesse âmbito, para uma melhor compreensão dos efeitos do aumento das concentrações de CO₂ sobre as trocas gasosas das plantas, torna-se imperativo estudar uma enzima chave: a ribulose 1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco).

2.2. RIBULOSE 1,5-BIFOSFATO CARBOXILASE/OXIGENASE (RUBISCO)

A Rubisco é considerada por muitos pesquisadores como uma das proteínas mais abundantes do mundo (ANDREWS & LORIMER, 1987; AZCON-BIETO & TALON, 1993; ELLIS 1979; KERBAURY, 2004; KUNG 1976; WOODROW & BERRY, 1988), e, por esse motivo, é uma das enzimas de planta mais amplamente estudada (ANDREWS & LORIMER, 1987; CLELAND et al. 1998; GUTTERIDGE, 1990; GUTTERIDGE & GATENBY, 1995; JENSEN & BAHR, 1977).

A Rubisco está localizada no estroma do cloroplasto, onde catalisa as reações concorrentes de carboxilação ou de oxigenação do seu substrato: a ribulose 1,5-bifosfato (RuBP) (BROOKS & FARQUAR, 1985; LEEGOOD, 2007; OGREN, 1984; PARRY et al., 2003; STITT, 1991; von CAEMMERER, 2000; WANG et al., 1998). Essas características funcionais na folha variam com as concentrações relativas de CO₂ e O₂ no ar ambiente (YOSHIMURA et al., 2001), pois CO₂ e O₂

competem entre si pelo mesmo sítio ativo da Rubisco, reagindo com o mesmo substrato, a ribulose-1,5-bifosfato (RuBP) (KERBAURY, 2004, LEEGOOD, 2007).

2.3. CICLO FOTOSSINTÉTICO DE REDUÇÃO DO CARBONO (PCRC)

O ciclo fotossintético de redução do carbono (etapa bioquímica da fotossíntese) foi esclarecido pelo bioquímico norte-americano Melvin Calvin e seus colaboradores, principalmente Al Bassham e Andrew Benson na década de 1950 (CALVIN & BASSHAM, 1962). Os produtos gerados durante a etapa fotoquímica da fotossíntese, ATP e NADPH, são consumidos nessa etapa (KERBAURY, 2004). Quase todo o carbono entra no mundo biológico através do ciclo fotossintético de redução do carbono (PCRC); esta é a via mais importante do metabolismo do carbono nos cloroplastos (AZCON-BIETO & TALON, 1993; MARENCO & LOPES, 2005).

O ciclo de Calvin, também denominado Ciclo C₃, é realizado nos cloroplastos e pode ser estudado dividindo-o em três fases: carboxilação, redução e regeneração da RuBP (NITSCKE, 1991; TAIZ & ZEIGER, 2002; ZELITCH, 1971).

A fase carboxilativa compreende a reação catalisada pela enzima Rubisco (LARCHER, 2004). O dióxido de carbono que chega ao interior do cloroplasto primeiramente se combina com a RuBP. Como produto da carboxilação forma-se duas moléculas de 3-fosfoglicolato (PGA) – o primeiro composto estável do Ciclo C₃ (PORTIS, 1990; SHARKEY IN AZCON-BIETO & TALON, 1993).

Na fase redutiva, o PGA é fosforilado formando 1,3-bifosfoglicerato, para tanto requerendo ATP proveniente das reações luminosas. Posteriormente há redução a gliceraldeído-3-fosfato (GAP), sendo essa reação catalisada pela enzima NADP:gliceraldeído-3-fosfato desidrogenase (GAP desidrogenase), utilizando NADPH gerado na fase fotoquímica (MCGOWAN & GIBBES, 1974; TAIZ & ZEIGER, 2004). Esse processo é responsável pela maior parte da energia consumida no ciclo fotossintético de redução do carbono (PCRC) (SHARKEY IN AZCON-BIETO & TALON, 1993).

A terceira fase, a regenerativa, se processa a partir da formação de GAP. Esse monossacarídeo é reversivelmente convertido em diidroxiacetona-fosfato (DHAP)

através da enzima *triose-fosfato-isomerase*. Os dois açúcares fosfato, constituídos de três carbonos, são denominados trioses-fosfato. Uma série de reações enzimáticas interconvertem açúcares-fosfato de três, quatro, cinco, seis e sete átomos de carbono, e regeneram a molécula receptora primária do CO₂, a RuBP. Oito enzimas diferentes catalisam as dez reações que integram a etapa regenerativa do ciclo fotossintético de redução do carbono (KERBAURY, 2004).

Para fixar uma molécula de CO₂, a energia total requerida é de 2 NADPH + 3 ATP. Isso porque 2 NADPH e 2 ATP são necessários para originar 2 PGA por cada carboxilação, e, adicionalmente, 1 ATP é utilizado para converter a ribulose 5-fosfato em RuBP (SHARKEY IN AZCON-BIETO & TALON, 1993).

A fixação ininterrupta de CO₂ durante a fotossíntese requer que a RuBP seja continuamente regenerada, sendo que quanto maior a velocidade de formação da RuBP, maior a capacidade de fixação de CO₂. Desta forma, a velocidade de assimilação de CO₂ depende da taxa de geração dos carboidratos intermediários que conduzem à formação de moléculas de RuBP (KERBAURY, 2004). Logo, as respostas da fotossíntese ao incremento de CO₂ são determinadas, principalmente, pela capacidade de carboxilação e de regeneração de RuBP (FARQUAR et. al, 1980; MOTT, 1990; ONODA, 2004).

2.4. CICLO FOTOSSINTÉTICO DE OXIDAÇÃO DO CARBONO (PCOC)

Acoplado ao processo fotossintético nos tecidos que contêm cloroplasto, ocorre em plantas C₃, na presença de luz, um metabolismo que se assemelha à respiração mitocondrial, consumindo O₂ e liberando CO₂. A esse metabolismo é dado o nome de fotorrespiração. (CANVIN, 1979; HUSIC et al., 1987; LARCHER, 2004; ZELITCH, 1979).

Como exposto anteriormente, uma importante propriedade da Rubisco é sua capacidade de catalisar tanto a reação de carboxilação quanto a de oxigenação da RuBP. A oxigenação é a reação primária da fotorrespiração, que origina 1 PGA e 1 PGly (AZCON-BIETO & TALON; 1993; BROOKS & FARQUAR, 1985; KEYS,

1986; OGREN & BOWES, 1971; PARRY et al., 2003; STITT, 1991; von CAEMMERER, 2000; WANG et al., 1998). Em seguida, ocorre uma série de reações, denominada ciclo C_2 ou ciclo fotossintético de oxidação de carbono (PCOC) (AZCON-BIETO & TALON; 1993; HUSIC et al., 1987).

Esse ciclo consiste na decomposição do 2-PGly em glicolato e fosfato, no cloroplasto. O glicolato é transportado, então, ao peroxissomo mais próximo, onde ocorre a sua oxidação em glioxilato na presença de O_2 . Na mitocôndria (ou no cloroplasto), cada duas moléculas de glicina são combinadas, produzindo serina e liberando CO_2 (HUSIC et al., 1987, SHARKEY 1988). Berry et al. (1978) dão suporte a essa estequiometria. A serina é recebida pelo metabolismo dos aminoácidos ou, após desaminação, convertida em glicerato via hidroxipiruvato. O glicerato pode ser fosforilado no cloroplasto e retornar ao ciclo de Calvin ou ainda ser utilizado em outras vias metabólicas (LARCHER, 2004).

Em síntese, duas moléculas de fosfoglicolato (quatro átomos de carbono), perdidos no ciclo de Calvin pela oxigenação da RuBP, são convertidas em uma molécula de 3-fosfoglicerato (três átomos de carbono) e um CO_2 . Em outras palavras, 75% do carbono perdido pela oxigenação da RuBP são recuperados pelo ciclo oxidativo fotossintético C_2 do carbono e retornados ao ciclo de Calvin (LORIMER, 1981). Os 25% restantes do carbono são liberados em forma de CO_2 (AZCON-BIETO & TALON; 1993) (Figura 1).

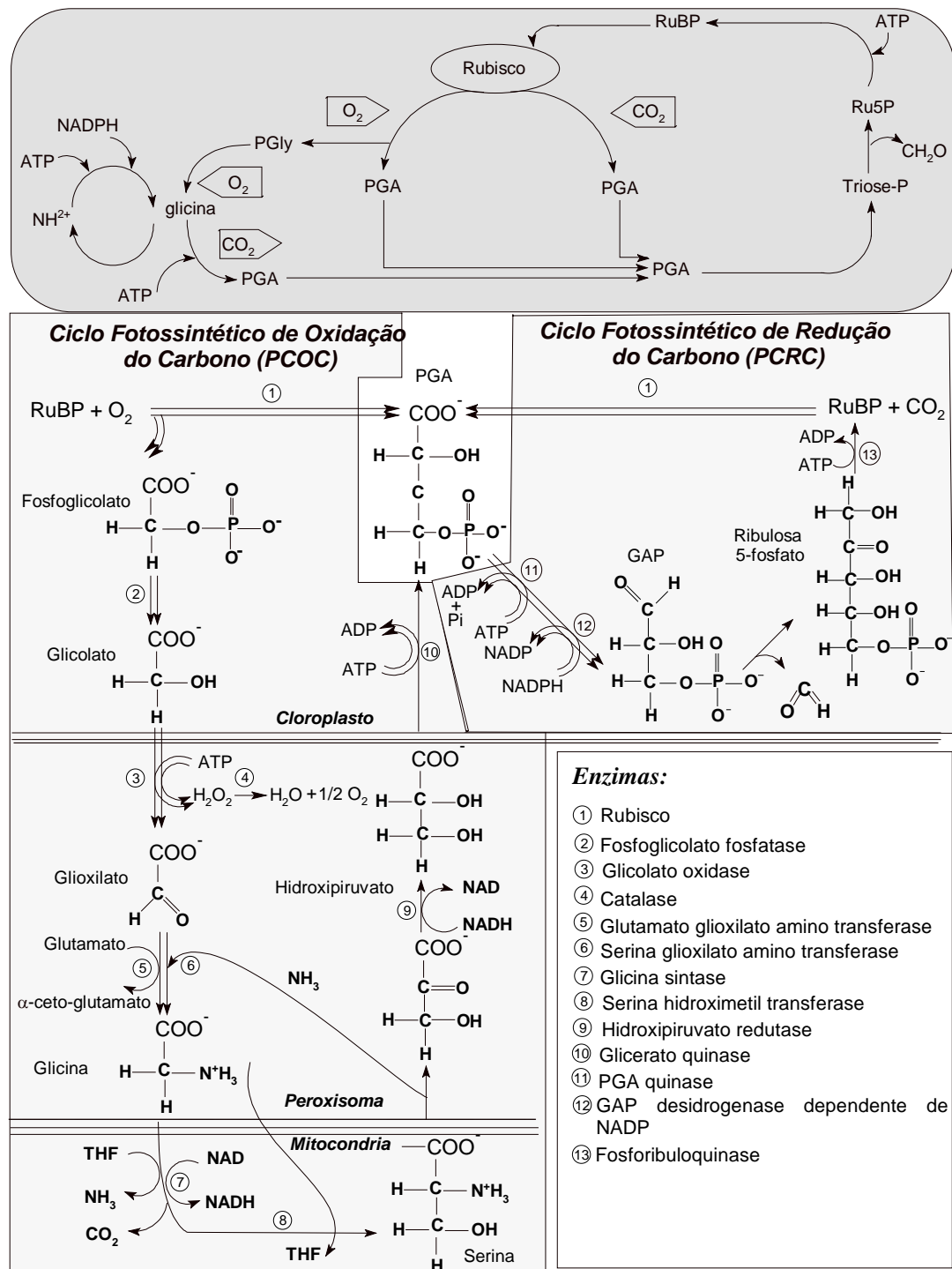


FIGURA 1 – Ciclo fotossintético de carboxilação e oxidação do carbono

Fonte: Sharkey (1993) e Von Caemmerer (2004) modificadas.

2.5. MÉTODOS DE ESTIMATIVA DE FOTORRESPIRAÇÃO

A partir da constatação da fotorrespiração, como uma oxidação diferente da respiração escura, e da verificação das perdas por ela ocasionada nos produtos primários acumulados pela fotossíntese (ZELITCH, 1971; MOYSE, 1980; GAUDILLERE, 1982), os primeiros trabalhos de pesquisa buscaram técnicas capazes de determinar a sua intensidade. Apesar do esforço considerável apontado para elucidar a fisiologia, identificação de metabólitos intermediários, e regulação de fotorrespiração durante os últimos 20 anos, muitas incertezas restam quanto à magnitude desse importante processo em folhas C_3 .

Há diversos métodos para se estimar a fotorrespiração (ZELITCH, 1979), porém a maioria desses métodos negligencia os fluxos de reciclagem de gás (LUDWIG & CANVIN, 1971). Reciclagem é o fenômeno por meio do qual o CO_2 liberado pela fotorrespiração é capturado pela fotossíntese ao invés de deixar as folhas, ou pelo qual o O_2 liberado pela fotossíntese é capturado pela fotorrespiração. Os fluxos que são reciclados são “invisíveis” do lado de fora da folha e por isso não são medidos (GERBAUD & ANDRE, 1987).

Dentre os diferentes métodos disponíveis para medir a fotorrespiração, pode-se citar: inibição de assimilação de CO_2 líquido pelo O_2 ; efluxo de CO_2 em CO_2 -livre no ar (ZELITCH, 1979); isótopos de carbono (BRAVDO & CANVIN, 1979; LUDWIG & CANVIN, 1971); pós-iluminação “explosão de CO_2 ” (DECKER, 1955; KEYS, 1986; TREGUNNA et al., 1961) e cinética da Rubisco (FARQUHAR & von CAEMMERER, 1982; SHARKEY, 1988). Esses métodos serão brevemente abordados a seguir.

2.5.1. Inibição de assimilação de CO_2 líquido pelo O_2

Este método consiste em comparar as taxas de fotossíntese líquida obtidas em duas condições: atmosfera com 2% e 21% de O_2 , mantendo-se constante a concentração de CO_2 . Desta forma, obtém-se uma estimativa do valor da fotorrespiração como sendo a diferença entre a taxa fotossintética líquida obtida na condição de restrição da fotorrespiração (2% de O_2) e a obtida na condição natural

(21% de O₂) (FERRI, 2004). Então, assume-se que quando há a redução da concentração de O₂ na câmara controlada, a RuBP que seria consumida pela oxigenação, fica então disponível para a carboxilação, aumentando assim a fotossíntese líquida (ZELITCH, 1971).

Os argumentos que Sharkey (1986) utilizou para criticar esse método foram dois: (a) se a disponibilidade de Rubisco não for suficiente para utilizar a RuBP extra ou se não houver capacidade para regenerar RuBP, a avaliação da taxa máxima de fotossíntese fica comprometida. Em outras palavras, a bioquímica da fotossíntese que media a produção de compostos intermediários pode ser limitada por algum fator e essa limitação pode afetar a assimilação do CO₂ e (b) quando o processo fotossintético passa a ser limitado pela síntese do amido e da sacarose, a Rubisco perde a sensibilidade ao O₂ mesmo havendo fotorrespiração.

2.5.2. Efluxo de CO₂ em CO₂-livre no ar

Por este método, a estimativa da fotorrespiração se faria a partir de medições da taxa fotossintética líquida na condição natural e na condição de ar desprovido de CO₂. A diferença entre as taxas seria, em tese, a taxa fotorrespiratória. Contudo, segundo Sharkey (1988), este método pode falhar por três razões. Em primeiro lugar, o CO₂ é um inibidor competitivo da fotorrespiração e, assim, a taxa de fotorrespiração se incrementa no ar livre de CO₂ em relação ao ar normal. Segundo, a reserva de RuBP pode ser muito baixa nas folhas expostas ao ar livre de CO₂ (BADGER et al., 1985) ocasionando valores de taxas muito baixos. Terceiro, Rubisco torna-se menos ativa em CO₂-livre do ar (von CAEMMERER & EDMONDSON 1986), novamente causando taxas baixas medidas.

2.5.3. Isótopos de carbono

Essa técnica emprega gás carbônico marcado com ¹⁴C (LUDWIG & CANVIN, 1971) na folha por um curto período (segundos). Essa alimentação deve ser bastante curta, para que os metabólitos do caminho de oxidação do carbono fotossintético não contenham nenhum ¹⁴C. Assim, a taxa de assimilação líquida de

$^{14}\text{CO}_2$ será proveniente apenas da reação de carboxilação (fotossíntese real) (FERRI, 2004). A taxa de fotossíntese aparente é medida pelas técnicas padrão de análises de gás por infra-vermelho. Então, assume-se que a taxa de fotorrespiração é equivalente à diferença entre a fotossíntese verdadeira e a aparente (SHARKEY, 1988).

Gerbaud e André (1987) mostraram que esse método pode apresentar um erro de 20% na medição de fotorrespiração, em razão do mesmo ignorar o chamado efeito reciclagem. Para encontrar a taxa de fotossíntese "verdadeira" através dos fluxos de $^{14}\text{CO}_2$, é necessário conhecer a atividade específica do CO_2 no local da carboxilação. O cálculo da atividade específica de CO_2 no interior da câmara foliar é relativamente simples, porém essa atividade é menor do que aquela encontrada no exterior da folha (SHARKEY, 1988). Além disso, é bem conhecido que a Rubisco discrimina $^{13}\text{CO}_2$ (um isótopo estável que ocorre naturalmente) em relação a $^{12}\text{CO}_2$ (FARQUHAR & von CAEMMERER, 1982, O'LEARY 1981), acreditando-se ser de cerca de 2,9% em saturação de CO_2 (SHARKEY, 1988). Adicione-se a isso o fato de que a discriminação contra $^{14}\text{CO}_2$ é cerca de duas vezes maior que a do $^{13}\text{CO}_2$ (O'LEARY 1981). Logo, tem-se que os isótopos encontram diferentes resistências a carboxilação, podendo esse método apresentar um erro acumulado de cerca de 25% (SHARKEY, 1988).

