

**Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”
Centro de Energia Nuclear na Agricultura**

**Respostas fotossintéticas à variação da temperatura foliar do dossel
na Flona do Tapajós - PA**

Cristina Aledi Felsemburgh

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ecologia Aplicada

**Piracicaba
2009**

Cristina Aledi Felsemburgh
Engenheira Florestal

**Respostas fotossintéticas à variação da temperatura foliar do dossel na
Flona do Tapajós - PA**

Orientador:
Prof. Dr. **PLÍNIO BARBOSA DE CAMARGO**

Tese apresentada para obtenção do título de Doutor em
Ecologia Aplicada

Piracicaba
2009

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Felsemburgh, Cristina Aledi
Respostas fotossintéticas à variação da temperatura foliar do dossel na Flona do Tapajós - PA / Cristina Aledi Felsemburgh. - - Piracicaba, 2009.
117 p. : il.

Tese (Doutorado) - - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz". Centro de Energia Nuclear na Agricultura, 2009.
Bibliografia.

1. Dióxido de carbono - Assimilação 2. Dossel (Botânica) 3. Florestas tropicais
4. Fotossíntese 5. Mudança climática 6. Respiração vegetal 7. Temperatura I. Título

CDD 634.90913
F324r

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor"

“Conhecemos pessoas que vem e que ficam,
outras que, vem e passam.
Existem aquelas que, vem, ficam e depois de algum tempo se vão.
Mas existem aquelas que vem e que se vão com
uma enorme vontade de ficar.....”.

Charles Chaplin

*Aos meus pais, Luiz e Penha pelo apoio incondicional e pelos valiosos ensinamentos,
ao meu irmão Marcelo pelo carinho e incentivo,
e ao Edgard pelo carinho, apoio e incentivo.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus, por tudo que tem feito por mim.

À minha Família por tudo.

À Universidade de São Paulo – USP e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada Interunidades ESALQ/CENA pela oportunidade e formação acadêmica.

À FAPESP (Processo nº06/57010-4) pela bolsa de estudo concedida.

Ao Laboratório de Ecologia Isotópica CENA/USP pela oportunidade e apoio.

Ao Programa LBA pela oportunidade e apoio.

Ao Programa BIOTA – Gradiente Funcional (Processo nº 2003/12595-7) pela oportunidade.

À Universidade Federal do Amazonas pelo incentivo à qualificação profissional.

Ao Rodrigo Silva e Carlos Quirino pela disponibilização e ajuda com os dados meteorológicos.

À Regina Freitas (PPGI) pela dedicação, apoio e respeito.

À Eliana Maria Garcia pelas correções, ajuda e gentileza.

Ao Denis L. Ubeda e Simone A. Vieira pelas contribuições e sugestões.

Aos colegas de turma pela boa convivência.

À Vilany por estar sempre pronta e disposta à ajudar.

Aos amigos e colegas do Instituto de Agricultura e Ambiente, Adailton, Adriela, Ana Verônica, Carlos, Cris, Felipe, Francisca, Jordana, Juliane, Tati, pela boa convivência.

Aos amigos Teotônio, Pedro, Elisângela e Maria, pelos bons momentos, muitos risos, almoços deliciosos e pescarias inesquecíveis.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Ecologia Isotópica, Amanda, Bethe, Edmar, Eduardo, Elô, Eráclito, Fabiana, Fernanda, Gabriela, Jadson, Janaina, José Mauro, Leonardo, Michela, Sandra, Sandra Navarro, Lu, Maíra, Maria, Marquinhos, Michela, Simoni, Simone, Susian, Tati, Urso, Uwe, Yoko, pela amizade e convivência.

À amiga Tati, pela companhia, muitos risos e principalmente pela amizade.

Ao Edgard Siza Tribuzy pelos ensinamentos, sugestões e discussão durante todo o desenvolvimento do trabalho.

Ao Plínio Barbosa de Camargo e Luiz Antonio Martinelli pela oportunidade.

À Susan E. Trumbore e ao Jeffrey Q. Chambers pelo apoio durante o desenvolvimento do trabalho.

Em especial gostaria de agradecer:

Ao orientador e amigo Plínio Barbosa de Camargo, pelo apoio, orientação, ensinamentos, sugestões e confiança.

