

TROCAS GASOSAS DE UMA ESPÉCIE LENHOSA NA FLORESTA DE TRANSIÇÃO AMAZÔNIA - CERRADO

Higo José Dalmagro¹, Francisco de Almeida Lobo¹, Carmen Eugenia Rodríguez Ortíz¹, Marcelo Sacardi Biudes¹, José de Souza Nogueira¹, George Louis Vourlitis², Osvaldo Borges Pinto Jr.¹

¹Universidade Federal do Mato Grosso - UFMT; Cuiabá, MT

²Universidade do Estado da Califórnia - CSUSM; San Marcos, USA

e-mail: higoaldalmagro@gmail.com

Resumo

As florestas de transição parecem ter um balanço de CO₂ nulo, porém as mudanças climáticas que têm ocorrido, como a seca prolongada, podem alterar esse equilíbrio a longo prazo. Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivo estudar as variáveis fisiológicas: fotossíntese, fotorrespiração e respiração, e entender como essas variáveis podem ser afetadas pelas variações sazonais e a posição da folha na copa da árvore de uma espécie vegetal característica de floresta de transição Amazônia-Cerrado, a *Brosimum lactescens* S Moore (Moraceae). Utilizando-se um sistema portátil LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), as medidas foram realizadas mensalmente. Verificou-se que, na estação seca, houve um incremento substancial na densidade de fluxo fotossinteticamente ativo, *DFFA*, elevando o déficit de pressão de vapor (*DPV*). Visando a reduzir as perdas de água, a planta tende a promover o fechamento dos estômatos, havendo uma diminuição da condutância estomática (*g_s*), reduzindo assim também a concentração de carbono interno (*C_i*). Como

consequência, verificou-se que a fotossíntese comportou-se de maneira descendente. Contudo, nesse contexto, como estratégia para dissipação de energia em excesso, a fotorrespiração (R_p) aumentou e, de forma análoga, a respiração (R_d) também aumentou. Os resultados encontrados neste estudo sugerem que variações na distribuição da precipitação alteraram significativamente as trocas gasosas da espécie estudada.

Palavras-chave: fotossíntese, fotorrespiração, respiração, floresta de transição.

Abstract

Forest in transition seem to have a balance of CO₂ null but climate change that have been occurring, such as prolonged drought, may alter that balance in the long term. Therefore, the aim of this study was to study the physiological parameters: photosynthesis, photorespiration and respiration, and understand how these variables may be affected by seasonal variations and the position of leaf on the tree crown of a plant species characteristic of forest transition-Amazon Cerrado, the *S Moore lactescens* *Brosimum* (Moraceae). Using a portable LI-6400 (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA), the measurements were made monthly. It was found that in the dry season, there was a substantial increase in the density of photosynthetically active flux, PPFD, also increasing the deficit vapor pressure (VPD). In order to reduce water losses, the plants tend to close its stomata, with a decrease in the stomatal conductance (g_s), thereby also reducing the concentration of internal carbon (C_i). As a result, it was found that photosynthesis acted in descending order. However, in this context, as a strategy for dissipation of excess energy, photorespiration (R_p) increased similarly and respiration (R_d) increased. The results of this study suggest that variations in the distribution of precipitation significantly alter the gas exchange of the studied species.

Keywords: photosynthesis, photorespiration, respiration, forest transition

Introdução

As florestas tropicais trocam grandes quantidades de água e energia

com a atmosfera e são importantes no controle do clima regional e global (Nobre et al., 1991; Grace, 1992; Meir e Grace, 2005). Na bacia Amazônica, as florestas de transição, cujo clima é intermediário entre floresta amazônica e cerrado, são em tese mais sensíveis às mudanças climáticas (Grace, 1992; Longman e Jenik, 1992; Arris e Eagleson, 1994). No estado de Mato Grosso, esse ecótono ocorre na região norte, a qual é marcada por uma modificação intensa na dinâmica do uso e ocupação do solo. Isso se dá devido a uma rápida devastação de áreas florestadas (Vourlitis, 2008), 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.

As florestas de transição parecem ter um balanço de CO₂ nulo, pois exibem uma absorção de carbono durante a estação úmida e uma liberação durante a estação seca (Vourlitis et al. 2001, 2002, 2004.; Keller et al. 2004; Priante Filho al de et. 2004). Porém, as mudanças climáticas que têm ocorrido, como a seca prolongada, podem alterar esse equilíbrio de CO₂ a longo prazo (Malhi et al. 1999; Schimel et al. 2001; Miranda al de et. 2005).

Variações nas condições ambientais podem alterar significativamente as respostas fisiológicas de plantas (Davis et al., 1999). Por exemplo, o declínio da absorção de CO₂ no período seco pode ocorrer porque as plantas estão limitadas pelo aumento do déficit de pressão de vapor do ar e pelo baixo potencial de água da folha (Rawson et al. 1977; Watts & Neilson, 1978; Whitehead et al., 1981) que conduz a taxas reduzidas de fotossíntese e condutância estomática (de S'a et al. 1996, McWilliam et al. 1996, Meinzer et al. 1999, Bonal et al. 2000, Vourlitis et al. 2001).