2.5.4. Pós-iluminação “explosão de CO_2 ”

O método de pós-iluminação consiste em, após um período de iluminação das folhas em condições de equilíbrio no que se refere às trocas de CO_2 com o ambiente, promover o desligamento da luz (DECKER, 1955; TREGUNNA et al., 1961; KEYS, 1986). Observa-se, então, um brusco aumento da liberação de CO_2 nos primeiros minutos que seguem ao início do período de escuro (FERRI, 2004). Decker e Tio (1959) propuseram que este “aumento pós-iluminação” da liberação de CO_2 significa que algum composto sintetizado na luz seria armazenado, e sua utilização continuaria a ocorrer no escuro enquanto houvesse disponibilidade de substrato para o processo, denominando esse processo de fotorrespiração.

Destacam-se aqui duas razões pelas quais esse método falha como uma medição quantitativa de fotorrespiração. A primeira razão é a existência de um valor

variável de assimilação de CO₂ depois de desligar a luz (LAISK et al. 1984; SHARKEY et al. 1986), o que mascara algumas explosões de CO₂. A segunda fundamenta-se no fato de a respiração mitocondrial ocorrer durante esse período de pós-iluminação, podendo mudar dramaticamente nos primeiros poucos minutos depois de desligar a luz (AZCON-BIETO & OSMOND, 1983).

O método de pós-iluminação, proposto por Decker (1957), foi usado no presente trabalho por apresentar as seguintes vantagens: a) minimiza o problema de refixação de CO₂ fotorrespiratório durante a fotossíntese; b) pode ser conduzido através de uma gama de concentrações de CO₂ e O₂; c) é tecnicamente e conceitualmente direto; e d) é amplamente utilizado.

2.5.5. Cinética da Rubisco

A perspectiva geralmente frustrante de se estimar a taxa de fotorrespiração em folhas é contrastada pelos avanços no entendimento da cinética da Rubisco (SHARKEY, 1988). A importância da Rubisco na determinação da taxa de fotossíntese havia sido inferida a partir de correlações entre a taxa fotossintética e a quantidade de proteína da Rubisco em folhas (BJORKMAN 1968; BOWES et al. 1972; WAREING et al. 1968). Após Bowes et al. (1971) demonstrarem a atividade oxigenase da Rubisco, Laing et al. (1974) e Peisker (1974) mostraram que a sensibilidade da assimilação fotossintética de CO₂ à concentração de O₂ poderia ser explicada a partir das propriedades cinéticas da Rubisco. Eles apresentaram as primeiras equações cinéticas das taxas da Rubisco saturada com RuBP e as utilizaram para formular equações para a taxa de assimilação de CO₂.

A equação empregada para calcular a fotorrespiração vem sendo utilizada desde então (FAQUHAR & von CAEMMERER 1982; LAING et al. 1974) e não houve discordância sobre a mesma desde o relatório original. Contudo, algumas das suas variáveis são de difícil determinação. Pela combinação de equações, Farquhar & von Caemmerer (1982) mostraram que a proporção de oxigenação pela carboxilação pode ser calculada mais facilmente se os parâmetros cinéticos necessários para determinar essa proporção forem tomados em conjunto e determinados pelas técnicas analíticas de troca de gás. Desta forma define-se o ponto de compensação na

ausência de respiração Γ_* . Books e Farquhar (1985) usaram avançadas técnicas de análise de troca de gás para determinar Γ_* a uma variação de temperatura. Esses dados podem ser usados para calcular a taxa de fotorrespiração (SHARKEY, 1988).

2.6. RESPIRAÇÃO MITOCONDRIAL

A respiração é um processo (oxidativo) metabólico central e extremamente complexo em plantas superiores (MEDINA, 2009). Na respiração vegetal, o carbono celular reduzido gerado durante a fotossíntese é oxidado a CO_2 e H_2O , oxidação esta acoplada à síntese de ATP. A respiração ocorre em três estágios principais: a glicólise, o ciclo do ácido cítrico e a fosforilação oxidativa. Esta última compreende a cadeia de transporte de elétrons e a síntese de ATP (MARENCO & LOPES, 2005; TAIZ & ZEIGER, 2004).

A sacarose e o amido constituem os principais substratos respiratórios em plantas (AZCON-BIETO & TALON, 1993). Esses substratos são gerados por outros processos celulares e entram nas rotas respiratórias. As rotas da glicólise e das pentoses fosfato no citosol e no plastídeo convertem açúcares em ácidos orgânicos, via hexoses fosfato e trioses fosfato, gerando NADH ou NADPH e ATP (DAY e COPELAND, 1993). Os ácidos orgânicos são oxidados no ciclo mitocondrial do ácido cítrico e NADH e FADH_2 produzidos nessa etapa fornecem a energia para a síntese de ATP na cadeia de transporte de elétrons pela atividade da ATP sintase na fosforilação oxidativa (TAIZ & ZEIGER, 2004).

O termo respiração, geralmente, tem sido empregado como perda de CO_2 ou de matéria seca pela planta (catabolismo). Ou seja, conceitualmente, fotossíntese e respiração são processos antagônicos, onde o primeiro representa ganho e o segundo perda de assimilação de carbono líquido (BRAVDO, 1968; DECKER, 1955, 1957; ECLE & SCHENK, 1952; EL-SHARKAWY, et. al. 1967; LARCHER, 2004; MOSS, 1966; PEREIRA, 1989; TAIZ & ZEIGER, 2006; TREGUNNA, 1966; ZELITCH, 1966). Porém, ressalta-se aqui que nem todo carbono que entra na rota respiratória termina como CO_2 . Muitos processos anabólicos ocorrem vinculados à respiração, como por exemplo aqueles que envolvem a síntese de substâncias

orgânicas importantes para o crescimento a partir de compostos intermediários desviados das rotas respiratórias, utilizando redutores (NADH, FADH₂) e energia (ATP) também produzidos na respiração (SALISBURY & ROSS, 1992). Desse modo, a respiração está associada à síntese de novos compostos e novos tecidos e acoplada à manutenção estrutural através da renovação de ATP e NADPH (MEDINA, 2009). Assim pode ser necessária uma alta taxa respiratória, quando uma síntese rápida de novo material está associada ao crescimento, e o contrário quando a energia dos substratos é usada com baixa eficiência durante a formação de material novo (crescimento) ou para satisfazer demandas energéticas associadas à manutenção do sistema célula (MARENCO & LOPES, 2005) (Figura 2).

A proporção de carbono respirado em relação à de carbono fixado na fotossíntese (relação respiração/fotossíntese) varia com a espécie, idade da planta e condições ambientais (AMTHOR, 2000).

Devido à existência de rotas alternativas para a conversão de amido e sacarose em substratos respiratórios, e devido a que parte do transporte eletrônico nas mitocôndrias não está acoplado à síntese de ATP, a estequiometria da síntese de ATP não pode ser calculada facilmente. É provável que esta estequiometria varie dependendo das necessidades de uma célula concreta ou de um tecido em particular (DAY & COPELAND, 1993).

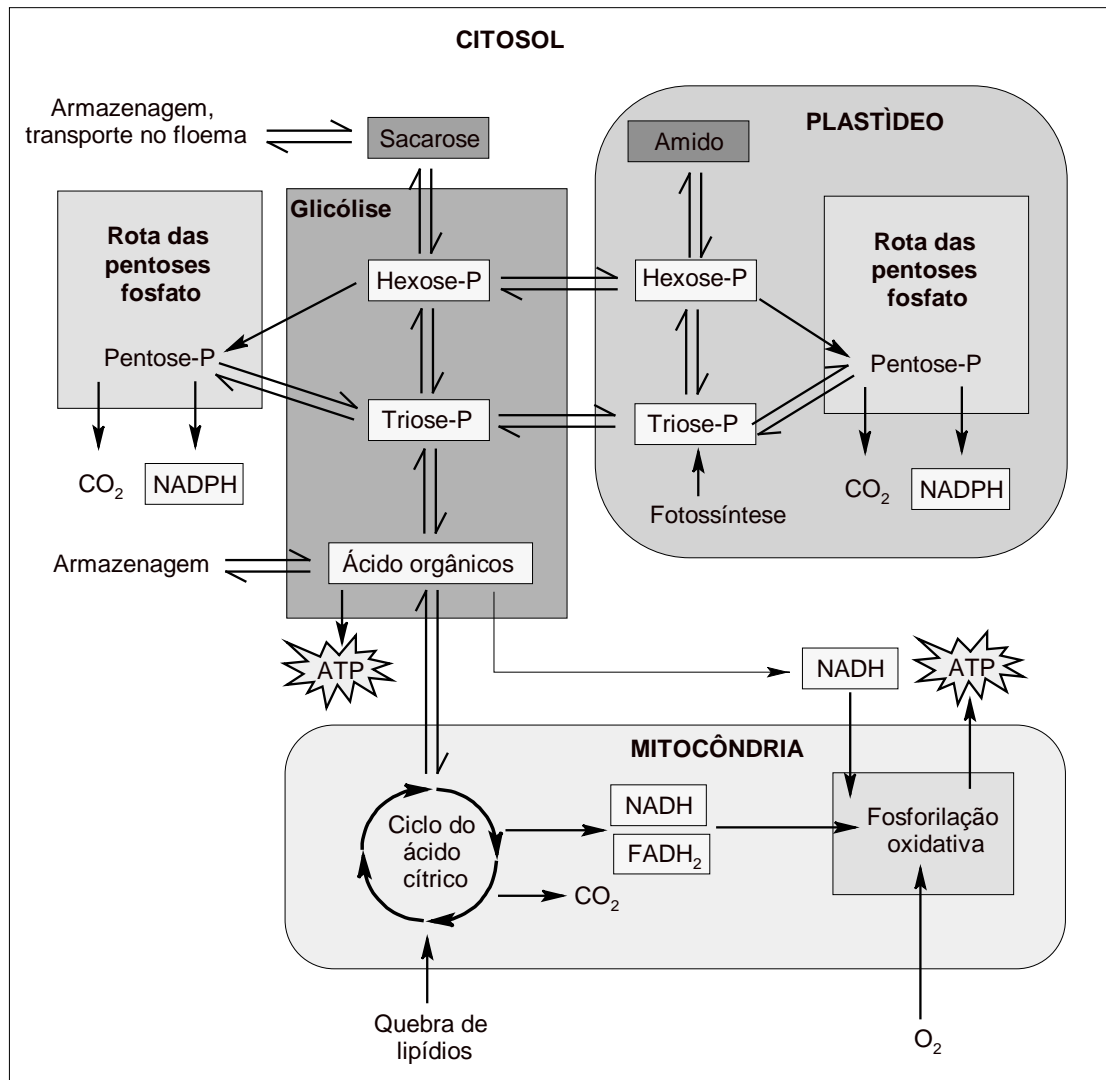


FIGURA 2 – Visão geral da respiração.
Fonte: Taiz & Zeiger (2004).

3. MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado a 50 km a nordeste de Sinop, Mato Grosso, Brasil ($11^{\circ}24'43.4''S$; $55^{\circ}19'25.7''W$), a 423 m acima do nível do mar, onde se encontra instalada uma torre micrometeorológica de 42 m de altura pertencente ao programa de pós-graduação em Física e Meio Ambiente da Universidade Federal do Mato Grosso (UFMT), que participa do projeto “Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia (LBA)” (Figura 3).

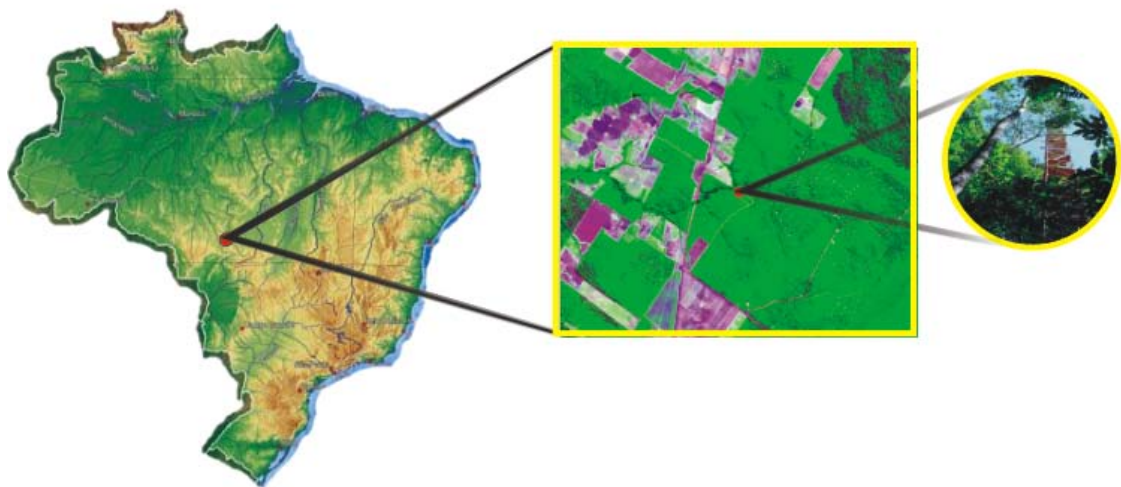


FIGURA 3 - Localização da área de estudo (Imagem Landsat 7ETM+)

A área de estudo é constituída por uma floresta tropical de transição, que ocupa o ecótono entre os biomas Floresta Amazônica e Cerrado (ACKERLY et al., 1989). Conforme classificação de Köppen (VIANELLO & ALVES, 1991) o clima nessa região é do tipo AW, mostrando uma pequena variação sazonal na temperatura, com uma maior variação no padrão de precipitação, sendo caracterizado por duas estações bem definidas: seca (junho a setembro) e úmida (dezembro a março); e apresentando

dois períodos de transição, um seco-úmido (outubro e novembro) e um úmido-seco (abril e maio) (VOURLITIS et al., 2002).

De acordo com a classificação feita pelo laboratório de solos da UFMT, o solo dessa região é classificado como neossolo quartzarênico órtico do tipo A moderado e álico, com profundidade de 50 cm e textura arenosa com 83,6% de areia, 4,4% de silte e 2,2% de argila (PRIANTE FILHO et al., 2004). Estes solos, além de bastante arenosos, são pobres em nutrientes, têm alta porosidade e drenam rapidamente a saturação provocada por fortes chuvas (VOURLITIS et al., 2002).

A vegetação é classificada como floresta de transição da ombrófila para a estacional (VILANI, 2006) e é constituída por espécies arbóreas cuja altura média das árvores varia de 28-30 m. Essas espécies são típicas de floresta amazônica (ACKERLY et al. 1989, LORENZI 2000; 2002), tendo como principais representantes *Tovomita sp*, *Brosimum sp*, *Qualea sp*, *Vochysia sp*, *Ocotea spixiana*, *Dinizia Excelsa*, *Quina pteridophilla*, *Mezilaurus itauba* (VOURLITIS et al., 2001; 2002).

Neste trabalho, a espécie estudada foi a *Brosimum lactescens*, em razão de ser uma das espécies dominantes do ecótono e também por sua localização mais próxima da torre micrometeorológica, facilitando assim o acesso a sua copa para os processos de coleta de dados. Seguindo a classificação proposta por MORELLATO et al. (1989), quanto aos padrões de produção e queda das folhas, essa espécie inclui-se na categoria semi-decídua, e possui o comportamento que segue descrito: a) em meados de março surgem as gemas apicais; b) ocorre a expansão de duas folhas quando começam as chuvas, em setembro; c) logo que as chuvas se tornam mais frequentes e intensas, há uma explosão do crescimento do ramo e um aumento do número de folhas expandidas; d) em novembro pode-se observar que as folhas jovens estão totalmente expandidas; e algumas folhas velhas (que surgiram no ano anterior) estão em processo de senescência, tendo sido observado um processo de abscisão foliar mais intenso no período da seca até o início de agosto. Em razão do exposto, elegeu-se o mês de novembro para dar-se início à realização das coletas de intercâmbio gasoso.

3.1. VARIÁVEIS METEOROLÓGICAS

Foram realizadas medidas de radiação fotossinteticamente ativa (PAR) por meio de 2 sensores (LI-190SB, LI-COR) instalados em diferentes alturas na torre micrometeorológica, um a 40 m (PARi) para registro de valores de PAR incidente total; e outro a 20 m (PAR-20) para valores filtrados pela ação do dossel, ou seja, PAR incidente parcial.

A precipitação pluviométrica (PPT) foi medida utilizando-se um pluviômetro Galaxy, (Paraná, Brasil) pertencente à Fazenda Continental, o qual foi fixado em um poste a uma altura de 1,5 m do solo e a uma distância de 15 m de outros obstáculos. Os registros do volume de água foram efetuados diariamente em um mapa pluviométrico.

Os dados da umidade relativa do ar (*UR*) foram obtidos por meio de um termohigrômetro modelo HMP54AC (Campbell Scientific, Inc) com capacidade de medir a umidade na faixa de 0 a 100%, disposto a uma altura de 29 m.

As concentrações de CO₂ nas diferentes camadas do dossel foram medidas com o auxílio de um sistema de bomba de diafragma e válvula solenóides que retiravam amostras do ar nas alturas de 20 e 28 m e as conduziam para um analisador de gás de CO₂ de circuito fechado LI-820 (LI-COR, Inc. Lincoln, NE, USA).