Ao Marcelo, que mesmo longe está sempre me incentivando.

Ao querido Edgard Siza Tribuzy, pela companhia, paciência, dedicação, carinho e atenção.

À minha mãe Maria da Penha Aledi Felsemburgh e ao meu pai Luiz Carlos Felsemburgh, que sempre estiveram ao meu lado, apoiando minhas escolhas e por não medirem esforços para que eu concluísse mais este curso.

SUMÁRIO

RESUMO.....	09
ABSTRACT.....	11
LISTA DE FIGURAS	13
LISTA DE TABELAS	17
1 INTRODUÇÃO	19
1.1 Objetivos.	21
2 DESENVOLVIMENTO	23
2.1 Revisão Bibliográfica.....	23
2.1.1 As florestas tropicais no mundo	23
2.1.2 Mudanças climáticas e as florestas tropicais.....	26
2.1.3 Florestas tropicais e a produtividade	28
2.1.4 Temperatura e fotossíntese.....	30
2.1.5 Temperatura e respiração	36
2.1.6 Teoria do modelo	38
2.2 Material e Métodos.....	41
2.2.1 Caracterização da área	44
2.2.1.1 Clima.	44
2.2.1.2 Solo.....	47
2.2.1.3 Vegetação	48
2.2.2 Local de coleta dos dados.....	49
2.2.3 Avaliações fisiológicas.....	49
2.2.4 Variáveis climatológicas	52
2.2.5 Material vegetal estudado	52
2.2.6 Análises estatísticas	54
2.3 Resultados	54
2.3.1 Caracterização micrometeorológica	54
2.3.2 Respostas fisiológicas nos grupos ecológicos	57
2.3.3 Fotossíntese.....	58

2.3.4 Respiração.....	78
2.3.5 Ciclo diurno.....	82
2.3.5.1 Caracterização micrometeorológica do ciclo diurno.....	82
2.3.5.2 Avaliações fisiológicas do ciclo diurno.....	85
2.4 Discussão.....	88
2.4.1 Fatores ambientais e temperatura foliar.....	88
2.4.2 Respostas fisiológicas nos grupos ecológicos.....	90
2.4.3 Fotossíntese.....	91
2.4.4 Respiração.....	96
2.4.5 Avaliações fisiológicas do ciclo diurno.....	97
3 CONCLUSÕES.....	99
REFERÊNCIAS.....	101

RESUMO

Respostas fotossintéticas à variação da temperatura foliar do dossel na FLONA do Tapajós – PA

As florestas tropicais representam grande parte do carbono armazenado na forma de biomassa. São caracterizadas por uma alta taxa de produtividade primária, no entanto, não é muito claro o entendimento de como as florestas tropicais respondem ao balanço de carbono com o avanço das mudanças climáticas. Um dos efeitos relacionados ao aumento de concentração de dióxido de carbono na atmosfera e ao aumento da temperatura ambiental, que pode contribuir para ocorrência de distúrbios na função de assimilação ou emissão deste composto dentro das florestas tropicais, é a temperatura. A temperatura tem sido apontada, como influenciadora nas trocas gasosas das plantas, afetando a fotossíntese e a respiração. Neste sentido, estudos que visam melhorar o entendimento dos processos fisiológicos das plantas, principalmente os que estão envolvidos com a ciclagem do C, são importantes para gerar informações sobre os efeitos das mudanças globais nos padrões de respostas da assimilação de CO₂ das plantas ou ecossistemas. O objetivo deste trabalho foi determinar as respostas dos processos de fotossíntese e respiração em função da temperatura foliar de um indivíduo e comunidade em estudo. O trabalho foi desenvolvido na Floresta Nacional (FLONA) dos Tapajós (2° 51' Sul (S), 54° 58' Oeste (O)) localizada ao sul da cidade de Santarém, próximo ao marco km 67 e 83 da rodovia Santarém-Cuiabá BR-163. Para realização das medidas nas folhas das plantas na copa do dossel florestal foram utilizadas cinco torres. Para quantificação da fotossíntese e respiração foliar, utilizou-se um analisador de gás por infravermelho (IRGA) modelo (LI-6400). Para cada folha observada, obteve-se uma curva de resposta da fotossíntese à radiação fotossinteticamente ativa (A-RFA) e quatro curvas de respostas da fotossíntese em relação a concentração interna de CO₂ (A-Ci), em quatro grupos de temperaturas foliares (T_{foliar}). As curvas de resposta a radiação fotossinteticamente ativa (RFA), T_{foliar} e concentração interna de CO₂ (Ci) foram realizadas entre os horários de 07:00 e 14:00 horas. Para o ciclo diurno quantificou-se a fotossíntese (A), condutância estomática (gs), transpiração (E) e déficit de pressão de vapor da folha (DPVf), as medidas foram realizadas ao longo de um dia entre 10:00 e 18:00 horas. A temperatura ótima média da fotossíntese foi de 29,9 °C, e a população apresentou taxa assimilatória líquida ótima de CO₂ de 7,2 μmol.m⁻².s⁻¹. Valores de temperaturas foliares superiores a 32,9 °C e 32,5 °C, diminuíram a capacidade máxima de transporte de elétrons e a velocidade máxima de carboxilação, respectivamente. A eficiência de carboxilação começou a diminuir a partir de 31 °C. A concentração interna de CO₂ diminuiu 32,6% aos 42 °C. Na avaliação do ciclo diurno A e gs decresceram significativamente a partir das 16:00 e 15:00 horas, respectivamente. Quando houve um aumento de 0,34 kPa no DPVf a transpiração diminuiu em 64%. A condutância estomática decresceu com o aumento da temperatura foliar e a respiração foliar foi positivamente relacionada com o aumento da temperatura foliar.