Como as variáveis fisiológicas respondem de maneiras diferentes às alterações de cada fator climatológico, ainda pouco se conhece sobre respostas ao conjunto desses fatores na floresta de transição. Nesse âmbito, o presente trabalho teve o objetivo de estudar as variáveis fisiológicas, como a fotossíntese, pela sua importância no mecanismo de sequestro de carbono, a fotorrespiração e a respiração por serem processos inversos, atuando na liberação de CO₂. Além disso, objetivou-se entender como essas variáveis são afetadas pelas variações sazonais e a posição da folha na copa da árvore de uma espécie vegetal característica de floresta de transição Amazônia-Cerrado, a *Brosimum lactescens* S Moore (Moraceae).

Material e métodos

Área de estudo

O estudo foi realizado a 50 km a nordeste de Sinop, Mato Grosso, Brasil (11°24' S; 55°19' W), a 423 m acima do nível do mar, onde se encontra instalada uma torre micrometeorológica de 42 m de altura. Essa área 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 (1931), o clima nessa região é do tipo AW, com temperatura do ar e precipitação médias anuais de aproximadamente 24 ffc e de 2000 mm, respectivamente (Vianello e Alves, 1991, Vourlitis et al., 2002), sendo que cerca da metade da precipitação anual ocorre nos meses de dezembro a fevereiro (estação úmida) e somente cerca de 1% acontece nos meses de junho a setembro (estação seca) (Vourlitis et al., 2002, 2004).

O solo dessa região é classificado como neossolo quartzarênico órtico do tipo A moderado e álico, com baixo teor de matéria orgânica (2%) e pH próximo a 4,2 (Priante Filho et al., 2004). Esses solos, além de bastante arenosos, são pobres em nutrientes e têm alta porosidade, além de uma rápida drenagem (Vourlitis et al., 2002; Miranda et al., 2005).

A vegetação é classificada como floresta de transição da ombrófila para a estacional e é constituída por espécies arbóreas cuja altura média das árvores varia de 28-30 m. Há aproximadamente 80 espécies e 35 famílias de árvores com um diâmetro maior do que 10 cm, contudo, cerca de 50% de todos os indivíduos estão entre as famílias Burseraceae, Clusiaceae e Moraceae (Miranda et al., 2005). 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). O índice de área foliar (IAF) varia entre 5,0 m²m⁻² durante a estação úmida e 2,5 m² m⁻² na estação seca, refletindo a natureza semi-decídua da floresta (Vourlitis et al., 2004; Sanches et al., 2008a).

O experimento foi de novembro de 2007 a outubro de 2008 e a espécie estudada foi a *Brosimum lactescens*, em razão de ser uma das espécies dominantes da área e também por sua localização mais próxima da torre micrometeorológica, facilitando assim o acesso a sua copa para os processos de coleta de dados. Outra característica da espécie considerada

foi a ontogenia de suas folhas, que geralmente tem a duração de um ano.

Variáveis Fisiológicas

Foram selecionadas aleatoriamente folhas completamente expandidas (“maduras”), que apresentavam bom estado fitossanitário e que estavam situadas no terço médio e na parte superior do dossel, correspondentes às alturas de 20 e 28 m. Para cada altura, foram selecionadas três folhas.

Utilizando-se um sistema portátil LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), as medidas de condutância estomática (g_s), taxa de fotossíntese líquida (A), déficit de pressão de vapor (DPV) foram realizadas a cada início de mês, sempre no período da manhã e em intervalos de uma hora de uma medida para outra. A concentração de CO_2 dentro da câmara subestomática (C_i), a densidade de fluxo fotossinteticamente ativo (DFFA), a umidade do ar e a temperatura oscilaram conforme as condições ambientais.

Medições em cada folha foram efetuadas em cerca de 3-5 minutos e as trocas gasosas foram calculadas como uma média de 10 medições realizadas a cada 5 segundos. Depois de realizadas as medições de fotossíntese (A), com vistas a obter dados referentes à respiração (R_d), promoveu-se o desligamento da luz, proporcionando um ambiente escuro dentro da câmara que continha a folha, sendo que os primeiros dados foram retirados por serem valores que incluem um resquício de fotorrespiração (Chazdon & Pearcy 1986). A fotorrespiração (P_f) foi estimada através do método proposto por Sharkey (1988).

Análise Estatística

Para a análise estatística dos dados, aplicou-se a técnica do “bootstrap” com 1000 subamostragens, com o intuito de se obter os intervalos de confiança dos resultados e permitir, com isso, a comparação de médias sob diferentes tratamentos: altura e estação do ano (Sokal e Rohlf, 1995; Christie, 2004).