Visando a obtenção de dados referentes à temperatura do ar, utilizou-se dois termopares de cobre-constantan, instalados às mesmas alturas em que foram retiradas amostras para concentração de CO₂.

O armazenamento e a coleta dos dados micrometeorológicos foram efetuados utilizando-se um datalogger modelo CR10X (Campbell Scientific, Inc.), um armazenador de dados do modelo SM4M (Campbell Scientific, Inc.) e um multiplexador modelo AM25T (Campbell Scientific, Inc.). Conforme programação prévia de todos os equipamentos, as leituras foram realizadas a cada 30 segundos e as médias armazenadas a cada 30 minutos pelo sistema de controle, aquisição e registro de dados. O programa utilizado para interface entre datalogger e o computador foi o PC208W (Campbell Scientific, Inc.).

Além dos equipamentos supracitados, também estava instalado na torre um sistema de correlação de vórtices turbulentos e um Anemômetro Sônico (Applied Technologies, Inc.).

Todos alimentados por um sistema constituído por painel de energia solar fotovoltaica com 10 placas solares de 75 w modelo SP75 (Siemens Ltda) e um banco de baterias de 12volts/150Ah cada (Figura 4).

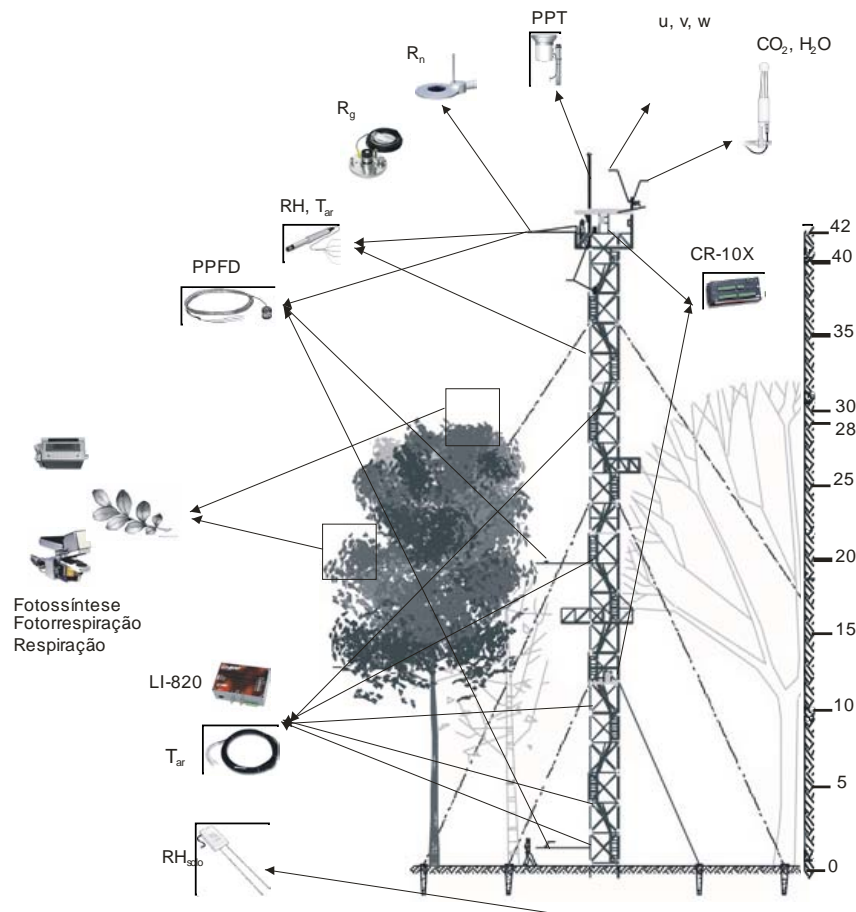


FIGURA 4 – Representação esquemática da distribuição dos equipamentos meteorológicos instalados na torre da Física Ambiental, Sinop, Mato Grosso.

3.3. MEDIÇÕES DAS TROCAS GASOSAS

Avaliaram-se as características fisiológicas (fotossíntese, respiração, fotorrespiração) de folhas completamente expandidas ("maduras"), selecionadas aleatoriamente e identificadas por meio de lacres numerados, na parte inferior e superior do dossel, correspondente às alturas de 20 e 28 m (Figura 4).

Utilizando-se um sistema portátil LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), as medidas de intercâmbio gasoso foram realizadas mensalmente, durante o ciclo de um dia, em intervalos de uma hora até que fosse verificada a ausência de fotossíntese na folha estudada. Com esse equipamento, cada folha selecionada foi “clipada”, e foram utilizados os dados de temperatura e concentração de CO₂ do ar, e densidade de fluxo fotossinteticamente ativo, de forma que a câmara refletia as condições do ambiente externo daquele instante. A cada hora da medição, o aparelho foi programado para realizar 70 registros espaçados a intervalos regulares de 1 segundo para cada folha, sendo que desses, 15 eram destinados à obtenção de dados para fotossíntese e 55 para respiração e/ou fotorrespiração. As medições só foram realizadas quando o coeficiente combinando as variações de gás carbônico, água e fluxo de ar (ΔCO_2 , $\Delta\text{H}_2\text{O}$ e Δu_e , respectivamente) apresentou-se abaixo de 1,0% (período de estabilização da medição), com um tempo de espera não inferior a três minutos.

A concentração de CO₂ do ar que entra na câmara que contém a folha é diferente da do ar que sai da mesma, devido ao seqüestro de CO₂ via fotossíntese e à liberação de CO₂ via respiração e/ou fotorrespiração (LI-COR, 2004). Essa diferença foi registrada pelo IRGA (“*Infra Red Gas Analyser*”) utilizando um feixe de infravermelho. De posse dessas medidas e dos dados referentes a temperatura, fluxo volumétrico do ar local, área foliar e pressão atmosférica no local de trabalho, um computador integrado no corpo do IRGA calculou os valores de fotossíntese líquida, concentração intercelular de CO₂ e temperatura foliar baseado nas equações de von Caemmerer & Farquhar (1981).

3.3.1. MÉTODOS DE ESTIMATIVAS DA FOTORRESPIRAÇÃO

Foram utilizados dois métodos para medição da taxa de fotorrespiração: o de pós-iluminação “explosão de CO₂” (DECKER, 1955) e o da estimativa através da cinética da Rubisco (FARQUHAR & von CAEMMERER, 1982; SHARKEY, 1988), conforme encontram-se descritos nos itens que seguem.

3.3.1.1. Método Pós-Iluminação

O método de pós-iluminação consistiu em, primeiramente, aguardar o período de estabilização da folha às condições de luz, temperatura, umidade relativa e concentração atmosférica de CO₂ do perfil do dossel e do horário em curso. Depois de decorridos os primeiros 15 segundos empregados na medição da fotossíntese líquida, promoveu-se o desligamento da luz, proporcionando um ambiente escuro dentro da câmara que continha a folha, com registro contínuo do intercâmbio gasoso a intervalos regulares de um segundo. Procedeu-se então a observação de um aumento acentuado de CO₂ ao tempo em que a luz foi desligada, até alcançar um valor máximo, a partir do qual esse valor se reduzia e se mantinha estável (respiração), havendo em seguida uma estabilização, a qual correspondia à respiração. O valor desse pico foi subtraído da respiração, resultando na fotorrespiração.

3.3.1.2. Método através da Cinética da Rubisco

Neste caso, o cálculo da fotorrespiração foi a partir da obtenção da taxa de oxigenação, estimada conforme a Equação 1 (FARQUHAR et al., 1980):

$$v_o = V_o \cdot \frac{O}{O + K_o(1 + C/K_c)} \cdot \frac{R}{R + K_r} \quad (\text{eq. 1})$$

Onde:

- v_o = taxa de oxigenação;
- V_o = Vmax da função oxigenase da Rubisco ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$);
- O = pressão parcial de O₂ (mbar);
- C = pressão parcial de CO₂ (μbar);
- K_o = constante de oxigenação (mL L^{-1});
- K_c = constante de carboxilação ($\mu\text{L L}^{-1}$);
- R = concentração de RuBP (μM);
- K_r = K_m da Rubisco para RuBP (μM).

Em razão de alguns parâmetros dessa equação serem de difícil determinação, Sharkey (1988) descreveu um método indireto de cálculo de fotorrespiração, utilizando as equações abaixo numeradas de 2 a 7.

A razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação é definida por Farquhar et al. (1980) como:

$$\Phi = \frac{v_o}{v_c} = \frac{V_o}{V_c} \cdot \frac{O/K_o}{C/K_c} \quad (\text{eq. 2})$$

Em que: Φ = razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação;

v_c = taxa de carboxilação ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$);

V_c = Vmax da função carboxilase da Rubisco ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

Se ignorada a respiração, com exceção da fotorrespiração, pode-se dizer que quando há duas oxigenações para cada carboxilação o fluxo líquido de CO_2 é igual a zero. A pressão parcial de CO_2 em que isso ocorre foi denominada gamma estrela (Γ^*), que é definida como ponto de compensação na ausência de respiração (FARQUHAR et al., 1980).

$$\Gamma_* = \frac{0,5V_oK_cO}{V_cK_o} \quad (\text{eq. 3})$$

A partir das equações 2 e 3 pode-se demonstrar que

$$\Phi = 2\Gamma_* / C \quad (\text{eq. 4})$$

Como a determinação de Γ_* é dificultada, por requerer técnicas analíticas avançadas de trocas gasosas, Brooks e Farquhar (1985) determinaram o Γ_* ao longo de um intervalo de temperaturas. Os seus resultados foram (Γ_* em $\mu\text{L L}^{-1}$), quando a concentração de O_2 é de 21%.

$$\Gamma'_* = 42,7 + 1,68(T - 25) + 0,0012(T - 25)^2 \quad (\text{eq. 5})$$

$$\Gamma_* = \Gamma'_* \cdot P \quad (\text{eq. 5a})$$

Onde: T = temperatura (°C),
 P = pressão atmosférica (bar).

Para calcular a taxa de fotossínteses, utilizou-se a equação 6:

$$A = v_c - 0,5v_o - R_d \quad (\text{eq. 6})$$

Sendo que:

A = assimilação fotossintética de CO_2

R_d = respiração mitocondrial – é a taxa de evolução de CO_2 proveniente de outros processos diferentes da fotorrespiração.

A taxa de oxigenação de Rubisco (v_o) é multiplicada por 0,5, porque metade de um mol de CO_2 é desenvolvida para cada mol de eventos de oxigenação.

Substituindo a equação 2 na 6, e isolando-se v_o pode-se expressar:

$$v_o = (A + R_d) / \left(\frac{1}{\Phi} - 0,5 \right) \quad (\text{eq. 7})$$

Para o cálculo da taxa de fotorrespiração, R_f , dada em $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, tem-se que $R_f = \frac{v_o}{2}$, desde que 1 CO_2 seja liberado para cada duas oxigenações, conforme explica Sharkey (1988).

A taxa de assimilação de CO_2 , A , depende da taxa de carboxilação (v_c), da razão entre a taxa de oxigenação e a de carboxilação (Φ) e da taxa de respiração mitocondrial (R_d). Isolando v_c na equação 2 e substituindo na equação 6, pode-se expressar:

$$A = (1 - 0,5\Phi)v_c - R_d \quad (\text{eq.8})$$

Segundo Sharkey et al. (1986), a taxa de carboxilação (v_c), por sua vez, é dependente da taxa de regeneração da RuBP (R_g), como encontra-se demonstrado na equação 9.

$$v_c = \frac{R_g}{(1 + \Phi)} \quad (\text{eq.9})$$

Substituindo e reorganizando a equação 9 na 8, pode-se calcular R_g , que é a taxa de regeneração da RuBP. Desta forma tem-se:

$$R_g = \frac{(1 + \Phi)(A + R_d)}{(1 - 0,5\Phi)} \quad (\text{eq.10})$$

3.4. ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Aos dados foi aplicado o teste estatístico t de Student, através do qual procurou-se identificar diferenças estatísticas significativas entre as alturas e entre as estações, sendo que as diferenças foram consideradas significativas para $p < 0,05$.

4. RESULTADOS DISCUSSÃO

4.1. VARIÁVEIS CLIMATOLÓGICAS

A precipitação anual foi de 2134 mm e a umidade relativa do ar média anual foi de 81% (Tabela 1). Durante todo o período de estudo, pôde-se observar que as concentrações de CO₂ no estrato do dossel foram maiores na altura inferior (20 m), diminuindo com o aumento da altura no perfil do dossel (28 m). Esse comportamento assemelha-se àquele observado por Leal et. al (2006), no seu estudo realizado em floresta tropical úmida (floresta amazônica). Esses resultados se devem, por um lado, à contribuição da respiração do solo e, por outro, à menor velocidade do vento na parte inferior do dossel, dificultando assim o processo de trocas gasosas entre o seu interior e a atmosfera circunjeante (LEAL et al, 2006).

A temperatura do ar média no período de estudo variou de 22,0 a 24,9 °C, para a altura de 20 m, e de 23,7 a 26,5 °C a 28 m (Tabela 1), valores esses bem próximos dos resultados obtidos por CULF *et al.*, (1996) na floresta tropical em Manaus e Marabá, que apresentaram valores variando entre 24,5 e 26,6 °C, e em Ji-Paraná, entre 22,1 e 25,7 °C. Na estação seca houve uma maior amplitude térmica, observando-se o oposto na estação úmida, consequência provável de maior radiação solar incidente (VILANI et al., 2006).

Para a altura de 28 m, DFFA apresentou-se superior quando comparado à altura de 20 m (Tabela 1). Além disso, as maiores incidências de DFFA foram verificadas nas estações seca e seca-úmida. Esse comportamento também ficou evidenciado nos trabalhos na floresta amazônica realizados por Aguiar (2005) e Senna (2004), e por Spolador (2005) em floresta de transição Amazônia Cerrado. Isso se deve, possivelmente, às mudanças sazonais na cobertura das nuvens (ROCHA et al., 2004).

TABELA 1 - Valores das variáveis meteorológicas para as diferentes alturas nas estações do ano, na área experimental, floresta de Transição Amazônia-Cerrado, em Sinop, Mato Grosso.

Estações	Meses	PPT	UR	DFFA		[CO ₂]		T _{ar}	
		(mm)	(%)	(μmol m ⁻² s ⁻¹)		(ppm)		(°C)	
		2000-2008	2007-2008	20 m	28 m	20 m	28 m	20 m	28 m
		-	28 m	20 m	28 m	20 m	28 m	20 m	28 m
Seca-úmida	Nov	292	84	67,6	701,4	-	-	-	25,2
	Dez	379	87	50,4	622,9	-	-	24,5	24,7
Úmida	Jan	421	90	33,0	523,9	-	-	24,0	24,3
	Fev	330	90	30,0	553,5	-	-	23,4	23,7
	Mar	306	90	31,7	546,5	-	-	25,2	23,7
Úmida-seca	Abr	117	89	38,9	599,9	-	-	23,6	23,9
	Maio	17	83	32,6	641,8	445,9	433,7	23,9	24,1
	Jun	0	75	29,6	661,0	448,8	437,8	23,2	24,1
Seca	Jul	0	67	41,8	827,8	457,6	446,9	22,1	23,7
	Ago	1	64	31,2	738,3	436,9	433,5	22,0	23,9
	Set	79	70	48,1	799,7	425,7	421,9	23,6	25,5
Seca-úmida	Out	194	76	45,32	679,1	426,1	422,9	24,9	26,5
Média Anual		2134	81	40,0	657,9	440,1	432,7	23,6	24,4

Nota: os dados referentes a precipitação pluviométrica (PPT) foram obtidos na Fazenda Continental a 17 km do sitio experimental.

4.2. TROCAS GASOSAS

4.2.1. Comportamento horário das variáveis fisiológicas

Notou-se que a fotossíntese exibiu suas maiores médias às 8:00h, chegando a atingir seu valor máximo 11,05 μmol m⁻² s⁻¹ às 10:00h, depois declinou a valores mínimos nos horários do meio dia (12:00 e 13:00h) (Figura 6 B). Esse comportamento também foi observado por Inoue (1989) e Costa e Marengo (2007). A queda da fotossíntese nos horários do meio dia pode ser devida à fotoinibição (DIAS & MARENCO, 2006; KRAUSE & WEIS 1991; LEMOS-FILHO, 2000) ou à redução da condutância estomática (DIAS E MARENCO, 2007). A fotoinibição, definida como o estresse ocasionado pelo aumento excessivo da luz acima da capacidade de utilização pela fotossíntese (BARBER & ANDERSON, 1992), parece ser uma causa improvável, já que foi observada taxa de assimilação fotossintética de cerca de 5,4 em resposta a alto valor de radiação fotossinteticamente ativa (1711,38

$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 7 B). Miranda et al. (2005), estudando as trocas gasosas de folhas de árvores da floresta tropical e floresta de transição, observaram para *Brosimum lactescens* valor de fotossíntese máxima de $9,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mesmo quando submetidas a $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa.