Palavras-chave: Assimilação de CO₂; Modelos fotossintéticos; Temperatura foliar; FLONA Tapajós

ABSTRACT

Photosynthetic responses to canopy leaf temperature at FLONA Tapajós, Para state, Brazil

Tropical forests hold large stores of carbon as biomass. They are characterized by large net primary productivity, however, it is not well understood how carbon budgets of tropical forests respond to the advance of climatic changes. Temperature is one of the agents related to the increase of carbon dioxide concentration in the atmosphere and ambient temperatures can contribute to alterations in assimilation or emission of CO₂ in tropical forests. Temperature has been pointed as responsible for gas exchange rates in plants, affecting the photosynthesis and respiration. Thus, studies aimed at better understanding of physiological processes of plants, particularly those which involve carbon cycling, are important to generate information on the effects of the global changes in the trends of CO₂ assimilation response in plants or in ecosystems. The objective of this work was to determine the photosynthesis processes and respiration responses as a function of leaf temperature of an individual and of the community in study. The study was carried out at the Tapajós National Forest (FLONA, 2° 51' S 54° 58' W) located in the south of Santarém municipality, at kms 67 and 83 of the Santarém-Cuiabá highway (BR-163). Five towers were used to support measurements in leaves in the forest canopy. An infra-red gas analyzer (IRGA, LI-6400 model) was utilized for quantification of leaf photosynthesis and respiration. For each observed leaf, a curve relating the photosynthesis response to the photosynthetically active radiation (PAR) was obtained together with four curves of photosynthesis response in relation to the internal CO₂ concentration (C_i) in four groups of leaf temperatures (T_{leaf}). The response curves of PAR, T_{leave} and internal CO₂ concentration (C_i) were obtained between 07h00 and 14h00. For the diurnal cycle it was quantified photosynthesis (A), stomatal conductance (g_s), transpiration (E) and vapor pressure deficit of the leaf (VPD_f), and measurements were carried out throughout one day between 10h00 and 18h00. The main optimum temperature of photosynthesis was 29.9 °C, and the community presented optimum CO₂ net assimilation rate of 7.2 μmol.m⁻².s⁻¹. Leaf temperature values above 32.9 °C and 32.5 °C decreased the maximum capacity of electron transport and the maximum speed of carboxylation, respectively. The carboxylation efficiency starts to decreased at 31 °C. The internal CO₂ concentration diminished 32.6% at 42 °C. In the evaluation of the diurnal cycle, photosynthesis and stomatal conductance decreased significantly after 16h00 and 15h00 hours, respectively. An increase of 0.34 kPa in VPD_f diminished transpiration in 64%. The stomatal conductance decreased with increase of leaf temperature and leaf respiration was positively related to the increase of leaf temperature.