Resultados

Os resultados indicam uma interação significativa entre a posição das folhas na copa e a sazonalidade do clima (Figura 1-A). Os dados refe-

rentes a *A* foram substancialmente maiores na estação úmida em relação à estação seca, para ambas as alturas. A redução de *A* em 88% da estação úmida para a estação seca na altura de 20 m e 65% para 28 m está relacionada com um período de restrição hídrica, em que se observou um aumento do *DPV*, o qual variou de $1,19 \pm 0,11$ a $2,62 \pm 0,16$ mol m⁻² s⁻¹ durante o período de estudo, tendo suas maiores médias na estação seca (Figura 1-E). Essa variação no *DPV* foi mais acentuada para as folhas situadas a 28 m (54%) do que para as situadas a 20 m (28%). Entre as alturas na estação seca, o *DPV* não diferiu. Em contrapartida, na estação úmida, notou-se que os dados obtidos de folhas localizadas na porção superior da copa foram superiores aos de folhas a 20 m, tendo-se uma diferença de 0,49 kPa. Quanto a *DFFA*, pôde-se observar diferença significativa entre as estações somente para a altura de 20 m (sendo de $482,19$ μmol m⁻² m⁻¹ para a seca e $312,18$ para a úmida) (Fig. 1-F). Porém, no que tange às alturas, constatou-se que as folhas à altura de 28 m apresentaram valores de *DFFA* significativamente superiores aos de 20 m, para ambas as estações.

A somatória desses resultados fez com que ocorresse uma redução na *g_s* durante a estação seca, a qual foi, em média, menor que $0,11$ mol m⁻² s⁻¹ para as duas alturas. Porém, durante a estação úmida, *g_s* aumentou consideravelmente em folhas de 28 m, as quais estão expostas a níveis mais altos de radiação, chegando a $0,20$ mol m⁻² s⁻¹ em média (Figura. 1-C). Em ambas as estações, a *g_s* apresentou valores significativamente maiores para a altura de 28 m do que para 20 m. As folhas de 20 m também experimentaram um aumento em *g_s* durante a estação úmida, mas muito inferior ao de folhas expostas a mais luz solar.

A redução da *g_s* na estação seca indica que houve fechamento dos estômatos, causando então uma resistência à difusão do CO₂ nas folhas. Com isso, pôde-se notar que os valores de *C_i* eram em média mais altos na estação úmida do que na seca (Figura 1-G). As maiores médias em *C_i* foram encontradas para folhas de 28 m, tanto na estação úmida ($378,06 \pm 8,16$) quanto na estação seca ($334,52 \pm 8,25$). A concentração interna de CO₂ (*C_i*) das folhas de 28 m variou pouco entre estações, diminuindo menos que 11% durante a estação seca para ambas as alturas, indicando limitações estomáticas relativamente pequenas à difusão de CO₂. Porém, o aumento significativo nas taxas de fotossíntese que foram observadas em folhas a 28 m não parece ser explicado completamente pela

difusão aumentada de CO_2 , considerando que o incremento em C_i durante a estação úmida foi pequeno. Dessa forma, a redução de A na estação seca parece ter sido provocada mais pela variação da g_s do que para a de C_i .