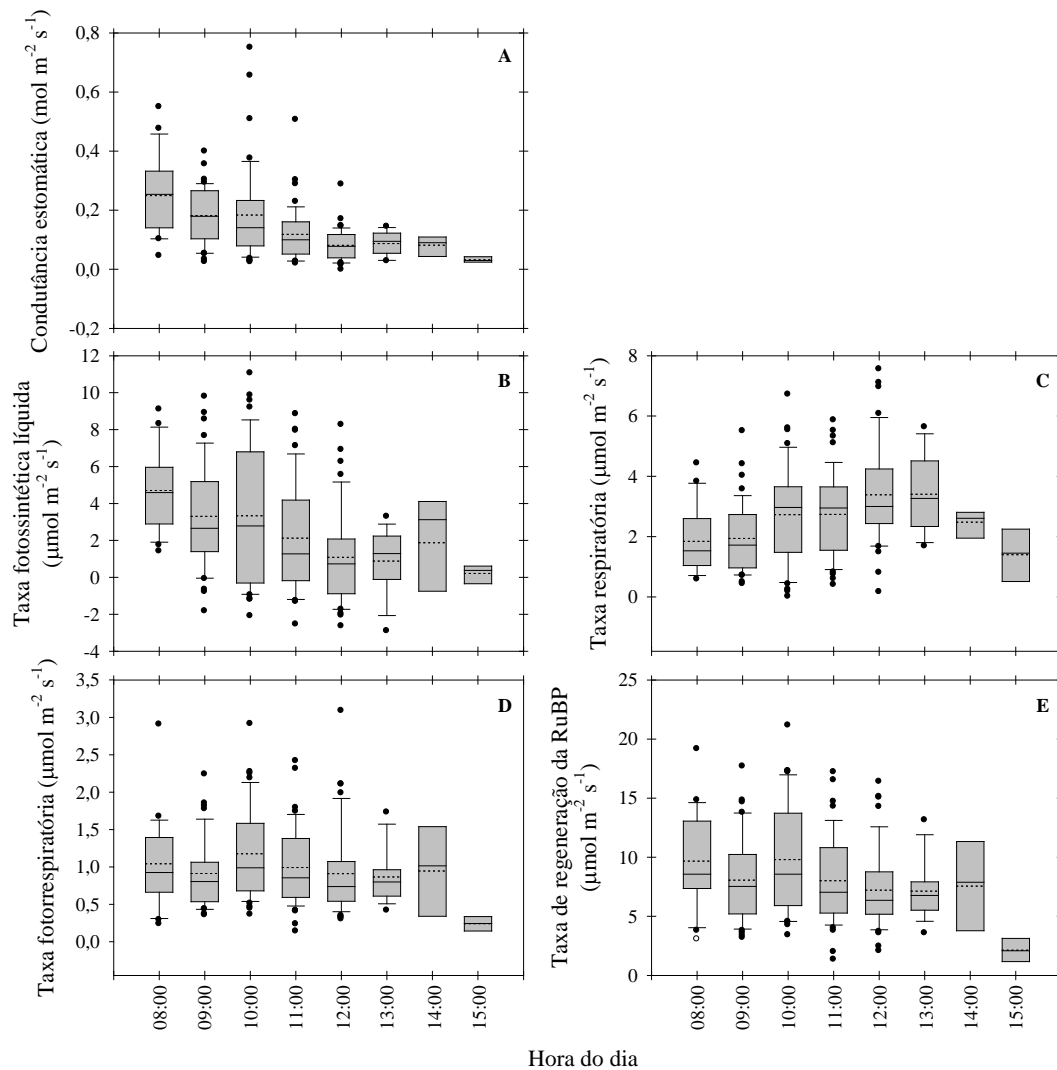


FIGURA 6 – Variação da condutância estomática e das taxas fotossintética líquida, respiratória, fotorrespiratória e de regeneração da RuBP em função das horas do dia, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

Desta forma, a causa mais provável da redução da fotossíntese nos horários do meio dia, parece ser o comportamento da condutância estomática, que, de forma análoga à fotossíntese, apresentou suas maiores médias às 8:00h e após atingir o seu valor máximo às 10:00h ($0,75 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) decresceu, exibindo os seus menores

valores nesses horários (Figura 6 A). A temperatura apresentou uma tendência ascendente no período matutino, exibindo seus valores médios mais expressivos nos horários do meio dia, o que pode ter contribuído para a redução dos valores de condutância estomática (Figura 7 A) (PONS & WELSCHEN, 2003; LEAKEY et al., 2003).

Ao se estudar o comportamento diurno das taxas respiratórias, foi possível observar maiores valores durante os horários do meio dia, chegando a $7,55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figura 6 C), incremento este que pode estar relacionado ao decréscimo das taxas fotossintéticas e da condutância estomática, aliado a um aumento da temperatura (CLARK, 2004; MEIR et al., 2001; LOVEYS et al., 2003). Essa mesma relação também foi observada por Ishida et al. (1999). A respiração é um processo sensível às mudanças de temperatura variando conforme suas flutuações sazonais e diárias (TRIBUZY, 2005). Chambers et al. (2001) trabalhando com a floresta tropical na Amazônia central, mostraram que aumentos da taxa respiratória das folhas estão relacionados com aumentos da temperatura.

No que tange à taxa fotorrespiratória, as médias mais expressivas foram observadas às 10:00h ($1,18 \pm 0,62 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 6 D). Esse resultado pode estar relacionado a altos valores de densidade de fluxo fotossinteticamente ativo (Figura 7 B).

Observando-se o comportamento da taxa de regeneração da RuBP, pôde-se verificar que o mesmo apresentou-se similar àquele encontrado para fotossíntese, tendo suas maiores médias às 8:00h ($9,7 \pm 3,9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 6 E). Verificou-se uma correlação linear positiva de 0,84 para uma probabilidade de 5%, entre a taxa de regeneração da RuBP e a taxa fotossintética líquida. Azcon-Bieto & Talon (1993) afirmam que a taxa fotossintética é dependente do suprimento de RuBP, de tal forma que com uma taxa de regeneração de RuBP mais elevada, a Rubisco tende a usá-la mais rapidamente promovendo um incremento na taxa fotossintética.

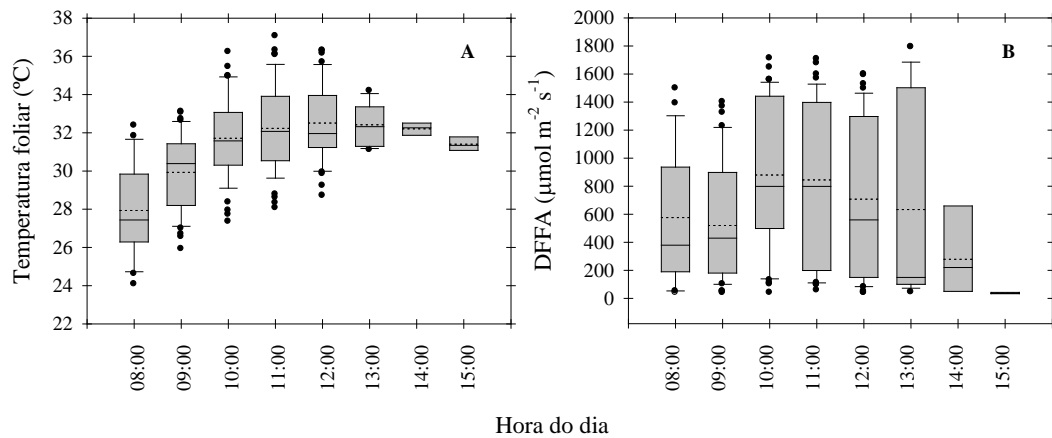


FIGURA 7 – Variação da temperatura foliar e da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo em função das horas do dia, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

4.2.2. Comportamento sazonal das variáveis fisiológicas

No que tange à variação sazonal, a assimilação fotossintética apresentou os maiores valores na estação úmida (Figura 8 B), havendo um declínio na estação seca de 70,5% (Tabela 2). Esse comportamento também foi observado por Miranda et al. (2005) para esta e outras espécies de floresta de transição, além de Peixoto (2007) para espécies lenhosas do cerrado, e por Tatagiba et al. (2007) para eucalipto. No período da seca, quando há queda do potencial hídrico e da condutância estomática (MORAES et al. 1989, PEREZ & MORAES 1991a, b, MATTOS 1992), as plantas tendem a regular fortemente a abertura estomática, e com isso reduzem consideravelmente sua taxa de assimilação de CO₂ (FRANCO 1998, MORAES & PRADO 1998, MEINZER et al. 1999, NAVES-BARBIERO et al. 2000, FRANCO & LÜTTGE 2002, MATTOS et al. 2002). Os resultados obtidos para condutância estomática corroboram para esta afirmação (Figura 8 A), visto que se apresentaram estatisticamente inferiores no período da seca quando comparados ao período úmido e ao período úmido-seco (Tabela 2).

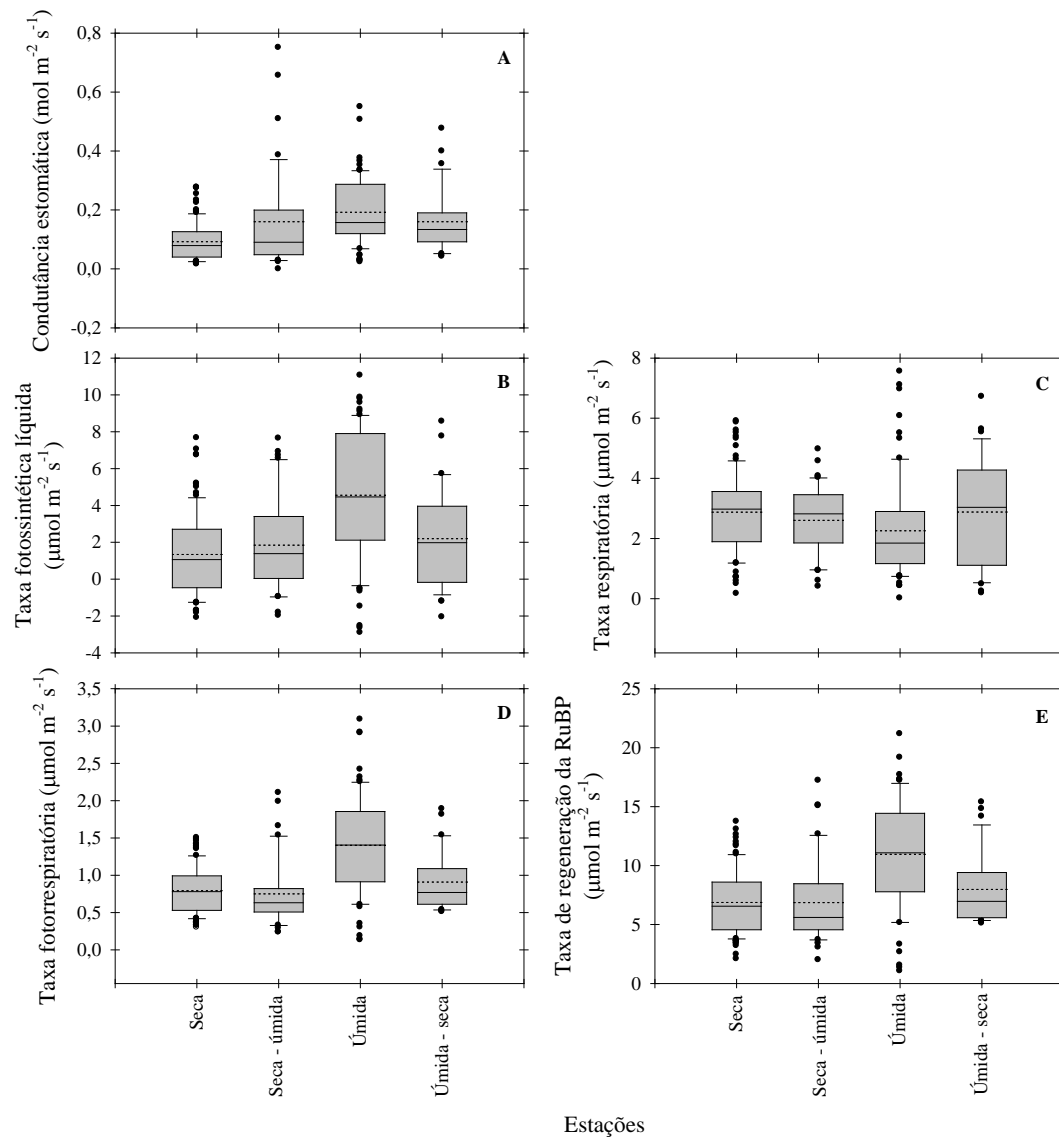


FIGURA 8 – Variação da condutância estomática e das taxas fotossintética líquida, respiratória, fotorrespiratória e de regeneração da RuBP em função das estações do ano, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

O fechamento estomático é promovido em resposta a altas concentrações de CO₂, escuridão, baixa umidade, e/ou alta temperatura e seca (von CAEMMERER et al., 2004). Quando o teor de água na folha cai para um nível abaixo do valor limite, o estômato se fecha, com subsequente redução da assimilação. Bearsell & Cohen (1975) sugerem que uma pequena variação no potencial da água na folha provocaria uma rápida redistribuição de substâncias hormonais que agem no fechamento dos

estômatos. Aliado a isso, a redução na condutância estomática pode ser explicada pela aceleração da senescência com elevado CO₂.

Quanto aos padrões de produção e queda das folhas, a espécie *Brosimum lactescens* inclui-se na categoria semi-decídua, tendo sido observados os processos de perda e recomposição de suas folhas no final da estação seca e início da estação chuvosa. Tendo-se em conta a fenologia dessa espécie, torna-se necessário considerar a hipótese de que o processo natural de senescência foliar pode ter contribuído para a ocorrência da variação sazonal fotossintética observada (VALPUESTA, et. al., 1993). BORCHERT, R. (1980) observou que durante a estação seca, a senescência foi aumentada pelo déficit hídrico na árvore. Quando a folha atinge a maturação, o teor de antocianina decresce e os teores de clorofila e amido aumentam (a folha fica verde), com o aumento do teor de rubisco e da taxa fotossintética. Na folha, após atingir o tamanho máximo, inicia-se o processo de senescência, com diminuição da fotossíntese (CATSKÝ & SESTÁK, 1997).

O processo de senescência corresponde a um período de mobilização massiva e exportação de nutrientes, como o carbono e o nitrogênio, da folha que vai destacar-se, realocando-os em órgãos de novo uso ou armazenamento (ARAUJO, 2006). Fisiologicamente a senescência foliar tem seu início antes de se tornar morfológicamente visível (PIMENTEL, 1998), as primeiras mudanças ocorrem no cloroplasto, havendo uma diminuição do conteúdo de proteínas de forma paralela ao decréscimo na capacidade de assimilação de CO₂. Este paralelismo se deve a que a enzima Rubisco constitui a maior fonte de nitrogênio reduzido que se mobiliza na folha (GEPSTEIN, 1988; BATE et al., 1991), representando até 50% da proteína total da folha verde (THOMAS 1978).

O decréscimo da atividade da Rubisco constitui um fato característico do processo de senescência (GEPSTEIN, 1988). Ainda que se assuma que este decréscimo reflita uma maior degradação desta proteína, parece que esta não é a única causa, pois também a síntese de suas subunidades está alterada na senescência (BATE et al., 1991).

De forma análoga ao que foi observado para a fotossíntese, a taxa de regeneração da RuBP apresentou uma variação sazonal (Tabela 2), decrescendo significativamente na estação seca (Figura 8 E). Esse decréscimo pode ser

conseqüência do processo de senescência observado no período da seca, tendo em vista que quando o conteúdo de nitrogênio na folha é reduzido, em conseqüência de sua realocação para outros órgãos mais jovens (MEDLYN, 1996; SAGE, 1994), a Rubisco decresce mais do que outros componentes fotossintéticos (NAKANO et al., 1997; THEOBALD et al, 1998). Com a atividade da Rubisco restrita, a regeneração da RuBP fica comprometida (STITT, 1991).

TABELA 2 – Médias das variáveis fisiológicas para as diferentes estações do ano, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

Estações	Médias das variáveis fisiológicas				
	Fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Fotorrespiração ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Respiração ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Regeneração ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Condutância ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
Úmida	4,55 a	1,40 a	2,26 b	10,96 a	0,19 a
Úmida-seca	2,20 b	0,91 b	2,88 ab	7,98 b	0,16 a
Seca	1,34 b	0,79 b	2,88 a	6,88 b	0,09 b
Seca-úmida	1,85 b	0,75 b	2,60 ab	6,87 b	0,16 ab

Nota: Médias seguidas de mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste t de Student a 5% de probabilidade.

Adicionalmente, altas concentrações de CO_2 , apesar de inicialmente terem um efeito fertilizante para a planta em curto prazo de exposição, por um longo prazo reduzem o conteúdo de Rubisco na folha, além de terem um efeito inibitório na fotossíntese, principalmente em condições de baixo conteúdo de nitrogênio (WONG, 1979; CURE, et. al., 1988). Um fator que também deve ser considerado é que, com uma elevada concentração de CO_2 , a Rubisco acaba por promover a carboxilação a uma velocidade superior à da capacidade de regeneração da RuBP (VALPUESTA, et. al., 1993; TAIZ & ZEIGER, 2006).

Os resultados médios obtidos para concentração intercelular de CO_2 contribuem para as afirmações acima, já que demonstraram um incremento significativo ($p < 0,05$) no período seco ($357,47 \pm 48,14 \mu\text{mol mol}^{-1}$) em relação ao período úmido ($313,32 \pm 30,97 \mu\text{mol mol}^{-1}$). A correlação linear negativa entre a taxa de regeneração da RuBP e a concentração intercelular de CO_2 foi de 0,46 a uma probabilidade de 5%.

A concentração atmosférica de CO_2 no período de estudo foi de $386,45 \pm 43,14 \mu\text{mol mol}^{-1}$. A relação entre concentração intercelular de CO_2 e concentração

atmosférica (Ci/Ca) apresentou-se elevada em ambas as estações, sendo uma média de $0,86 \pm 0,08$. Wong et al. (1979) afirmam que a relação Ci/Ca ótima para plantas C3 é de 0,7. von Caemmerer et al. (2004) também obtiveram valores elevados de Ci/Ca, tanto para espécie “selvagem” de tabaco (média de $0,81 \pm 0,03$) quanto para plantas transgênicas modificadas com um gene anti-Rubisco (média de $0,92 \pm 0,01$), neste último caso levando a uma redução da condutância estomática e da taxa fotossintética. Isso permite inferir que a redução da fotossíntese e da condutância estomática no período da seca no presente estudo pode estar também associada a uma limitação da atividade da Rubisco, tendo em vista que esse decréscimo resulta em um desequilíbrio entre a capacidade do transporte de elétrons do cloroplasto para regenerar RuBP e a capacidade do ciclo fotossintético de redução do carbono para fixar CO₂ (von CAEMMERER et al., 2004).