Keywords: CO₂ assimilation; Photosynthetic models; Leaf temperature; FLONA Tapajós

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Imagens da localização do estudo, em (A) seta vermelha cidade de Santarém-Pa, em (B) seta amarela Floresta Nacional do Tapajós km 67 e seta laranja Floresta Nacional do Tapajós km 83 (Imagens: Google Earth, 2009).....	43
Figura 2 - Precipitação na região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001).....	45
Figura 3 - Evapotranspiração real na região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001).....	45
Figura 4 - Temperatura na região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001)	46
Figura 5 - Balanço hídrico da região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001)	47
Figura 6 - Resposta da fotossíntese à radiação fotossinteticamente ativa.....	50
Figura 7 - Resposta da fotossíntese à concentração interna de CO ₂ (C _i – ppm) em quatro grupos de temperatura.....	51
Figura 8 - Distribuição média da radiação fotossinteticamente ativa (RFA).....	55
Figura 9 - Distribuição média da temperatura do ar	55
Figura 10 - Distribuição média da umidade relativa do ar (UR) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV).....	56
Figura 11 - Distribuição dos valores de fotossíntese máxima (A _{max}) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas.....	59
Figura 12 - Distribuição da fotossíntese máxima (A _{max}) por temperatura ótima (T _{ot}) para 17 indivíduos.....	61
Figura 13 - Fotossíntese máxima (A _{max}) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar.....	62
Figura 14 - Curva de resposta da fotossíntese máxima (A _{max}) ao aumento de temperatura foliar (T _{foliar}).....	64

Figura 15 - Curva de resposta média da capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}) em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar}).....	66
Figura 16 - Curva de resposta média da velocidade de carboxilação (V_{cmax}) em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar}).....	67
Figura 17 - Eficiência de carboxilação (A/Ci) média em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar}).....	70
Figura 18 - Fotossíntese máxima (A_{max}) em função da eficiência de carboxilação (A/Ci).....	71
Figura 19 - Fotossíntese máxima média (A_{max}) em função da eficiência de carboxilação média (A/Ci) em cada temperatura estudada.....	72
Figura 20 - Concentração interna de CO_2 (Ci) média em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar}).....	73
Figura 21 - Fotossíntese máxima média (A_{max}) em função da concentração interna de CO_2 (Ci) média.....	74
Figura 22 - Condutância estomática (gs) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar}).....	76
Figura 23 - Distribuição dos valores de condutância estomática (gs) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas.....	77
Figura 24 - Distribuição dos valores médios de condutância estomática (gs) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas.....	78
Figura 25 - Respiração foliar (Rd) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar}).....	80
Figura 26 - Distribuição dos valores de respiração foliar (Rd) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas.....	81
Figura 27 - Distribuição dos valores médios de respiração foliar (Rd) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas.....	82
Figura 28 - Distribuição diurna da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local.....	83
Figura 29 - Distribuição diurna da temperatura do ar ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local.....	84

Figura 30 - Distribuição média da umidade relativa do ar (UR) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV) de acordo com o horário local	85
Figura 31 - Distribuição dos valores de fotossíntese (A_{max}) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local.....	86
Figura 32 - Distribuição dos valores de condutância estomática (gs) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local.....	87
Figura 33 - Transpiração foliar (E) e déficit de pressão de vapor da folha (DPVf) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local.....	88

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Torres, identificações de campo (ID), identificações botânica das plantas utilizadas no estudo (Família e Espécie)	53
Tabela 2 - Composição florística (família), (espécie). Grupo ecológico: (GE): tolerante (To), intolerante (It) e indefinida (In).....	57
Tabela 3 - Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), curvatura (θ), fotossíntese máxima (A_{max}) e altura das folhas em metros (Alt)	60
Tabela 4 - Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e fotossíntese máxima (A_{max}).....	65
Tabela 5 - Temperatura foliar (T_{foliar}), razão ($J_{max}:V_{cmax}$), coeficiente de determinação (r^2) e probabilidade da equação de correlação	68
Tabela 6 - Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), eficiência de carboxilação (A/Ci) e fotossíntese máxima (A_{max}).....	69
Tabela 7- Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), condutância estomática (gs) e fotossíntese máxima (A_{max})	75
Tabela 8- Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), respiração foliar (Rd) e fotossíntese máxima (A_{max}).....	79

1 INTRODUÇÃO

A percepção das alterações ambientais em escala global, regional ou local, como resultado das ações antropogênicas, é uma preocupação que se iniciou na década de 1960, chamando a atenção do mundo todo e em diferentes âmbitos sociais (GRACE, 2004). Dentre outras coisas, estas mudanças globais têm afetado os ciclos biogeoquímicos, particularmente, o ciclo do carbono (PETIT et al., 1999; CLARK, 2004; GRACE 2004;).