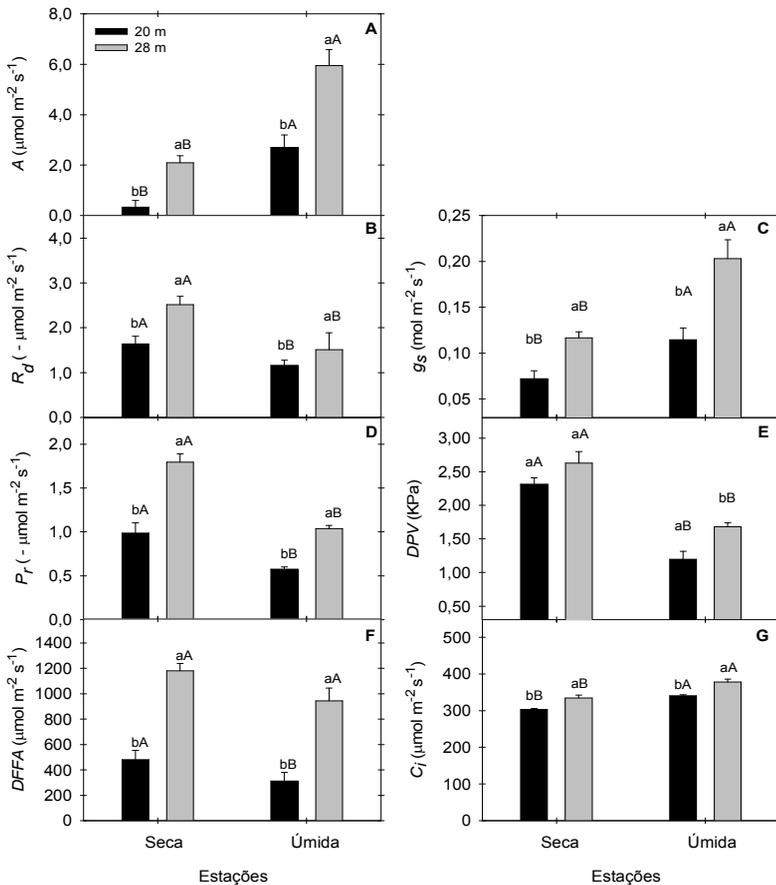


Figura 1. Médias ($\pm 95\%$ de intervalo de confiança) dos dados do intercambio gasoso em função das alturas e estações do ano para folhas de *Brosimum lactescens* em uma floresta de transição Amazônia-Cerrado. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula dentro da mesma altura do dossel e por letras minúsculas dentro da mesma estação não diferem entre si.

Com relação ao P_r , este apresentou uma variação sazonal significativa, o que corrobora a afirmativa de que, em situação de estresse hídrico prolongado e altas taxas de radiação, as plantas tendem a buscar alternativas para dissipar o excesso de energia, de tal forma que não causem danos ao aparato fotossintético. Esse mecanismo pode ser observado na Figura 1-D, em que as taxas médias de P_r foram superiores no período seco, comparado ao período úmido, tendo uma redução de $0,76 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para folhas a 28 m e $0,41 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para as folhas a 20 m.

A participação do processo respiratório está associada ao componente de perda de carbono. Com relação a essa perda, pôde-se verificar que as taxas médias de R_d foram consistentemente mais altas durante a estação seca para ambas as alturas (Figura 1-B). As menores variações sazonais para R_d foram observadas nas folhas a 20 m, tendo um acréscimo de 29% da estação seca para a úmida, enquanto que, para as folhas a 28 m, esse acréscimo foi um pouco maior, sendo de 40%. R_d em ambas as estações foram consideravelmente mais altos em folhas a 28 m do que em folhas a 20 m. Por exemplo, no período úmido, a taxa de R_d para as folhas situadas a 20 m foi de $1,63 \pm 0,16 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, enquanto que para as de 28 m foi $2,51 \pm 0,18 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Já no período seco, exibiram-se um pouco menores, sendo $1,16 \pm 0,10 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para folhas a 20 m e $1,50 \pm 0,37 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para 28 m.

Discussão

Os dados referentes a A exibiram-se superiores na estação úmida, havendo um declínio na estação seca para ambas as alturas estudadas. Essas variações sazonais das trocas de gases eram esperadas, já que 91% da precipitação ocorrem no período úmido, enquanto que, na estação da seca, ocorrem apenas 9% (Vourlitis et al. 2002, Keller et al. 2004). Com uma alta $DFFA$, uma vez que o solo esteja em condição de restrição hídrica causada pela baixa precipitação durante a estação seca (Malhi et al. 1998, Williams et al. 1998), uma das primeiras respostas ao estresse é o fechamento dos estômatos (Sharkey, 1990) devido ao aumento do déficit de pressão de vapor da folha (DPV) (Shuttleworth, 1989; Combes et al., 2000; Frak et al., 2002) e decréscimo do seu potencial hídrico (Allen e Percy 2000, Sendall, 2008). Como consequência, ocorre a redução da g_s (Meinzer et al. 1993; Vourlitis et al. 2008), diminuindo as-

sim a perda de água (Centritto, 2003) e a difusão de CO_2 nas folhas (Lawlor, 2002; Loreto et al. 2003; Dias e Marenco, 2007), levando a uma redução das taxas de assimilação fotossintética (Meinzer et al., 1993; Marenco et al., 2006). Dentro de um intervalo hídrico que ocorre comumente na natureza, a g_s é um fator preponderante sobre a fotossíntese (Cornic, 2000). Há que se ressaltar que se a redução da g_s é continuada por longo período, os mecanismos envolvidos são mais complexos, implicando limitações estomática e fotossintética, ou seja, limitações bioquímicas (Sharkey e Seemann 1989; Graan e Boyer 1990; Giménez, et al. 1992; Quick et al. 1992; Tezara et al. 1999).

Outro fator que pode ter contribuído para a variação sazonal de A e g_s é a idade da folha (Reich et al. 1991; Osada et al. 2001). Ao longo do seu desenvolvimento, as folhas geralmente tornam-se totalmente expandidas durante a estação chuvosa, quando A e g_s são mais elevadas (Miyaji et al., 1997). Essas variáveis fisiológicas correlacionam-se negativamente com a idade foliar (Chabot e Hicks, 1982; Field e Mooney, 1986) e tendem a decrescer na estação seca, quando há queda das folhas (Sanches et al., 2008b; Sendall, 2008).