A fotossíntese é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao calor, visto que as altas temperaturas foliares têm sido apontadas por muitos autores, como o principal fator que afeta a fixação de carbono nas diversas etapas do processo (ATKIN et al., 2000; BERNACCHI et al., 2001; MEDLYN et al., 2002b; GRIFFIN et al., 2002; MEDLYN et al., 2002a). Porém, no presente trabalho, considerando-se todo o período de estudo, não se verificou relação direta entre as médias de fotossíntese e temperatura, em razão de a mesma ter apresentado uma média de $31,34 \pm 2,42$ °C (Figura 9), mantendo-se dentro da faixa de temperaturas ótimas para a assimilação de CO₂, 20 e 35 °C (BERRY & BJÖRKMAN 1980; HIKOSAKA, 1997; SCHRADER et al., 2004). Tribuzy (2005), em seu estudo sobre variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central, obteve que a temperatura ótima média para a fotossíntese foi de 31,1 °C variando 2,6 °C. Provavelmente, essas condições ótimas de temperatura podem ter contribuído para a obtenção de valores de fotossíntese próximos aos valores máximos, de 10 a $16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, apontados por Larcher (2000) para espécies tropicais.

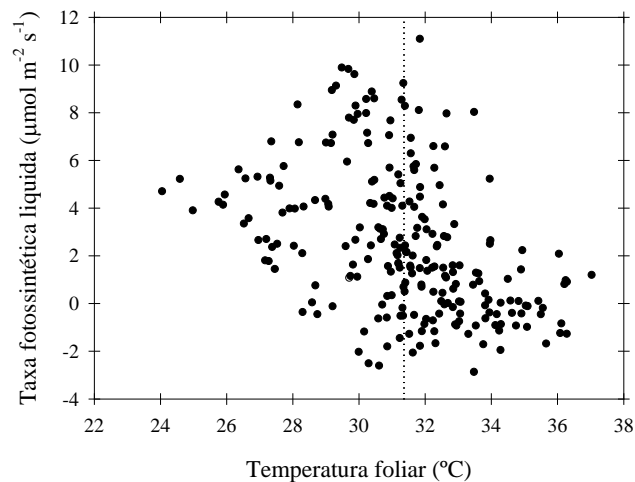


FIGURA 9 - Taxas fotossintéticas em função da temperatura foliar de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

As taxas fotorrespiratórias apresentaram uma variação sazonal significativa (Figura 8 D), de modo que estas foram superiores no período úmido quando comparada aos demais períodos (Tabela 2).

Taxas fotorrespiratórias mais altas no período úmido podem estar relacionadas às taxas fotossintéticas mais altas nesse período, tendo em vista que esses dois processos apesar de opostos estão interligados, já que a fotorrespiração depende do ciclo de Calvin para o suprimento de RuBP com finalidade de formação de fosfoglicolato (LARCHER, 2000). A relação entre esses dois ciclos é regida principalmente por 3 fatores: as propriedades cinéticas da Rubisco, as concentrações dos substratos CO_2 e O_2 e a temperatura (TAIZ & ZEIGER, 2006; OGREN, 1984). Tendo-se em conta que no presente trabalho não foram realizadas medidas de O_2 , cabe então discutir os demais fatores. O decréscimo na fotorrespiração no período da seca pode estar relacionado à concentração interna de CO_2 mais alta nesse período, como exposto anteriormente. Uma vez que a reação da Rubisco com o oxigênio é inibida competitivamente pelo CO_2 (DRAKE et al. 1997, BOWES 1991, STITT 1991), com uma concentração de CO_2 aumentada a síntese de glicolato é diminuída (BRAVDO & CANVIN, 1979), resultando na redução da fotorrespiração (BERRY & BJÖRKMAN, 1980) observada no período da seca. Quanto à temperatura, Bravdo & Canvin (1979) verificaram um pequeno decréscimo na fotorrespiração com o

aumento na concentração de CO₂, a 31 °C, temperatura essa semelhante às médias encontradas no presente estudo, anteriormente citada.

As taxas respiratórias exibiram-se, no período da seca, significativamente maiores do que no período úmido (Tabela 2). O incremento na taxa respiratória no período seco (Figura 8 C) pode estar relacionado aos maiores valores de densidade de fluxo fotossinteticamente ativa e a uma temperatura com tendência ascendente nesse período (Figura 10 A,B). Baroni (2004) e Givnish (1988) sugerem que plantas submetidas a aumento na intensidade luminosa apresentam um aumento na respiração e uma redução na fotossíntese. Marengo & Lopes (2005) afirmam que o estresse hídrico aumenta a respiração pela demanda de energia, para a síntese de compostos osmoticamente compatíveis e pela ativação da rota alternativa.

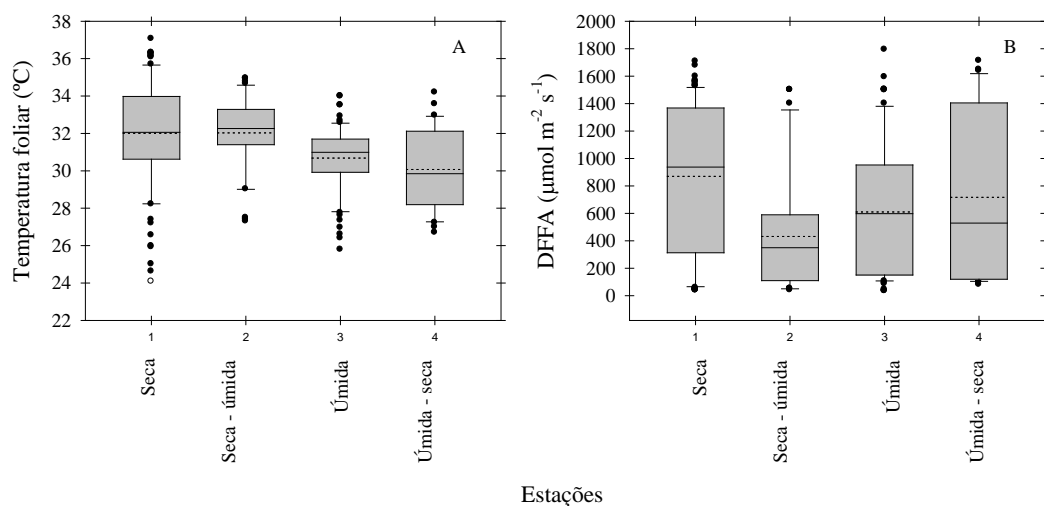


FIGURA 10 – Variação da temperatura foliar e da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo em função das estações do ano, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado

Aliado a isso, outro fator que deve ser considerado é a senescência das folhas. Conforme as folhas se tornam senescentes, as proteínas foliares passam a ser utilizadas como substrato respiratório na falta de carboidratos. Quando o processo catabólico relacionado à senescência ocorre, pode haver nas folhas de algumas espécies um aumento passageiro da respiração chamado de respiração climatérica (LARCHER, 2000). Isso geralmente pode ser identificado, quando as folhas ao longo da sua ontogenia tornam-se senescentes e amarelas, porque a maioria das proteínas e

dos compostos nitrogenados que constituem os cloroplastos são degradados (MARENCO, 2001a).

4.2.3. Comportamento entre as alturas das variáveis fisiológicas

Os valores de assimilação fotossintética para folhas do ápice da copa (28 m) foram substancialmente maiores do que aqueles para folhas sombreadas (20 m) (Tabela 3), ilustrados na Figura 11 B. Resultado esse consistente com a hipótese de que folhas aclimatadas a ambientes de alta luminosidade possuem uma maior capacidade fotossintética, devido a uma maior quantidade de clorofila por unidade de área, além de uma maior capacidade de transporte de elétrons (BOARDMAN, 1977, MULKEY et al., 1993; OBERBAUER et al., 1993; PEARCY, 1987). Em contrapartida, folhas que crescem em ambientes sombreados têm uma alta capacidade para a captura de luz, mas uma baixa capacidade para fixação de CO₂ e uma baixa assimilação de CO₂ (BOARDMAN, 1977). Em contrapartida, a condutância estomática não apresentou diferença estatística entre as alturas estudadas (Tabela 3), como ilustra a Figura 11 A.

No que tange à taxa de regeneração da RuBP, nas folhas à altura de 28 m essa foi significativamente superior àquela obtida para a altura de 20 m (Tabela 3). Notou-se que esses valores estão dispostos na faixa de variação observada por Sharkey (1985) (entre 5 e 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Figura 11 E).

TABELA 3 – Médias das variáveis fisiológicas para as diferentes alturas, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

Alturas	Médias das variáveis fisiológicas				
	Fotossíntese ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Fotorrespiração ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Respiração ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Regeneração ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Condutância ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
28 m	3,26 a	1,21 a	3,07 a	10,07 a	0,14 a
20 m	1,95 b	0,81 b	2,33 b	6,86 b	0,14 a

Nota: Médias seguidas de mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste t de Student a 5% de probabilidade.

Ao se efetuar a comparação entre as alturas, verificou-se que os dados referentes às taxas de fotorrespiração foram diferentes estatisticamente (Tabela 3). Folhas situadas no ápice da copa exibiram valores superiores àquelas das folhas da

porção média da copa (20 m) (Figura 11 D). Considerando-se que a fotorrespiração faz parte de uma estratégia de dissipação de energia, protegendo o aparato fotossintético em condições de excesso de radiação Schrader *et al.* (2004), e ainda a afirmativa de Franco e Luttge (2002) de que altos valores de irradiação solar incrementam a fotorrespiração, que pode levar a perdas consideráveis de carbono pelas folhas, pode-se inferir que a diferença observada entre as alturas é consequência da alta intensidade luminosa verificada na altura de 28 m (uma média de $1045,55 \pm 457,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), a qual foi significativamente maior do que para a altura de 20 m ($435,93 \pm 441,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

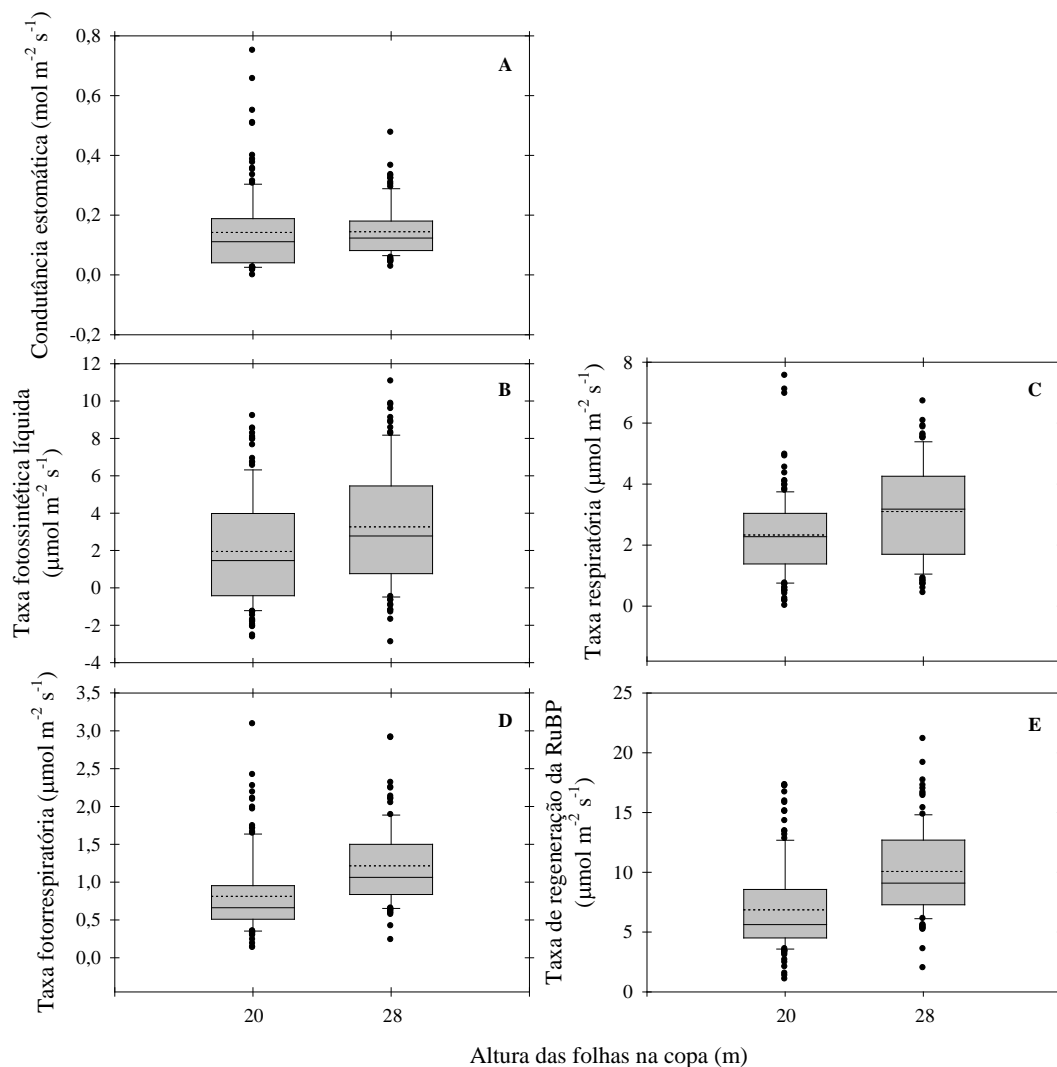


FIGURA 11 – Variação da condutância estomática e das taxas fotossintética líquida, respiratória, fotorrespiratória e de regeneração da RuBP em função das alturas, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

A taxa de perda fotorrespiratória foi de 33,10% da taxa de fotossíntese líquida para as folhas localizadas à altura de 20 m, e de 36,01% a 28 m, não tendo sido observada diferença estatística. Gerbaud & André (1987) afirmam que essa perda é de 30 a 50%. Larcher (2000) e Mann (1999) assumem uma variação um pouco mais elástica, sendo uma perda de 20 a 50% do CO₂ assimilado via fotossíntese como produto da fotorrespiração. Marengo et al., (2001a) encontraram em experimentos de curta duração para mogno, que a fotossíntese pode dobrar quando a fotorrespiração é reduzida a níveis mínimos por aumento da concentração de CO₂ no meio externo. Esta eficiência reduzida pode ser medida como um aumento na necessidade quântica para a fixação do CO₂ sob condições propícias para a fotorrespiração (ar com alto O₂ e baixo CO₂), opostas as condições não-fotorrespiratórias (baixo O₂ e alto CO₂) (TAIZ & ZEIGER, 2006).

A razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação apresentou-se superior estatisticamente para as folhas do ápice da copa (média de 0,31 ± 0,04) do que para as do meio da copa (0,29 ± 0,05) em todo o período (Figura 12).

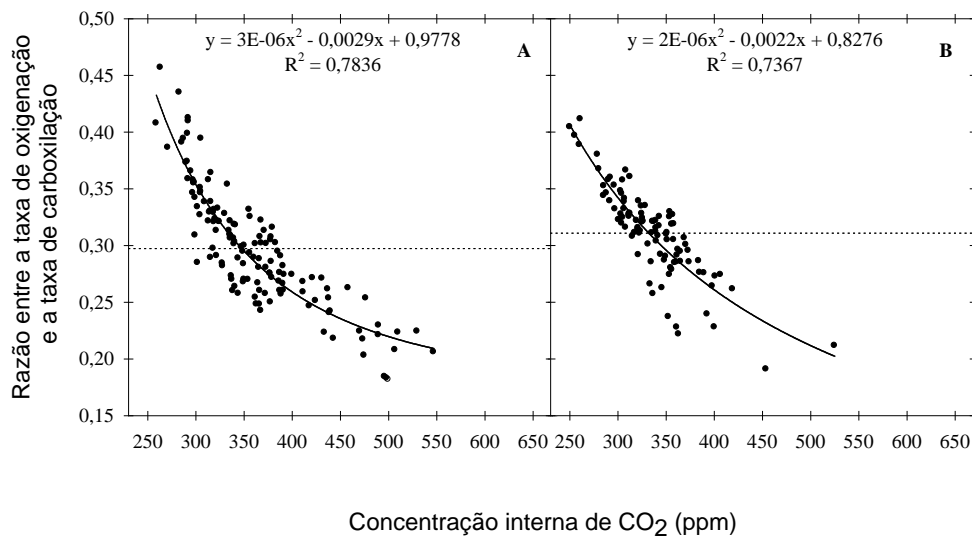


FIGURA 12 - Razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação como uma função da concentração de CO₂ no local da carboxilação, de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado onde (A) são referentes à altura de 20 metros e (B) a altura de 28 metros. Foi utilizado o valor de Γ_* de Brooks e Farquhar (1985).