O ciclo do carbono, nas regiões de florestas tropicais, tem recebido atenção especial, pois, 60% do aquecimento global está relacionado com o aumento da concentração de dióxido de carbono na atmosfera e as florestas tropicais aparecem neste cenário como um significativo estoque, podendo funcionar inclusive como dreno de carbono (CHAMBERS et al., 2001; CLARK, 2004; GRACE, 2004).

Neste contexto, as florestas tropicais representam grande parte do carbono (C) na forma de biomassa, contendo mais de 55% do (C) terrestre armazenado (TAYLOR; LOYD, 1992; GRACE et al., 2001). Estas são caracterizadas por uma alta taxa de produtividade primária, podendo, conseqüentemente atribuir a estas florestas, uma grande fração da produtividade global (BALDOCHI; MEYES, 1991; GRACE et al., 2001). Field et al. (1998), constataram que, em termos globais, estas florestas apresentam uma produtividade primária líquida (PPL) de 17,8 Pg de C, correspondendo a aproximadamente 31% do PPL global.

O conceito de clímax em florestas tropicais começou a ser desafiado com a publicação de Grace et al. (1995), que sugeriram que a floresta Amazônica poderia estar acumulando cerca de uma (1) tonelada de carbono por hectare por ano e que seu crescimento estaria sendo estimulado pela crescente concentração de CO₂ na atmosfera. Devido a sua alta densidade de biomassa, as florestas tropicais são naturalmente candidatas a serem um componente de grande absorção de CO₂ (THOMPSON et al., 1996; McGUIRE et al., 1997), no entanto, não é muito claro o entendimento de como as florestas tropicais respondem ao balanço de carbono, com o avanço das mudanças climáticas e na composição atmosférica (GASH et al., 2004).

A Floresta Tropical Amazônica é considerada potencialmente significativa no ciclo global do carbono como sendo um dreno ou fonte, principalmente devido ao amplo armazenamento de biomassa e aos grandes fluxos anuais provenientes da fotossíntese, respiração, decomposição e fogo. Para esta região do planeta, os resultados das pesquisas ainda não são bem claros na relação entre o crescimento da floresta amazônica e o aumento na concentração de CO₂ atmosférico (OMETTO et al., 2005). A bacia Amazônica inclui consideráveis variações no regime climático, na topografia e geografia, e a dinâmica do ciclo do carbono depende substancialmente desses fatores (ELSEMBEER; LACK, 1997; MALHI; MEIR; BROWN, 2002).

A revisão de estudos retorna a posicionamentos controversos, sugerindo que alguns locais da floresta Amazônica funcionam como dreno de carbono (GRACE et al., 1995a, 1995b; MALHI et al., 1998; PHILLIPS et al., 1998; MALHI; MEIR; BROWN, 2002; PHILLIPS et al., 2002), enquanto outros, mostram que podem funcionar como fontes pequenas e temporárias de carbono para a atmosfera (SALESKA et al., 2003; RICE et al., 2004).

Há um grande esforço no sentido de compilar o período de duração das mudanças na biomassa em árvores da Amazônia e nas florestas tropicais ao redor do mundo, visando averiguar o “status” destas florestas quanto a responderem as mudanças climáticas, como absorvedores ou emissores de carbono, a partir da vegetação de florestas primárias (PHILLIPS et al., 1998).

Assim, para uma melhor compreensão da dinâmica do ciclo de carbono, dados obtidos em medidas de campo, são importantes para o entendimento dos reservatórios e fluxos deste elemento (PACALA et al., 1996). Neste sentido, estudos que visam melhorar o entendimento dos processos fisiológicos das plantas, principalmente os que estão envolvidos com a ciclagem do C, podem gerar informações sobre os efeitos dessas mudanças globais nos padrões de respostas da assimilação de CO₂ nas plantas e nos ecossistemas.