Os valores de A e g_s para folhas do ápice da copa (28 m) foram substancialmente maiores do que aqueles para folhas sombreadas (20 m). Esse resultado assemelha-se a relatos 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; Pearcy, 1987; Mulkey et al., 1993; Oberbauer et al., 1993; Miranda et al., 2005). Em contrapartida, folhas que crescem em ambientes sombreados têm uma alta capacidade para a captura de luz, mas uma baixa capacidade para fixação de CO_2 , devido à menor área, espessura e massa foliar, além de quantidades inferiores de N e Rubisco, quando comparadas às folhas crescidas em ambientes com alta luminosidade (Boardman, 1977; Kappel e Flore, 1983; Anten et al., 1996; Niinemets & Tenhunen, 1997; Le Roux et al., 1999a, b, 2001a; Piel et al., 2002).

No que tange aos resultados de P_r , esses apresentaram um incremento no período seco, o que corrobora a afirmativa de que, em situação de estresse hídrico prolongado, a planta tende a reduzir suas trocas gasosas (Steuer, 1988; Davies et al., 1994; Stuhifauth et al., 1990;

Schrader *et al.*, 2004). Essa tentativa de conservar água envolve a possibilidade de danos maiores, pois uma menor quantidade de energia luminosa poderá ser utilizada para A, e poderá haver redução da transpiração e da absorção de CO₂ concomitantemente, além de uma inibição do fluxo de elétrons causando danos fotoinibitórios (Boyer, 1987; Stuhlfauth *et al.*, 1990).

Essa redução da concentração de CO₂ interno faz com que a Rubisco passe a atuar como oxigenase, o que, de fato, causa uma redução na eficiência da fixação fotossintética do carbono (Wingler *et al.*, 2000). Desse modo, as maiores taxas de fotorrespiração (P_r) observadas no período seco podem significar que importante quantidade do carbono assimilado pela fotossíntese deve estar sendo perdida na fotorrespiração (Silva *et al.*, 2006). Considerando-se que, em plantas C₃, a P_r é um processo que ajuda a consumir um fluxo de elétrons e faz parte de uma estratégia para proteção do aparato fotossintético em condições de excesso de radiação (Krause e Cornic, 1987; Stuhlfauth *et al.*, 1990; Valentine *et al.*, 1995; Schrader *et al.*, 2004), pode-se inferir que o aumento de P_r com a altura é consequência de uma maior DFFA encontrada para folhas situadas a 28 m, quando comparada à obtida para 20 m.

A participação do processo respiratório para a economia geral de carbono nas plantas tem sido associada ao componente de perda de carbono, uma vez que grande parte do carbono assimilado na fotossíntese é utilizada pela respiração (Lambers *et al.*, 1998). Quanto ao comportamento ascendente da R_d no período da seca para ambas as alturas, parece ser contra-intuitivo, tendo em vista que nesse período geralmente ocorrem declínios no crescimento, na expansão da célula, na produção de carboidratos pela fotossíntese e na captação de íons. Porém, esse aumento da R_d pode estar relacionado a uma rápida diminuição do potencial hídrico foliar e um aumento do estresse hídrico (Moldau e Rahi 1983; Amthor e McCree, 1990) a que a planta é submetida nessa estação, já que, conforme Marengo e Lopes (2005), essa condição aumenta a R_d pela demanda de energia para a síntese de compostos osmoticamente compatíveis, e pela ativação da rota alternativa.

A estação seca serve como um gatilho para a floração e frutificação (Borchert, 1994; Baker *et al.*, 2002; Pereira *et al.*, 2002), e uma alteração na quantidade de fotoassimilados que são translocados para sumidouros de crescimento pode causar um aumento transitório na R_d

(Miranda et al., 2005). 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 esse processo ocorre, pode haver um aumento temporário na R_d (Larcher, 2000). Givnish (2004) sugere que plantas submetidas à alta luminosidade apresentam um aumento na R_d , o que pode explicar porque as folhas do ápice da copa apresentaram R_d substancialmente maiores do que as localizadas a 20 m.

Conclusão

A espécie *Brosimum lactescens* apresenta uma absorção de carbono na estação úmida e uma liberação na seca. Isso é impulsionado pelo aumento da fotorrespiração e respiração durante o período de seca, o que, por sua vez, foi ocasionado pela idade foliar e altura em que as folhas estavam no dossel.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao grupo de ecofisiologia vegetal do Programa de Pós-Graduação em Física Ambiental; ao Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia – LBA e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES -, pelas bolsas concedidas.

Referências

ACKERLY, D.D. et al. The forest-cerrado transition zone in southern Amazonia: results of the 1985 Projeto Flora Amazônica Expedition to Mato Grosso. **Brittonia**, v. 41, p. 113-128, 1989.