Para a compreensão dos resultados referentes à razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação, primeiramente torna-se imperativo expor algumas

conclusões de Sharkey (1988) em seu estudo da estimativa da taxa de fotorrespiração em folhas, onde afirma que há uma relação inversa entre essa taxa e a concentração de CO_2 . Para isso, esse autor estimou a razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação média do final do século XIX (média de 0,49), através da concentração de CO_2 da época, que se acredita ter sido em torno de $290 \mu\text{mol mol}^{-1}$; e ainda baseou-se nas primeiras medições dessa concentração em 1958 no Havaí (cerca de $316 \mu\text{mol mol}^{-1}$, levando a uma taxa de oxigenação para carboxilação de 0,45). De posse desses dados, afirmou que entre as descrições de Decke em 1955 e as medições do ano de seu estudo (1988), a taxa de fotorrespiração teve uma diminuição de cerca de 10%. Tendo-se em conta o acima exposto, pôde-se observar que os resultados obtidos no presente estudo para a razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação, em ambas as alturas, corroboram para as conclusões de Sharkey (1988), já que se apresentaram inferiores aos descritos para os anos anteriores.

Considerando que diversos autores (KELING et al, 1995; DEEM, 2009) afirmam que a concentração atmosférica de CO_2 praticamente duplicará nos próximos 100 anos (dos $385 \mu\text{mol mol}^{-1}$ atuais para $700 \mu\text{mol mol}^{-1}$), pode-se inferir que há uma tendência de redução da taxa de fotorrespiração para a metade da atual.

Englobando-se todo o período de estudo e efetuando-se a comparação entre as folhas localizadas nas diferentes alturas (Tabela 3), pôde-se verificar que para as folhas do ápice da copa as taxas respiratórias foram significativamente superiores àquelas encontradas para as folhas do meio da copa (Figura 11 C). Essa diferença é condizente com os resultados obtidos por Ortiz (2004) e Marengo et al, (2001a). Taiz e Zeiger (2006) afirmam que as baixas taxas respiratórias de folhas de sombra parece ser uma adaptação que as permite sobreviver em ambientes limitados pela luz.

4.3. MÉTODOS DE ESTIMATIVA DE FOTORRESPIRAÇÃO

Ao se efetuar a comparação entre os métodos de pós-iluminação e cinético da Rubisco, observou-se que para as duas alturas estudadas os mesmos diferiram-se significativamente ($p < 0,05$). Os resultados obtidos através do segundo foram significativamente superiores aos encontrados pelo primeiro. As médias apresentadas pelo método da cinética da Rubisco foram de $0,754 \pm 0,47$ e $1,315 \pm 0,51 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

¹, para 20 e 28 m respectivamente; enquanto para o método de pós-iluminação foram de $0,287 \pm 0,17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, correspondente a 20 m, e $0,444 \pm 0,35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ a 28 m (Figura 13).

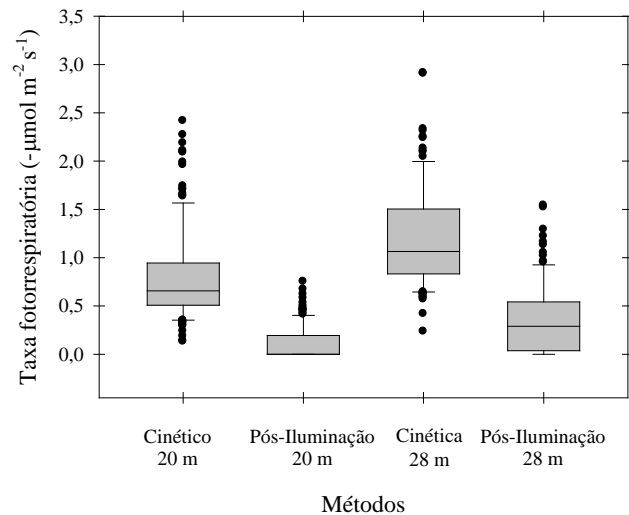


FIGURA 13 – Variação das taxas fotorrespiratórias obtidas pelos métodos de pós-iluminação e cinética da Rubisco de folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia – Cerrado.

O método proposto por Sharkey (1988) possibilita a obtenção de um valor de fotorrespiração para cada medida da fotossíntese, condição ideal para a realização de testes estatísticos entre os tratamentos. Porém, para a realização desse método há a exigência de dispositivos experimentais sofisticados, com controle absoluto das condições de ambiente (REGINA & CARBONNEAU, 1995).

Como exposto por Peterson (1983) o método de pós-iluminação possui uma séria limitação, inerente a sistemas fechados de medição de CO₂ liberado, que é o fato de a fotorrespiração ser baseada em uma estimativa da tangente para o incremento inicial na concentração de CO₂ versus tempo no gás reciclado (DECKER, 1955; DECKER, 1959). Sharkey (1988) expõe que esse método pode ser falho porque há um valor variável de assimilação de CO₂ mesmo depois de desligar a luz (LAISK et al., 1984; SHARKEY et al., 1986), o que pode mascarar algumas explosões de CO₂; e ainda a respiração mitocondrial ocorre durante esse período de pós-iluminação podendo mudar drasticamente nos primeiros minutos (AZCON-BIETO & OSMOND, 1983). Desta forma, mesmo sobre condições ideais, essa

aproximação poderia subestimar a taxa fotorrespiratória (SHARKEY, 1988; PETERSON, 1983; GERBAUD E ANDRE, 1986; MARYNICK & MARYNICK, 1975). Essa subestimação foi encontrada neste trabalho.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Nas condições em que o experimento foi conduzido, pode-se concluir, quanto às variáveis climatológicas, que a concentração atmosférica de CO₂ diminuiu com o aumento da altura do perfil do dossel. A temperatura média para 20 m foi de 23,6 °C e para 28 m de 24,4 °C, sendo que na estação seca houve uma maior amplitude térmica. As maiores incidências de radiação fotossinteticamente ativa foram observadas no período da seca e seca-úmida, tendo a altura de 28 m exibido valores significativamente superiores aos de 20 m. A precipitação anual foi de 2134 mm e a umidade relativa do ar média anual foi de 81%.

No concernente ao comportamento diurno, verificou-se que a taxa fotossintética, a condutância estomática e a taxa de regeneração da RuBP apresentaram suas maiores médias às 8:00h, posteriormente declinando a valores mínimos nos horários do meio dia (12:00 e 13:00h). Em contrapartida, nesse mesmo horário a temperatura e a taxa respiratória exibiram suas médias mais elevadas. A taxa fotorrespiratória acompanhou o comportamento da densidade de fluxo fotossinteticamente ativo, apresentando seus valores mais expressivos às 10:00h.

Analisando-se sob o ponto de vista sazonal, a taxa fotossintética, a condutância estomática, a taxa de regeneração da RuBP e a taxa fotorrespiratória apresentaram comportamento semelhante, apresentando médias significativamente superiores no período úmido quando comparadas às obtidas no período seco. Notou-se ainda comportamento oposto para as taxas respiratórias, sendo observados seus maiores valores na estação seca.

Ao se efetuar comparações entre as alturas estudadas, obteve-se que as folhas localizadas no ápice da copa (28 m) apresentaram médias mais elevadas do que as localizadas a 20 m, para todas as variáveis fisiológicas estudadas. Observou-se ainda que a taxa de perda fotorrespiratória foi de 33,10% da fotossíntese líquida para 20 m

e de 36,01% para 28 m, não havendo discrepância estatística. As folhas localizadas à altura de 20 m exibiram uma razão entre as taxas de oxigenação e de carboxilação média inferior à de 28 m ($0,029 \pm 0,05$ e $0,31 \pm 0,04$), sendo esses resultados ainda inferiores aos descritos para anos anteriores, podendo-se inferir que há uma tendência à redução da taxa fotorrespiratória para os próximos anos devido ao aumento da concentração de CO_2 na atmosfera.

Todas as variáveis fisiológicas avaliadas responderam às alterações micrometeorológicas e de outros processos relacionados, como a ontogenia da planta.

No que tange à comparação dos métodos de estimativa da fotorrespiração, esses diferiram significativamente. Os resultados obtidos através do método da cinética da Rubisco foram significativamente superiores aos obtidos pelo método de pós-iluminação.

Mediante o exposto, verifica-se a necessidade em promover ações que disseminem a compreensão das relações existentes entre os vários processos fisiológicos das plantas que envolvem a ciclagem do carbono no contexto regional. Este trabalho servirá certamente como subsídio para novos estudos, contribuindo para ampliar a compreensão da dinâmica do intercâmbio gasoso em áreas florestadas.

6. BIBLIOGRAFIA

ACKERLY, D. D.; THOMAS, W. W.; FERREIRA, C. A. C; PIRANI, J. R. The forest–cerrado transition zone in southern Amazonia: results of the 1985 Projecto Flora Amazônica Expedition to Mato Grosso. **Brittonia**, v. 41, p.113–128. 1989.

AGUIAR, R.G. **Fluxos de massa e energia em uma floresta tropical no sudoeste da Amazônia**. 2005. 56 f. Dissertação (Mestrado em Física e Meio Ambiente) – Departamento de Física, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá-MT, 2005.

AGUIAR, R.G.; VON RANDOW, C.; PRIANTE FILHO, N.; MANZI, A.C.; AGUIAR, L.J.G.; CARDOSO, F.L. Fluxos de massa e energia em uma floresta tropical no sudoeste da Amazônia. **Revista Brasileira de Meteorologia**, v.21, p. 248-257, 2006.

AMTHOR, J. McCree de Wit-Penning de Vries. Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Annals of Botany*, v. 86, p. 1-20, 2000.

ANDREWS T. T.; LORIMER G.H. Rubisco: structure, mechanisms and prospects for improvement. In: HATCH M.D., BOARDMAN N.K. **The Biochemistry of Plants**. Academic Press, New York, v. 10, p. 132-219. 1987.

ARAÚJO, R. A. **Florística e Estrutura da Comunidade Arbórea em fragmento Florestal Urbano no Município de Sinop, Mato Grosso**. 2001. 444 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais e Ambientais) – Universidade Federal de Mato Grosso -UFMT, Cuiabá, 2001.

ARAÚJO, J.F. **Padrões nutricionais de espécies lenhosas do cerrado**. Departamento de Ecologia, vol Masters Thesis. Universidade de Brasília, Brasília, 2006. 67p.

ATKIN, O.K.; EDWARDS, E. J.; LOVEYS, B. R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. **New Phytologist**, v.147, n.1, p.141-154, 2000.

AZCON-BIETO, J. & OSMOND, C.B. 1983. Relationship between photosynthesis and respiration. The effect of carbohydrate status on the rate of CO₂ production by

respiration in darkened and illuminated wheat leaves. **Plant Physiol**, v. 71, p. 574-581. 1983.

AZCON-BIETO & TALON, M. **Fisiología y Bioquímica Vegetal**. 1. ed. Madrid: McGraw-Hill-Interamericana de España. 1993. p.113-133.

BADGER, M.R. Photosynthetic oxygen exchange. *Annu. Ver. Plant Physiol*. v. 36. p. 27-53. 1985.

BARNETT, T.P.; PIERCE, D.W.; ACHUTARAO, K.M.; GLECKLER, P.J.; SANTER, B.D.; GREGORY, J.M.; WASHINGTON, W.M. Penetration of human-induced warming into the world's oceans. **Science**. v. 309. p. 284-287. 2005.

BARROS, L.A.G, CALDAS, L.S. Accompanying of phenological events in five genera of Cerrado. **Brasil Floresta**. v. 42, p. 7-14. 1980.

BARBER, J. & ANDERSON, B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in Biochemical Science**. v. 17, p. 61-66. 1992.

BARONI, A.M. **Caracterização do sistema fotossintético em folhas de plantas jovens de *Caesalpinia echinata* Lam. (pau-brasil)**. 2005. 72 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente) - Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo, 2004.

BASSOW, S.L.; MCCONNAUGHAY, K.D.M.; BAZZAZ, F.A. The response of temperate tree seedlings grown in elevated CO₂ to extreme temperature events. **Ecological Applications**, v.4, n 3, p.593-603, 1994.

BATE, N.J.; ROTHSTEIN, S.J.; THOMPSON, J.E. Expression of nuclear and chloroplast photosynthesis-specific genes during leaf senescence. *Journal of Experimental Botany*, v. 42, p. 801-811. 1991.

BEARSELL & COHEN (1975)

BERNACCHI C. J.; SINGSAAS E, L.; PIMENTEL C.; PORTIS, A. R.; LONG, S.P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant Cell and Environment**, v.24, p.253-259, 2001.

BERRY, J. A.; OSMOND, C. B.; LORIMER, G. H. Fixation of ¹⁸O₂ during photorespiration. Kinetic and steady-state studies of the photorespiratory carbon oxidation cycle with intact leaves and isolated chloroplasts of C₃ plants. **Plant. Physiol**. v. 62, p. 954-967. 1978.

BERRY, J. A.; E BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.31, p.491-453. 1980.

BJORKMAN O. Carboxydismutase activity in shade and sun adapted species of higher **Plants. Physiol. Plantarum**, v. 21, p. 1-10. 1968.

BOARDMAN, N. K. Comparitive photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 355–377. 1977.

BORCHERT, R. Phenology and ecophysiology of Tropical Tress *Erythrina poepigiana* O. F. COOK. **Ecology, New York**, v.65, n.5, p.1065-1074. 1980.

BOWES G.; OGREN W.L.; HAGEMAN R.H. Phosphoglycolate production catalysed by ribulose diphosphate carboxylase. **Biochem. Biophys. Res. Commun.** v. 45. p. 71116-71122. 1971.

BOWES G.; OGREN W.L.; HAGEMAN R.H. Light saturation, photosynthesis rate, RuDP carboxilase activity, and specific leaf weight in soybeans grown under different light intensities. **Crop Sci.** v. 12. p. 77-79. 1972.

BOWES, G. Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through Rubisco. **Plant Cell and Environment.** v.14, p. 795- 806, 1991.

BRAVDO, B. Decrease in Net Photosynthesis Caused by Respiration. **Plant Physiol.** v. 43, p. 479-483. 1968.

BRAVDO, B.; CANVIN, D. Effect of carbon dioxide on photorespiration. **Plant Physiol.** v. 63, p. 399-401, 1979.

BROOKS A.; FARQUHAR G.D. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. **Planta.** v. 165, p. 397-406. 1985.

CALVIN, M.; BASSHAM, J.A. Photosynthesis of carbon compounds, Benjamin, **Nueva York**, 1962.

CANVIN, D. T. Comparison between C₃ and C₄ plants. **In Encyclopedia of Plant Physiology, New Series (M. Gibbs and E. Latzko, eds)**, p. 368-396. Springer-Verlag, Berlin, 1979.

CATSKÝ, J.; SESTÁK, Z. Photosynthesis during leaf development. In: ESSARAKLI, M. ed. **Handbook of photosynthesis**. New York: Marcel Dekker, 1997. p. 633-660.

CECCON, E.; MIRAMONTES, O. Mecanismos y actors sociais de la deforestación em la Amazonia Brasileña. **Interciência.** v. 24. p.112-119. 1999.

CEULEMANS, R., JANSSENS, I.A., JACH, M.E. Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. **Annals of Botany.** v. 84. p. 577-590. 1999.

CHAMBERS, J.Q.; HIGUCHI N.; TRIBUZY, E.S.; TRUMBORE, S.E. Carbon sink for a century. **Nature**, v.410, n.6827, p.429-429, 2001.

CLARK, D. A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. **Philosophical Transactions of The Royal Society of London**, v.359, n.1443, p.477-491, 2004.

CLELAND W.W.; ANDREWS T. J.; GUTTERIDGE S.; HARTMAN E. C.; LORIMER G. H. Mechanism of rubisco: the carbamate as general base. **Chem. Rev.** v. 98, p. 549-561. 1998.

COSTA, G.F.; MARENCO, R.A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). v. 37(2), p. 229-234. 2007.

CULF, A.D., ESTEVES, J.L., MARQUES FILHO, A.O., OCHA, H.R. Radiation, temperature and humidity over forest and pasture in Amazonia. In: **Amazonian deforestation and climate**. (eds Gash, J.H.C.; Nobre, C.A.; Roberts, J.M.). p. 175-191. J.M. Wiley and Sons, New York. 1996.

CURE J.D, ACOCK B. Crop responses to carbon dioxide doubling: a literature survey. **Agricultural and Forest Meteorology**. v. 38, p. 127-146, 1986.

CURE, J.D.; ISRAEL, D.W. & RUFTY, J.W. Nitrogen stress effects on growth and seed yield of non-nodulated soybean exposed to elevated carbon dioxide. **Crop Science**, v. 28, p. 671-677, 1988.

CURTIS, P.S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. **Plant, Cell and Environment**. v. 19, p. 127-137, 1996.

CURTIS, P.S.; WANG X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. **Oecologia**. v. 113, p. 299-313, 1998.

DAVIDSON, E.A.; JANSSENS, I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. **Nature**. v. 440. p. 165-173. 2006.

DAY, D.A.; COPELAND, L. Respiración in AZCON-BIETO.; TALON, M. **Fisiología y Bioquímica Vegetal**. ed. Madri: McGraw-Hill-Interamericana de España. 1993. p.173-191.

DECKER, J.P. A rapid post-illumination deceleration of respiration in green leaves. **Plant Physiol**. v. 30, p. 82-84. 1955.

DECKER, J.P. Further evidence of increased carbon dioxide reduction accompanying photosynthesis. **J. Solar Energy Sci. Eng**. v. 1, p. 30-33. 1957.

DECKER, J.P. & TIO, M.A. Photosynthetic surges in coffee seedlings. **J. Agric. Univ. Puerto Rico.** v. 43. p. 50-55. 1959.

DEEM, R. Global Warming: Will Human-Induced Climate Change Destroy the World?
Disponível em: <[.GodAndScience.org](http://www.GodAndScience.org)> Acesso em 20 jan. 2009.

DLUGOKENCKY, E.J.; MASARIE, K.A.; LANG, P.M.; TANS, P. P. Continuing decline in the growth rate of the atmospheric methane burden. **Nature.** v. 393. p. 447-450. 1998.

DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesquisa Agropecuária Brasileira,** v. 42, p. 305-311. 2007.

DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Photoinhibition of photosynthesis in *Mimosa guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica.** v. 44, n. 2, p. 235-240, 2006.

DRAKE B.G.; GONZALES-MELER, M.; LONG, S.P. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology.** v. 48, p. 609-639, 1997.

EGLE, K. AND W. SCHENK. Untersuchungen über die Reassimilation der Atmungskohlensäure bei der Photosynthese der Pflanzen. **Beitr. Biol. Pflanz.** v. 29, p. 75-105, 1952.

EL-SHARKAWY, M. A., R. S. LOOMIS, AND W. A. WVILLIAMS. Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. **Physiol. Plantarum.** v. 20, p. 171-86, 1967.

ELLIS, R. J. The most abundant protein in the world. **Trends in Biochemical Science.** v. 4, p. 241-244. 1979.

FARQUHAR, G.D. & CAEMMERER, S. VON. Modelling of photosynthetic responses to environmental conditions. In: LANGE, O.L., NOBEL, P.S., OSMOND, C.B., ZIEGLER, H. (eds). Physiological plant ecology II. **Encyclopedia of plant physiology, new series,** v. 12B. Springer-Verlag, Heidelberg, p.550-587. 1982.

FARQUHAR G.D., VON CAEMMERER S., BERRY J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta.** v. 149, p. 78-90. 1980.

FERRI, M.G. **Fisiologia Vegetal.** 2. ed. São Paulo: Pedagógica e Universitária, 2004. 362 f.

FRANCO, A.C. & U. LÜTTGE. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia Brasiliensis**. v. 131, p. 356-365. 2002.

FRANCO, A. C. Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala montana*, an evergreen savanna species. *Plant Ecology*. v. 136, p. 69-76. 1998.

FUJISAKA, S.; ASTILLA, C.; SCOBAR, G.; RODRIGUES, V.; VENEKLAAS, E.J.; THOMAS, R.; FISHER, M. The effects of forest conversion on annual crops and pastures: estimates of carbon emissions and plant species loss in a Brazilian Amazon colony. **Agriculture, Ecosystems and Environment**. v. 69, p. 17-26, 1998.

GALLOWAY, J.N.; LEVY, H.M.; KASIBHATLA, P.S. Year 2020: Consequences of population growth and development on deposition of oxidized nitrogen. **Ambio**. v. 23. p. 120-123. 1994.

GAUDILLERE, J.P. La photorespiration, son coût énergétique. In: La photosynthèse. **Comptes Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France**, v. 11, p. 872-882, 1982.

GERBAUD, A. & ANDRÉ, M. An evaluation of the recycling in measurements of photorespiration. **Plant Physiol**. v. 83. p. 933- 937. 1987.

GEPSTEIN, S. Photosynthesis. En: Senescence and aging in plants. L. D. Noodén y A. C. Leopold, **Academic Press**, San Diego, California, p. 85-109, 1988.

GIVNISH, T.J., MONTGOMERY, R.A. & GOLDSTEIN, G. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the havailan lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. **American Journal of Botany**. v. 91, n. 2, p. 228-246, 2004.

GLOOR, M.; HEIMANN, M.; HIGUCHI, K.; JOHN, J.; MAKI, T.; MAKSYUTOV, S.; MASARIEK, K.; PEYLIN, P.; PRATHER, M.; PAK, B.C.; RANDERSON, J.; SARMIENTO, J.; TAGUCHI, S.; TAKAHASHI, T.; YUEN, C-W. Towards robust regional estimates of CO₂ sources and sinks using atmospheric transport models. **Nature**. v. 415. p. 626-630. 2002.

GRIFFIN, K.L. & SEEMANN, J. Plants, CO₂ and photosynthesis in the 21st century. **Chemistry & biology**. v. 3. p. 245-254. 1996.

GRIFFIN, K. L.; TURNBULL, M.; MURTHY, R.; LIN, G. H.; ADAMS, J.; FARNSWORTH, B.; MAHATO, T.; BAZIN, G.; POTASNAK, M.; BERRY, J. A. Leaf respiration is differentially affected by leaf vs. stand-level night-time warming. **Global Change Biology**, v.8, n.5, p.479-485, 2002.

GUNDERSON, C.A, WULLSCHLEGER S.D. Photosynthetic acclimation in trees to rising atmospheric CO₂: a broader perspective. **Photosynthesis Research**. v. 39, p. 369–388, 1994.

GURNEY, K.R., LAW, R.M.; DENNING, A.S.; RAYNER, P.J.; BAKER, D.; BOUSQUET, P.; BRUHWILERK, L.; CHEN, Y.H; CIAIS, P.; FAN, S.; FUNG, I.Y.;
HEGERL, G.; BINDOFF, N.L. Warming the world's oceans. **Science**. v. 309. p. 254-255. 2005.

GUTTERIDGE S.; GATENBY A. A. Rubisco synthesis, assembly, mechanism, and regulation. **Plant Cell**. v. 7, p. 809-819. 1995.

GUTTERIDGE S. Limitations of the primary events of CO₂ fixation in photosynthetic organisms: the structure and mechanism of rubisco. **Biochim. Biophys. Acta**. v. 1015, p. 1-14. 1990.

HIKOSAKA, K. Modelling optimal temperature acclimation of photosynthetic apparatus in C₃ plants with respect to nitrogen use. **Annals of Botany**, v.80, p.721-730, 1997.

HUSIC, D. W.; TOLBERT, N. E. The oxidative photosynthetic carbon cycle or C₂ cycle – CRC critical reviews. **Plant Sciences**, v. 5, p. 45-100. 1987.

INOUE, M. T. Estudo comparativo da fotossíntese, transpiração e resistência difusiva em clones jovens de *Populus nigra* e *P. trichocarpa* em relação à radiação solar. **Rev. Bras. Fisiol. Vegetal**, v. 1, p. 25-29. 1989.

INPE (Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais). Estimativa de desmatamento da Amazônia no período de 2007-2008. Disponível em: <[://www.inpe.gov.br](http://www.inpe.gov.br)>. Acesso em: 27 de janeiro de 2009.

IPCC, 2001. *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [J.T. HOUGHTON, Y. DING, D.J. GRIGGS, M. NOGUER, P.J. VAN DER LINDEN, X. DAI, K. MASKELL, C.A. JOHNSON (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 881 p. JENSEN R.G.; BAHN J.T. Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. **Annu. Rev. Plant Phys.** v. 29, p. 379-400. 1977.

ISHIDA, A.; TOMA, T.; MARJENAH, A. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. **Tree Physiology**, v.19, p.467-473, 1999.

KELING, C.D.; WHORF, T.P.; WAHLEN, M.; VAN DER PLICHT, J. Interannual extremes in the rate of rise of atmospheric carbon dioxide since 1980. **Nature**, v. 375, p. 666-670, 1995.

KEYS, A.J. Rubisco: its role in photorespiration. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* v. 313. p. 325-336. 1986.

KERBAURY, G.B. *Fisiologia Vegetal*. São Paulo: Guanabara, 2004. 437p.

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

KUNG, S. D. Tobacco fraction 1 protein: a unique genetic marker. **Science**. v.191, p. 4429-4434. 1976.

JENSEN R.G.; BAHR J.T. Ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase. **Annu. Rev. Plant Phys.** v. 29, p. 379-400. 1977.

LAWLOR, D.W. *Photosynthesis: Metabolism, control and physiology*. **England: Longman Scientific e Technical**, 1987, 262p.

LAING W.A., OGREN W., HAGEMAN R. Regulation of soybean net photosynthetic CO₂ fixation by the interaction of CO₂, O₂ and ribulose-1,5 diphosphate carboxylase. **Plant Physiol.** v. 54, p. 678-685. 1974.

LAISK A. A model of leaf photosynthesis and photorespiration. In **I Shetlik, ed, Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity**. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, The Netherlands, p. 295-306. 1970.

LAISK, A. & SUMBERG, A. Partitioning of the Leaf CO₂ Exchange into Components Using CO₂ Exchange and Fluorescence Measurements. **Plant Physiol.** v. 106. p. 689-695. 1994.

LAISK, A.; KIIRATS, O. & OJA, V. Assimilatory power (post illumination CO₂ uptake) in leaves. *Plant. Physiol.* v. 76. p. 723-729. 1984.

LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. ed. São Carlos: **Rima**, . 2000. 531p.

LEAL, L.S.M.; CARNEIRO, R.L.C.; LEAL, B.G.; RIBEIRO, B. Variação diurna da concentração de CO₂ no dossel vegetativo da floresta amazônica em Caixuanã - Pa *Revista Brasileira de Meteorologia*, v. 21, p. 122-128, 2006.

LEAKEY, A.D.B.; PRESS, M.C.; SCHOLLES, J.D.; WATLING, J.R. Relative enhancement of photosynthesis and growth at elevated CO₂ is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. **Plant Cell and Environment**, v.25, n.12, p.1701-1714, 2002.

LEGOOD, R. A welcome diversion from photorespiration. *Nature biotechnology*. v. 25, p. 539-540, 2007.

LEMOS-FILHO, J.P. Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. **Revta brasil. Bot.** v. 23, p.45-50. 2000.

LENTINI, M; VERÍSSIMO, A; SOBRAL, L. **Fatos Florestais da Amazônia 2003**. Belém. Imazon, 110p. 2003.

LI-COR. Using the LI-6400 portable photosynthesis system. LI-COR Publication Number 9806-122, **LI-COR**, Inc., Lincoln, Version 5. 2004.

LORENZI, H. Avores Brasileiras, Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Ltd., São Paulo, Brazil. v. 1. 2000.

LORENZI, H.. Avores Brasileiras, Vol 2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Ltd., São Paulo, Brazil. 2002.

LORIMER, G.H. The carboxylation and oxygenation of ribulose 1,5-bisphosphate: The primary events in photosynthesis and photorespiration. **Annu. Rev. Plant. Physiol.** v. 32, p. 349-383. 1981.

LOVEYS, B. R.; ATKINSON, L. J.; SHERLOCK, D. J.; ROBERTS, R. L.; FITTER, A. H.; ATKIN, O. K. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species. **Global Change Biology**, v.9, n.6, p.895-910, 2003.

LUDWIG, L.J.; CANVIN, D.T. The rate of photorespiration during photosynthesis and the relationship of the substrate of light respiration to the products of photosynthesis in sunflower leaves. **Plant Physiology**, v. 48, p. 712-719, 1971.

LUDWIG, L.J.; CANVIN, D.T. An open gas-exchange system for the simultaneous measurement of the CO₂ and ¹⁴CO₂ fluxes from leaves. **Can J. Bot.**, v. 49. p. 1299-1313. 1971.

LUIZÃO. F. J. Interações Biosfera-Atmosfera Na Amazônia: Contribuições do Projeto LBA ao conhecimento e ao desenvolvimento sustentável da região. In: CONFERENCIA NACIONAL DE CIENCIA, TECNOLOGIA E INOVAÇÃO, III, 2005, Complexo Blue Tree Alvorada, **Seminário**. Brasília, out. 2005. p. 01-20.

MACHADO, E.C.; SCHMIDT, P. T.; MEDINA, C.L.; RIBEIRO, R.V. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. **Pesq. agropec. bras.** v.40, n.12, p.1161-1170, dez. 2005.

MANN, C.C. Genetic engineers aim to soup up crop photosynthesis. **Science**, v. 283, p. 314-316, 1999.

MARABESI, M.A. **Efeito do alto CO₂ no crescimento inicial e na fisiologia da fotossíntese em plântulas *Senna alata* (L.) Roxb.** 2007. 78 f. Dissertação (Mestrado

- Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente) - Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo. 2007.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. **Fisiologia Vegetal**. ed. Viçosa: UFV. 2005. 451p.

MARENCO et al., (2001a)

MARYNICK, D.S.; MARYNICK, M.C. A mathematical treatment of rate data obtained in biological flow systems under nonsteady state conditions. **Plant Physiol**. v. 56, p. 680-683, 1975.

MATTOS, E. A.; LOBO, P. C. & JOLY, C. A. Overnight rainfall inducing rapid changes in photosynthetic behaviour in a cerrado woody species during a dry spell amidst the rainy season. **Australian Journal of Botany**. v. 50, p. 1-6. 2002.

MATTOS, E. A. **Trocas gasosas em folhas de três espécies arbóreas do cerrado da Fazenda Canchin, São Carlos (SP): a disponibilidade hídrica durante a estiagem de inverno limita a abertura estomática?** 110 f. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1992.

MCGOWAN, R.E.; GIBBS, M.; Comparative enzymology of the glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenases from *Pisum sativum*, **Plant Physiology**. v. 54, p. 312-319. 1974.

MEDLYN, B.E. The optimal allocation of nitrogen within the C₃ photosynthetic system at elevated CO₂. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 23, p. 593-603, 1996.

MEDLYN, B. E.; LOUSTAU, D.; DELZON S. Temperature responses of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). **Plant Cell and Environment**, v.25, p.1155-1165, 2002a.

MEDLYN, B. E.; DREYER, E.; ELLSWORTH, D.; FORSTREUTER, M.; HARLEY, P. C.; KIRSCHBAUM, M. U. F.; LE ROUX, X.; MONTPIED, P.; STRASSEMAYER, J.; WALCROFT, A.; WANG, K.; LOUSTAU, D. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. **Plant Cell and Environment**, v.25, p.1167-1179, 2002b.

MEDINA, C.L. ambiente físico, trabalho humano e desenvolvimento das plantas em cultivo protegido. Disponível em: <www.conplant.com.br> Acesso em 18 jan. 2009.

MEINZER, F. C.; GOLDSTEIN, G.; FRANCO, A. C.; BUSTAMANTE, M.; IGLER, E.; JACKSON, P.; CALDAS, L. & RUNDEL, P. W. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. **Functional Ecology** v. 13, n 9, p. 273-282. 1999.

MEIR, P.; GRACE, J.; MIRANDA, A. C. Leaf respiration in two tropical rainforests: constraints on physiology by phosphorus, nitrogen and temperature. **Functional Ecology**, v.15, n.3, p.378-387, 2001.

MIRANDA, E.J.; VOURLITIS, G.L.; PRIANTE FILHO, N.; PRIANTE, P.C.; CAMPELO JUNIOR, J.H.; SULI, G.S.; FRITZEN, C.L.; LOBO, F.A.; SHIRAIWA, S. Seasonal variation in the leaf gas exchange of tropical forest trees in the rain forest-savanna transition of the southern Amazon Basin. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n 9, p. 451-460, 2005.

MIRANDA, E.J.; PRIANTE FILHO, N.; PRIANTE, P.C.; CAMPELO JUNIOR, J.H.; SULI, G.S.; FRITZEN, C.L.; NOGUEIRA, J.S. & VOURLITIS, G.L. Maximum leaf photosynthetic light response for three species in a transitional tropical forest in Southern Amazonia. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 8, n.1, p.164-167, 2004.

MITCHELL, J.F.B; KAROLY, D.J.; HEGERL, G.C.; ZWIERS, F.W.; ALLEN, M.R.; MARENGO, J. 2001. Detection of climate change and attribution of causes. In: Climate Change. The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [J.T. Houghton, Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Maskell, C.A. Johnson (eds.)]. **Cambridge University Press**, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 881 p. 2001

MORAES, J. A. P. V. & PRADO, C. H. B. A. 1998. Photosynthesis and water relations in cerrado vegetation. In: F. R. SCARANO & A. C. FRANCO. **Ecophysiological Strategies of Xerophytic and Amphibious Plants in the Neotropics**. Programa de Pós-graduação em Ecologia-Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil, Series Oecologia Brasiliensis, v.4, p. 45 – 63, 1998.

MORAES, J. A. P. V.; PEREZ, S. C. J. G. A. & CARVALHO JR, L. F. Curso diário e sazonal do potencial da água e da resistência estomática em plantas de um cerrado. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. v. 27, p. 13-23. 1989.

MORELLATO, L.P.C.; RODRIGUES, R.R.; LEITÃO-FILHO, H.F.; JOLY, C.A. Estudo fenológico comparativo de espécies arbóreas de floresta de altitude e floresta mesófila semidecídua na Serra do Japi, Jundiá, SP. In TALORA, D.C.; MORELLATO, P. C. **Fenologia de espécies arbóreas em floresta de planície litorânea do sudeste do Brasil**. Revista Brasileira de Botânica, v. 23, n.1, p. 13-26, mar. 2000.

MOSS, D.N. Respiration of leaves in light and darkness. **Crop Sci**. v. 6. p. 351-54. 1966.

MOTT, K.A. Sensing of atmospheric CO₂ by plants. **Plants. Plant, Cell and Environment**. v. 13, p. 731-737, 1990.

MOYSE, A. La photorespiration: différents aspects de la respiration des végétaux à la lumière. **Physiologie Végétale**, v. 18, p. 543-545, 1980.

MULKEY, S. S.; WRIGHT, S. J.; SMITH, A. P. Comparative physiology and demography of three neotropical forest shrubs: alternative shade-adaptive character syndromes. **Oecologia**. v. 96, p. 526-536, 1993.

NAKANO, H.; MAKINO, A.; MAE, T. The effect of elevated partial pressures of CO₂ on the relationship between photosynthetic capacity and N content in rice leaves. *Plant Physiology*, v.115, p. 191-198, 1997.

NAVES-BARBIERO, C. C.; FRANCO, A. C.; BUCCI, S. J. & GOLDSTEIN, G. Fluxo de seiva e condutância estomática de duas espécies lenhosas sempre-verdes no campo sujo e cerradão. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**. v. 12, p. 119-134. 2000.

NITSCKE, W.; RUTHERFORD, A.W. Photosynthetic reaction centres: variations on a common structural theme. **Thends Biochem. Sci.** v. 16, p. 241-245, 1991.