Outro efeito largamente relacionado ao aumento da concentração de dióxido de carbono na atmosfera e ao aumento da temperatura ambiental, que pode contribuir para ocorrência de distúrbios na função de assimilação ou emissão deste composto dentro das florestas tropicais é a temperatura.

A temperatura (T) tem sido frequentemente apontada, como influenciadora nas trocas gasosas das plantas, afetando a fotossíntese e a respiração (BALDOCHI; MEYERS, 1991; HIKOSAKA, 1997; CLARK, 2004).

A fotossíntese é o processo mais sensível as altas temperaturas, apresentando temperaturas ótimas que variam de 20 a 35 °C (BERRY; BJÖRKMAN, 1980; HIKOSAKA, 1997; SCHRADER et al., 2004; TRIBUZY, 2005). Em temperaturas elevadas, as plantas respondem com o fechamento dos estômatos, contribuindo assim, para a diminuição da concentração interna de CO₂ na câmara subestomática (C_i), e, com isso, pode ocorrer um aumento na fotorespiração e redução na capacidade fotossintética. Outros fatores podem contribuir com a efetiva diminuição da assimilação líquida como: danos nas estruturas dos fotossistemas I e II, e na enzima de carboxilação (OGREN; OQUIST, 1984).

Dentro deste contexto de respostas da planta à elevação da temperatura, outro importante evento que contribui para o balanço de carbono de uma folha, é a resposta da respiração, que tende a aumentar de forma exponencial, colaborando para a redução da assimilação líquida de CO₂ ou mesmo, o aumento da função fonte de carbono para a atmosfera (MEIR; GRACE; MIRANDA, 2001; LOVEYS et al., 2003; CLARK, 2004).

A Amazônia desempenha um papel fundamental no equilíbrio da estrutura climática do planeta como um todo, particularmente no ciclo do carbono e da água, portanto, compreender aspectos que regulam os processos fisiológicos das plantas, torna-se necessário para um melhor entendimento dos efeitos das mudanças globais nas plantas individualmente e na comunidade.

1.1 Objetivos

Determinar as respostas dos processos de fotossíntese e respiração foliar no dossel florestal em função da temperatura foliar de um indivíduo ou da comunidade em estudo.

Além disso, o presente estudo tem como ações específicas:

- i. Descrever as respostas do processo de fotossíntese em função da temperatura foliar.

- ii. Detalhar as respostas do fotossistema, da carboxilação e condutância estomática ao nível de folha em função da variação da temperatura foliar.
- iii. Determinar as respostas do processo respiratório em função da temperatura foliar.
- iv. Determinar as respostas da fotossíntese e condutância estomática ao longo do ciclo diurno.
- v. Extrapolar as características ecofisiológicas de um indivíduo para a comunidade em estudo.

1.1.1 Hipótese

Com isso, as hipóteses levantadas foram:

H1: A temperatura foliar é o fator determinante do processo de fotossíntese em folhas do dossel florestal.

Aumentos da temperatura podem propiciar maior fluidez das membranas do cloroplasto, alterar a estrutura de enzimas envolvidas no processo de carboxilação, e diminuir a condutância estomática, afetando diretamente a fotossíntese. Desta forma, o processo bioquímico e de condução do CO₂ do ar é afetado pelo aumento da temperatura foliar.

H2: A diminuição da umidade relativa determina indiretamente a queda na taxa assimilatória líquida pelo fechamento estomático.

Quando ocorre no ambiente uma queda na concentração de água na atmosfera, ocorre juntamente um aumento no déficit de pressão de vapor, que induz a folha a fechar as aberturas estomáticas, causando assim menor fluxo de CO₂ para o mesófilo, diminuindo a taxa fotossintética.

2 DESENVOLVIMENTO

2.1 Revisão Bibliográfica

2.1.1 As florestas tropicais no mundo

As florestas tropicais estão localizadas entre as latitudes 10 °N e 10 °S e representam aproximadamente 25% da superfície total de florestas do mundo, estando presente em cerca de 70 países, sendo 23 nas Américas, 16 na Ásia e 31 na África (OFOSU- ASIEDU, 1997).