ALLEN, M.T.; PEARCY, R.W. Stomatal behavior and photosynthetic performance under dynamic light regimes in a seasonally dry tropical rain forest. **Oecologia**, v. 122, p. 470-47, 2000.

AMTHOR, J.S.; MCCREE, K.J. Carbon balance of stressed plants: a conceptual model for integrating research results. *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms* (eds. R.G. Alscher &

- J.R. Cumming) **Wiley-Liss**, New York. pp. 1-15, 1990.
- ANTEN N.P.R.; HERNANDEZ, R.; MEDINA, E.M. The photosynthetic capacity and leaf nitrogen concentration as related to light regime in shade leaves of a montane tropical forest tree, *Tetrarchidium rubrivenium*. **Functional Ecology**, v. 10, p. 491-500, 1996.
- ARRIS, L. L.; EAGLESON, P.S. A water use model for locating the boreal/deciduous forest ecotone in eastern North America, **Water Resour. Res.**, v. 30, p. 1-9, 1994.
- BAKER, T.R. et al. Phenological differences in tree use and the timing of tropical forest inventories: conclusions from patterns of dry season diameter change. **Forest Ecology and Management**, v. 171, p. 261-274, 2002.
- BOARDMAN, N.K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 28, p. 355-377, 1977.
- BONAL, D. et al. Late-stage canopy tree species with extremely low $\delta^{13}\text{C}$ and high stomatal sensitivity to drought in the tropical rain forest of French Guiana. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, p. 445-459, 2000.
- BORCHERT, R. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. **Ecology**, v. 75, p. 1437-1449, 1994.
- BOYER, J.S.; ARMOND, P.A.; SHARP, R.E. Light stress and leaf water relations. In D. J. Kyle, C. B. Osmond, C. J. Arntzen, eds, *Photoinhibition*. **Elsevier Science Publishers**, Amsterdam, pp. 111-122, 1987.
- CENTRITTO, M.; LORETO, F.; CHARTZOULAKIS, K. The use of low $[\text{CO}_2]$ to estimate diffusional and non-diffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 585-594, 2003.
- CHABOT, B.F.; HICKS, D.J. The ecology of leaf life spans. **Annual Review of Ecological Systems**, v. 13, p. 229-259, 1982.
- CHAZDON, R. L.; PEARCY, R. W. Photosynthetic response to light variations in rain forest species. II. Carbon gain and photosynthetic efficiency during lightflecks. **Oecologia**, v. 69, p. 524-531, 1986.
- CHRISTIE, D. Resampling with Excel. **Teaching Statistics**, v. 26, n. 1, p. 9-14, 2004.

COMBES, D.; SINOQUET, H.; VARLET-GRANCHER, C. Preliminary measurement and simulation of the spatial distribution of the Morphogenetically Active Radiation (MAR) within an isolated tree canopy. **Annals of Forest Science**, v. 57, p. 497-511, 2000.

CORNIC G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. **Trends in Plant Science**, v. 5, p. 187-188, 2000.

DAVIES, W.J. ; TARDIEU, F. & TREJO, C.L. How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? **Plant Physiology**, v. 104, p. 309-314, 1994.

DAVIS, M.A. et al. Survival, growth and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a water-light-nitrogen gradient. **Plant Ecology**, v. 145, p. 341-350, 1999.

DE A. SA., T.D.; DA COSTA, J. DE P.R.; ROBERTS, J.M. Forest and pasture conductances in 328 southern Para, Amazonia, pages 241-264 in Gash, J. H. C., C. A. Nobre, J. M. Roberts & R. 329 L. Victoria (eds), *Amazonian climate and deforestation*. J. M. Wileyand Sons, New York, 330 NY, USA, 1996.

DIAS, D. P.; MARENCO, R. A. Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar. **Pesq.agropec. bras.**, Brasília, DF, v. 42, n. 3, p. 305-311, 2007.

FIELD, C.; MOONEY, H.A. The photosynthesis–nitrogen relationship in wild plants. In *On the Economy of Plant Form and Function*. Ed. T.J. Givnish. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 25-55, 1986.

FRAK, E. et al. Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 378, p. 2207-2216, 2002.

FRANCO, A.C.; LÜTTGE, U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical, efficiency, hotorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. **Oecologia Brasiliensis**, v. 131, p. 356-365, 2001.

GIMÉNEZ, C.; MITCHELL, V.J.; LAWLOR, D.W. Regulation of

photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. **Plant Physiology**, v. 98, p. 516-524, 1992.

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

GRAAN, T.; BOYER, J.S. Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potential. **Planta**, v. 181, p. 378-384, 1990.

GRACE, J. Modelling energy flows and surface temperatures over forest and savanna, pages 551– 568 in P. A. Furley, J. Proctor, and J. A. Ratter (Eds.), *Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries*, Chapman and Hall, Inc., New York, NY, USA. 1992.