OBERBAUER, S. F.; CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; RICH, P. M.; VEGA, G. Light environment, gas exchange, and annual growth of seedlings of three species of rain forest trees in Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**. v. 9, p. 511-523. 1993.

OGEN, W.L. Photorespiration pathways, regulation, and modification. **Annu. Rev. Plant Physiol.** v. 35, p. 415-442. 1984.

OGREN & BOWES

O'LEARY, M.H. Carbon isotope fractionation in plants. **Phytochemistry**. v. 20. p. 553-567. 1981.

ONODA, Y.; HIKOSAKA, K.; HIROSE, T. Seasonal change in the balance between capacities of RuBP carboxylation and RuBP regeneration affects CO₂ response of photosynthesis in *Polygonum cuspidatum*. **Journal of Experimental Botany**. v. 56, p. 755-763, 2005.

ORTIZ, C.E.R. **Avaliação fisiologia de plantas de urucum**. 2004. 100 f. Tese (Doutorado em Fisiologia Vegetal) – Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, 2004.

PACHECO, M. R. P. S.; HELENE, M. E. M. Atmosfera, fluxos de carbono e fertilização por CO₂. **Estudos avançados**, v.4, n.9, p.204-220, maio/ago, 1990.

PARRY, M.A.J.; ANDRALOJC, P.J.; MITCHELL, R.A.C.; MADGWICK, P.J.; KEYS, A.J. Manipulation of Rubisco: the amount, activity, function and regulation. **Journal of Experimental Botany**. v. 54, p. 1321-1333, 2003.

PAULILO, M.T.; FELIPPE, G.M. Growing of Leaves in Trees of *Qualea grandiflora*. **Rev. bras. Bot.** v. 15, p. 85-93, 1992.

PEARCY, R. W. Photosynthetic gas exchange responses of Australian tropical forest trees in canopy, gap, and understory micro-environments. **Functional Ecology.** v. 1, p. 169-178, 1987.

PEISKER M. A model describing the influence of oxygen on photosynthetic carboxylation. **Photosynthetica.** v. 8. p. 47-50. 1974.

PEIXOTO, M.M. **Variações sazonais no metabolismo de carbono e relações hídricas em espécies lenhosas do cerrado de diferentes grupos funcionais.** 2007. 53 f, Dissertação (Mestrado em Botânica) – Universidade de Brasília, Brasília, 2007.

PEREIRA, A.R. Aspectos fisiológicos da produtividade vegetal. **Rev. Bras. Fisiol. Vegetal.** v. 1, n. 2, p. 139-142, 1989.

PEREZ, S. C. J. G. A. & MORAES, J. A. P. V. Determinações de potencial hídrico, condutância estomática e potencial osmótico em espécies dos estratos arbóreo, arbustivo e herbáceo de um cerradão. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal.** v. 3, p. 27-37, 1991a.

PEREZ, S. C. J. G. A. & MORAES, J. A. P. V. Curso diário e sazonal do potencial da água e da condutância estomática em espécies de cerradão. **Revista Brasileira de Biologia.** v. 51, p. 805-811, 1991b.

PETERSON, R.B. Estimation of photorespiration based on the initial rate of postillumination CO₂ release. **Plant Physiol,** v. 73, p. 983-988, 1983.

PETIT, J. R.; JOUZEL, J.; RAYNAUD, D.; BARKOV, N. I.; BARNOLA, J.M, BASILE, I.; BENDER, M.; CHAPPELLAZ, J.; DAVIS, M.; DELAYGUE, G.; DELMOTTE, M.; KOTLYAKOV, V. M.; LEGRAND, M.; LIPENKOV, V. Y.; LORIEUS, C.; PEPIN, L.; RITZ, C.; SALTZMAN, E.; STIEVENARD, M. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. **Nature,** v. 399, n.6735, p.429-436, 1999.

PRADO, C.; MORAES, J. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. **Photosynthetica.** v. 33, p. 103- 112, 1997.

PRENTICE, I. C. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. *In:* Climate change. The Scientific Basis (ed. IPCC). **Cambridge University Press.** p. 183-237, 2001.

PRIANTE FILHO, N.; HAYASHI, M.M.S., NOGUEIRA, J.S. de; CAMPELO JR, J.H., NUNES, P.C.; SANCHES, L.; COUTO, E.G.; HOEGER, W.; RAITER, F.; TRIENWEILER, J.L.; MIRANDA, E.J.; PRIANTE, P.C.; PEREIRA, L.C.; BIUDES, M.S.; FRITZEN, C.L.; LACERDA, M.; SULI, G.S.; SHIRAIWA, S.;

SILVEIRA, M.; VOURLITIS, G.L. Comparison of the mass and energy exchange of a pasture and a mature transitional tropical forest of the southern Amazon basin during the wet-dry season transition. **Global Change Biology**, v.10, p.863-876, 2004.

PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. , Seropédica, Edur, 1998. 150p.

PONS, T. L.; WELSCHEN, R. A. M. Midday depression of net photosynthesis in the tropical rainforest tree *Eperua grandiflora*: contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning. **Tree Physiology**, v.23, n.14, p.937-947, 2003.

POORTER H. Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. **Vegetatio**. v. 104/105, p. 77-97, 1993.

PORTIS, A.R.Jr. Rubisco Activase, **Biochimica et Biophysica Acta**, v. 1015, p. 15-28. 1990.

PHOENIX, G.K.; HICKS, W.K.; CINDERBY, S.; KUYLENSTIERNA, J.C.I.; STOCK, W.D.; DENTENER, F.J.; GILLER, K.E.; AUSTIN, A.T.; LEFROY, R.D.B.; GIMENO, B.S.; ASHMORE, M.R.; Ineson, P. Atmospheric nitrogen deposition in world biodiversity hotspots: The need for a greater global perspective in assessing N deposition impacts. **Global Change Biology**. v. 12, p. 470-476, 2006.

REGINA, M.A.; CARBONNEAU, A. Fotorrespiração em folhas de *Vitis vinifera* por dois métodos, baseados em medidas de trocas gasosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 7, n. 2, p. 159-195, 1995.

RIZZO, J.A.; CENTENO, A.J.; SANTOS-LONSA, J.; FILGUEIRAS, T.S. Data survey in Cerrado and in deciduous tropical forest in middle west plateau. In: Ferri, M.G. (ed) **III Simpósio Sobre o Cerrado**. Editora Edgar Blucher, São Paulo, p. 103-110. 1971.

ROCHA, H.R.; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.C.; MENTON, M.C.; PINTO, L.D.V.O.; FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M.S. Seasonality of water and heat fluxes over a tropical forest In: **East amazonia. ecological applications**, 2004, v. 14, n. 4, p. S22-S32.

SAGE, R.F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂ the gas-exchange perspective. **Photosynthesis Research**, v. 39, p. 351-368, 1994.

SALISBURY, F.B; ROSS, C.W. **Fisiologia Vegetal**. ed. México: Iberoamérica. 1992. p. 731.

SAXE, H.; CANNELL, M.G.R.; JOHNSON, O.; RYAN, M.G.; VOURLITIS, G.L. Tansley Review #123: Tree and forest functioning in response to global warming. **New Phytologist**. v. 149. p. 369-400. 2001.

SCHIMEL, D.S.; HOUSE, J.I.; HIBBARD, K.A.; BOUSQUET, P.; CIAIS, P.; PEYLIN, P.; BRASWELL, B.H.; APPS, M.J.; BAKER, D.; BONDEAU, A.; CANADELL, J.; CHURKINA, G.; CRAMER, W.; DENNING, A.S.; FIELD, C.B.; FRIEDLINGSTEIN, P.; GOODALE, C.; HEIMANN, M.; HOUGHTON, R.A.; MELILLO, J.M.; MOORE III, B.; MURDIYARSO, D.; NOBLE, I.; PACALA, S.W.; PRENTICE, I.C.; RAUPACH, M.R.; RAYNER, P.J.; SCHOLLES, R.J.; STEFFEN, W.L.; WIRTH, C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. **Nature**. v. 414. p. 169-172. 2001.

SCHRADER, S.M.; WISE, R. R.; WACHOLTZ, W. F.; ORT, D. R.; SHARKEY, T. D. Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. **Plant Cell and Environment**, v.27, n.6, p.725-735, 2004.

SENNA, M.C.A. **Fração da radiação fotossinteticamente ativa absorvida pela floresta tropical Amazônica: uma comparação entre estimativas baseadas em modelagem, sensoriamento remoto e medições de campo**. 2004. 54 f., Dissertação (Mestrado) - Programa de Pós-graduação em Meteorologia Agrícola, Universidade Federal de Viçosa-MG. 2004.

SHARKEY, T.D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Plant Physiol**. v. 73, p. 147-152. 1988.

SHARKEY, T.D. Fotosíntesis. Metabolismo Del carbono em cloroplasto de plantas C₃. in AZCON-BIETO.; TALON, M. **Fisiología y Bioquímica Vegetal**. 1. ed. Madri: McGraw-Hill-Interamericana de España. 1993. p.113-133.

SHARKEY, T.D. O₂-Insensitive photosynthesis in C₃ plants. **Plant Physiol**, v. 78, p. 71-75, 1985.

SHARKEY TD., STITT M., HEINEKE D., GERHARDT R., RASCHKE K., HELDT H.W. Limitation of photosynthesis by carbon metabolism. II. O₂ insensitive CO₂ uptake results from limitation of triosephosphate utilisation. **Plant Physiol**. v. 81, p. 1123-1129, 1986.

SIEBKE, K.; GHANNOUM, O.; CONROY, J. P.; VON CAEMMERER, S. Elevated CO₂ increases the leaf temperature of two glasshouse-grown C₄ grasses. **Functional Plant Biology**, v.29, n.12, p.1377-1385, 2002.

SPOLADOR, J. **Radiação fotossinteticamente ativa em uma floresta de transição Cerrado-Amazônica**. 2005. 61 f. Dissertação (Mestrado em Física e Meio Ambiente) – Departamento de Física, Universidade Federal de Mato Grosso, Cuiabá-MT, 2005.

SOUZA FILHO, J.D.C.; RIBEIRO, A.; COSTA, M.H.; COHEN, J.C.P. Mecanismos de controle da variação sazonal da transpiração de uma floresta tropical no nordeste da Amazônia. **Acta amazônica**, v. 35, n. 2, p. 235-241, 2005.

STRECK, N.A.; Climate change and agroecosystems: the effect of elevated atmospheric CO₂ and temperature on crop growth, development, and yield. **Ciência Rural**. v. 35, n.3, p.730-740, 2005.

STITT, M. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant. Cell and Environment*. v. 14, p. 741-762, 1991.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**, 3. ed. Porto Alegre: **Artmed**, 2004. 719p.

TATAGIBA, S.D.; PEZZOPANE, J.E.M.; REIS, E.F.; DARDENGO, M.C.J.D.; EFFGEN, T.A.M. Comportamento fisiológico de dois clones de eucalyptus na época de seca e chuva. **Cerne**. V. 13, p. 149-159, 2007.

THEOBALD, J.C.; MITCHELL, R.A.C.; PARRY, M.A.J.; LAWLOR, D.W. Estimating the excess investment in ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in leaves of spring wheat grown under elevated CO₂. **Plant Physiology**, v. 118, p. 945-955, 1998.

THOMAS, H. Enzymes of nitrogen mobilization in detached leaves of *Lolium tremulentum* during senescence. **Planta**, v. 142, p. 161-169, 1978.

TOWNSEND, A.R.; HOWARTH, R.W.; BAZZAZ, F.A.; BOOTH, M.S.; CLEVELAND, C.C.; COLLINGE, S.K.; DOBSON, A.P.; EPSTEIN, P.R.; HOLLAND, E.A.; KEENEY, D.R.; MALLIN, M.A.; ROGERS, C.A.; WAYNE, P.; WOLFE, A.H. Human health effects of a changing global nitrogen cycle. **Frontiers in Ecology and the Environment**. v. 1, p. 240–246, 2003.

TREGUNNA, E.B.; KROTKOV, G. & NELSON, G.D. Evolution of carbon dioxide by tobacco leaves during the dark period following illumination with of different intensities. **Can. J. Bot.** v. 39. p. 1045-1056. 1961.

TREGUNNA, E. C., G. KROTKOV, AND C. D. NELSON. Effect of oxygen on the rate of photorespiration in detached tobacco leaves. **Physiol. Plantarum**. v. 19. p. 723-33. 1966.

TRIBUZY E.S. **Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatório de CO₂ na Amazônia central**. 2005. 102 f. Tese (Ecologia de Agroecossistemas) Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

VALPUESTA, V.; QUESADA, M.A. & REID, M.S. Senescencia y abscisión. in AZCON-BIETO. & TALON, M. **Fisiologia y Bioquímica Vegetal**. 1. ed. Madri: McGraw-Hill-Interamericana de España. 1993. p.479-492.

VOURLITIS, G.L.; PRIANTE FILHO, N.; HAYASHI, M.M.S.; NOGUEIRA, J.S.; CASEIRO, F.T.; CAMPELO JR, J.H. Seasonal variations in the net ecosystem CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerradão). **Functional Ecology**. v. 15, p. 388-395. 2001.

VOURLITIS, G.L.; PRIANTE FILHO, N.; HAYASHI, M.M.; NOGUEIRA, J.S.; CASEIRO, F. CAMPELO JR.; J.H. Seasonal variations in evapotranspiration of a transitional tropical Forest of Mato Grosso, Brasil. **Water Resources Research**. v. 38, n. 6, p. 1-30. 2002.

VIANELLO, R.L.; ALVES, A.R. Meteorologia básica e aplicações. UFV, Viçosa, MG, Brasil, Ed. UFV. 1991.

VILANI, M.T., SANCHES, L., NOGUEIRA, J.S., PRIANTE FILHO, N. Sazonalidade da radiação, temperatura e umidade em uma floresta de transição Amazônia - Cerrado. **Revista Brasileira de Meteorologia**. v. 21, p. 119-131. 2006.

VILANI, M.T. **Estimativa da f_{apar} utilizando três métodos para uma floresta de transição amazônia-cerrado**. 2006. 88 f. Dissertação (Mestrado em Física e Meio Ambiente) – Departamento de Física, Universidade Federal de Mato Grosso - UFMT, Cuiabá, 2004.

VITOUSEK, P.M.; ABER, J.D.; HOWARTH, R.W.; LIKENS, G.E.; MATSON, P.A.; SCHINDLER, D.W.; SCHLESINGER, W.H.; TILMAN, D.G.; Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. **Ecological Applications**. v. 7. p. 737-750. 1997.

von CAEMMERER, S.. Biochemical models of leaf photosynthesis. **CSIRO**, p. 165. Melbourne, Australia. 2000.

von CAEMMERER, S. & FARQUHAR, G.D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. **Planta**. v. 153. p. 376-387. 1981.

von CAEMMERER S. & EDMONDSON D.L. The relationship between steady state gas exchange in vivo RuP2 carboxylase activity and some carbon cycle intermediates in *Raphanus sativus*. **Aust. J. Plant Physiol**. v. 13. p. 669-688. 1986.

von CAEMMERER, S.; LAWSON, T.; OXBOROUGH, K.; NEIL R. BAKER, N.R.; ANDREWS, T.J.; RAINES, C.A. Stomatal conductance does not correlate with photosynthetic capacity in transgenic tobacco with reduced amounts of Rubisco. **Journal of Experimental Botany**, v. 55, n. 400, p. 1157-1166, 2004.

WAND, S.J.E.; MEDLEY, G.F.; JONES, M.H.; CURTIS, P.S. Response of wild C₄ and C₃ grass (*Poaceae*) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. **Global Change Biology**. v.5, p. 723–741, 1999.

WANG, Z.; LUO, S.; SATO, K.; KOBAYASHI, M.; NOZAWA, T. Measurements of the CO₂/O₂ specificity of ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase by ³¹P- and ¹H-NMR. **Photosynthesis Research**. v. 58, p. 103–109, 1998.

WAREING, E.E.; KHALIFA, M.M.; TREHARNE, K.J. Rate limiting processes in photosynthesis at saturating light intensities. **Nature**. v. 220. p. 453-457. 1968.

WISE, R.R.; OLSON, A.J.; SCHRADER, S.M.; SHARKEY, T.D. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown Pima cotton plants at high temperature. **Plant, Cell and Environment**, v.27, p.717-724, 2004.

WONG, S.C. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interactions of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants. **Oecologia**, v. 44, p. 68-74, 1979.

WOODROW, I.E. & BERRY, J.A. Enzymatic regulation of photosynthetic CO₂ fixation in C₃ plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 39, p. 533-594, 1988.

WOOLHOUSE, H.W. Regulation of senescence in the chloroplast. In THOMSOM, W.W.; NOTHNAGEL, E.A.; HUFFAKER, R.C. **Plant Senescence: its Biochemistry and Physiology**. American Society of Plant Physiologists, Rockville, Maryland, 1987, p. 133-145,

ZELITCH, I. Photorespiration: Studies with whole tissues. In **Encyclopedia of Plant Physiology, New Series (M. Gibbs and E. Latzko, eds)**, v. 6, p. 353-367. Springer-Verlag, Berlin, 1979.

ZELITCH, I. **Photosynthesis, photorespiration, and plant productivity**. 1. ed. New York: Academic Press, Inc., 1971. 347p.

ZELITCH, I. Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. **Plant Physiol.** v. 41. p. 1623-31. 1966.

YOSHIMURA, Y.; KUBOTA, F.; HIRAO, K. Estimation of photorespiration rate by simultaneous measurements of CO₂, gas exchange rate, and chlorophyll fluorescence quenching in the C₃ plant *Vigna radiata* (L.) Wilczek and the C₄ plant *Amaranthus mongo*