KAPPEL, F.; FLORE, J.A. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight, leaf chlorophyll content, and morphology of young peach trees. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, v. 108, p. 541-544, 1983.

KELLER, M. et al. Ecological research in the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazonia: Early results. **Ecological Applications**, v. 14, p. 3-16, 2004.

KÖPPEN W. Grundriss der Klimakunde. (Zweite, verbesserte Auflage der Klimate der Erde.). Walter de Gruyter & Co., Berlin. 1931.

KRAUSE, G.H.; COMIC, G. CO₂ and O₂ interactions in photoinhibition. In *Photoinhibition*, (eds D.J. Kyle, C.B. Osmond & C.J. Arntzen), pp. 169-196. **Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam**. 1987.

LAMBERS, H.; CHAPIN III, F.S.; PONS, T.L. **Plant Physiological Ecology**, Springer-Verlag, New York. 540pp. 1998.

LARCHER, W. *Ecofisiologia Vegetal*. São Carlos, São Paulo. **Editora Rima**, 531pp. 2000.

LAWLOR, D.W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. **Annals Botany**, v. 89, p. 871-885, 2002.

- LE ROUX X. et al. Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglansregia*) trees and seedlings. **Tree Physiology**, v. 19, p. 481-492, 1999b.
- LE ROUX X.; SINOQUET, H.; VANDAME, M. Spatial distribution of leaf dry weight per area and leaf nitrogen concentration in relation to local radiation regime within an isolated tree crown. **Tree Physiology**, v. 19, p. 181-188, 1999a.
- LE ROUX X. et al. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass:area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. **Tree Physiology**, v. 21, p. 377-386, 2001a.
- LONGMAN, K.A.; JENIK, J. Forest-savanna boundaries: General considerations, pages 3– 20 in P. A. Furley, J. Proctor, and J. A. Ratter (eds), **Nature and Dynamics of Forest-Savanna Boundaries**, Chapman and Hall, Inc., New York, NY, USA. 1992.
- LORETO, F.; CENTRITTO, M.; CHARTZOULAKIS, K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, p. 595-601, 2003.
- LORENZI, H. Árvores Brasileiras, Vol1. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Ltd., São Paulo, Brazil. 2000.
- LORENZI, H. Árvores Brasileiras, Vol2. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Ltd., São Paulo, Brazil. 2002.
- MALHI, Y. et al. Carbondioxidetransfer over a Central Amazonianrainforest. **Journal of Geophysical Research**, v. 24, p. 31593-31612, 1998.
- MALHI, Y.; BALDOCCHI, D.D.; JARVIS, P.G. The carbon balance of tropical, temperate and 364 boreal forests. **Plant, Cell and Environment**, v. 22, p. 715-740, 1999.
- MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral, Editora UFV. Viçosa, MG. 451 pp. 2005.
- MARENCO, R.A. et al. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypiumhirsutum*. **Functional Plant Biology**,

v. 33, p. 1103-1113, 2006.

MCWILLIAM, A.L.C. et al. Forest and pasture leaf gas exchange in southwest Amazonia. pp. 265,286,1996, in Gash, J. H.C.; Nobre, C.A.; Roberts, R.M.; Victoria, R.L. (eds). *Amazonian climate and deforestation*. J. M. Wiley & Sons, New York.

MEINZER, F.C. et al. Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. **Plant, Cell and Environment**, v. 16, p. 429-436, 1993.

MEINZER, F.C. et al. Atmospheric and hydraulic limitations on transpiration in Brazilian cerrado woody species. **Functional Ecology**, v. 13, p. 273-282, 1999.

MEIR, P.; GRACE, J. The effects of drought on tropical forest ecosystems, pages 75–86, 2005, in Y. Malhi and O. L. Phillips (eds), *Tropical Forests and Global Atmospheric Change*, Oxford University Press, Oxford, UK.

MIRANDA, E.J. et al. 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, p. 451-460, 2005.

MIYAJI, K.; DA SILVA, W.S.; ALVIM, P.T. Productivity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to leaf age and light conditions within the canopy. **New Phytologist**, v. 137, p. 463-472, 1997.

MOLDAU, H. & RAHI, M. Enhancement of maintenance respiration under water stress. *Effects of Stress on Photosynthesis* (eds. R. Marcelle, H. Clijter & M. Van Poucke). **Junk Publishers**, The Hague. pp. 121-131, 1983.

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.

NIINEMETS, U.; TENHUNEN, J.D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. **Plant, Cell and Environment**, v. 20, p. 845-866, 1997.

- NOBRE, C.A.; SELLERS, P.J.; SHULKA, J. Amazonian deforestation and regional climate change. **J. Clim.**, v. 4, p. 957- 988,1991.
- OBERBAUER, S.F. et al. 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.
- OSADA, N. et al. Leaf dynamics and maintenance of tree crowns in a Malaysian rain forest stand. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 774-782, 2001.
- 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.
- PEREIRA, R.S. et al. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in central Amazon, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 166, p. 295-301, 2002.
- RAWSON, H.M.; BEGG, J.E.; WOODWARD, R.G. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. **Planta**,v. 134, p. 5-101977.
- REICH, P.B. et al. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species.**Oecologia**,v. 86, p. 16-24, 1991.
- SANCHES L. et al. Índice de área foliar em floresta de transição Amazonia cerrado em diferentes métodos de estimativa. **Ciência e Natura**, v. 30, p. 57-69,2008a.
- SANCHES, L. et al. Seasonal and interannual litter dynamics of a tropical semi-deciduous forest of the southern Amazon Basin, Brazil. **J. Geophys. R.-Biogeosciences**, 2008b, in press.
- SENDALL, K.M.; VOURLITIS, G.L.; LOBO, F.A. Gas exchange of tropical semi-deciduous forest trees.in press.2009.
- SHARKEY, T.D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Plant Physiol**, v. 73, p. 147-152,1988.
- SHARKEY, T.D.; SEEMANN, J.R. Mild water stress effects on carbon-reduction-cycle intermediates, ribulosebisphosphate carboxylase activity, and spatial homogeneity of photosynthesis in intact

- leaves. **Plant Physiology**, v. 89, p. 1060-1065, 1989.
- SHARKEY T.D. Water stress effects on photosynthesis. **Photosynthetica**, v. 24, p. 651- 656, 1990.
- SCHRADER, S.M. et al. Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. **Plant Cell and Environment**, v. 27, n. 6, p. 725-735, 2004.
- SHUTTLEWORTH, W.J. Micrometeorology of temperate and tropical forest. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological. **Sciences**, v. 324, p. 299-334, 1989.
- SCHIMEL, D.S. et al. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. **Nature**, v. 414, p. 169-172, 2001.
- SILVA, C.E.M. et al. Eficiência no uso dos nutrientes por espécies pioneiras crescidas em pastagens degradadas na Amazônia central. **Acta Amazônica**, v. 36, n. 4, p. 503-512, 2006.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. 1998. MISCELLANEOUS METHODS. THE JACKKNIFE AND THE BOOTSTRAP. IN: R.R. SOKAL; F.J. Rohlf. Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. W.H. Freeman and Company. New York. pp. 820-825.
- STEUER, B.; STUHLFAUTH, T.; FOCK, H.P. The efficiency of water use in water stressed plants is increased due to ABA induced stomatal closure. **Photosynth Res.** v. 18, p 327-336, 1988.
- STUHLFAUTH, T.; SCHEUERMANN, R.; FOCK, H.P. Light Energy Dissipation under Water Stress Conditions, **Plant Physiol**, v. 92, p. 1053-1061, 1990.
- TEZARA, W. et al. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. **Nature**, v. 401, p. 914-917, 1999.
- VALENTINI, R. et al. In *s/fci* estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. **Plant, Cell and Environment**, v. 18, p. 631-640, 1995.
- VIANELLO, R.L.; ALVES, A.R. *Meteorologia básica e aplicações*, Editora

UFV, Viçosa, MG, 567pp. 1991.

VOURLITIS, G.L. et al. Seasonal variations in the net CO₂ exchange of a mature Amazonian transitional tropical forest (cerradão). **Functional Ecology**, v. 15, p. 388-395, 2001.

VOURLITIS, G.L. et al. Seasonal variations in the evapotranspiration of a transitional tropical forest of Mato Grosso, Brazil. **Water Resources Research**, v. 38, p. 1-11, 2002.

VOURLITIS, G.L. et al. Effects of meteorological variations on the CO₂ exchange of a Brazilian transitional tropical forest. **Ecological Applications**, v. 14, p. S89-S100, 2004.

VOURLITIS, G.L. et al. Energy balance and canopy conductance of a tropical semi-deciduous forest of the southern Amazon Basin, **Water Resour. Res.**, 44, W03412, doi:10.1029/2006WR005526, 2008.

WATTS, W.R.; NEILSON, R.E. Photosynthesis in Sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) VIII. Measurements of stomatal conductance and ¹⁴CO₂ uptake in controlled environments. **Journal of Applied Ecology**, v.15, p. 245-255, 1978.

WHITEHEAD, D.; OKALI, D.U.U.; FASEHUN, F.E. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. **Journal of Applied Ecology**, v.18, p. 571-587, 1981.

WILLIAMS, M. et al. Seasonal variation in net carbon exchange and evapotranspiration in a Brazilian rain forest: a modeling analysis. **Plant, Cell and Environment**, v. 21, p. 953-968, 1998.

WINGLER, A. et al. Photorespiration: metabolic pathways and their role in stress protection. **Phil. Trans. R. Soc. Lond.**, v. 355, p. 1517-1529, 2000.

Submetido em: 26/01/2010

Aceito em: 27/07/2011