As florestas tropicais úmidas distribuem-se em uma faixa do globo terrestre situadas principalmente nas regiões equatoriais. Essas florestas ocupam cerca de $17,5 \times 10^6$ km², correspondendo a 12% da superfície terrestre, contendo mais de 55% do carbono armazenado do mundo na biomassa terrestre (TAYLOR; LLOYD, 1992; GRACE et al., 2001)

Há três grandes blocos de florestas tropicais no mundo, África com $5,3 \times 10^6$ km², Ásia com $3,1 \times 10^6$ km² e América do Sul e Central sendo o maior deles com cerca de $9,2 \times 10^6$ km² (FAO, 1993). A América do Sul, possui uma área que corresponde a 54% das florestas tropicais úmidas do planeta, e a Amazônia ocupa uma área de aproximadamente $6,5 \times 10^6$ km², sendo que mais da metade encontra-se em território brasileiro (PIRES; PRANCE, 1985; FAO, 2001).

As florestas tropicais úmidas são caracterizadas pela sua alta estatura (excedendo 30 m), com uma grande diversidade de formas de vida e são conhecidas por abrigar a maior diversidade de espécies do mundo. Estima-se que possuam cerca de 50% da biodiversidade do planeta em uma área que cobre apenas 7% das áreas continentais (PIRES; PRANCE, 1985; SALATI et al., 1998).

As florestas tropicais brasileiras, em sua maioria estão concentradas na região amazônica, visto que a Mata Atlântica encontra-se reduzida, com aproximadamente 8% de sua cobertura original. Dos aproximados $6,5 \times 10^6$ km² ocupados pela floresta amazônica, estima-se que 89% estão em território brasileiro. Com relação a biodiversidade, no Brasil, entre 10 a 20% de 1,5 milhão de espécies catalogadas, são

cerca de 55 mil espécies de plantas com sementes, o que corresponde a 22% do total mundial, 502 espécies de mamíferos, 1.677 de aves, 600 de anfíbios e 2.657 de peixes, correspondendo a 10,8%, 17,2%, 15,0% e 10,7% das espécies existentes no planeta, respectivamente (CAPOBIANCO et al., 2001; MEIRELES FILHO, 2004).

Apesar dos números contraditórios, a Amazônia possui cerca de 50% de todas as espécies do planeta, com cerca de 50 mil espécies de plantas, sendo 5 mil de árvores, 353 de mamíferos, dos quais 62 são primatas (HIGUCHI, 2004). Segundo Meireles Filho (2004), na Amazônia brasileira, estão 67% dos mamíferos, 59% das aves e 32% dos anfíbios já registrados no país.

Além da diversidade biológica, a bacia amazônica pode ainda ser estratificada pelos diferentes tipos de vegetação.

Segundo Braga (1979), os tipos de vegetação que ocorrem na Amazônia brasileira são: floresta de terra firme; floresta de várzea; campos de terra firme; campina; vegetação serrana e vegetação de restinga. Pires e Prance (1985) dividem-na em grandes grupos, sendo estes: vegetação de savana e caatinga, florestas inundáveis (várzeas e igapós) e floresta de terra-firme.

As vegetações de savana e caatinga são classificadas como dois tipos de ecorregiões, ou seja, apresentam características físicas e biológicas semelhantes. A Amazônia faz divisa com o Cerrado ao sul e a Caatinga ao leste. O ecótono Cerrado – Amazônia (também denominado de savana Amazônica), representa 4,8% do país, já o ecótono Caatinga – Amazônia representa cerca de 1,7% (MEIRELES FILHO, 2004).

As áreas de várzea da bacia amazônica ocupam mais de 180 mil km². As florestas inundáveis de várzea são banhadas por águas brancas e ricas em nutrientes provenientes dos sedimentos que se desprendem das margens dos rios. Possuem espécies arbóreas com madeira mais leve que as de terra-firme e predominam nesses ambientes espécies de crescimento rápido e casca lisa. As sementes são leves e possuem estruturas para flutuar (HIGUCHI, 2004; MEIRELES FILHO, 2004).

As florestas inundáveis de igapó são banhadas por águas claras e negras, e pobres em nutrientes devido à sua elevada acidez e baixa concentração de sedimentos. Algumas espécies arbóreas de igapó permanecem submersas durante seis meses ou

mais enquanto, a maior parte permanece com suas copas acima do limite máximo das águas (HIGUCHI, 2004).

As áreas de terra-firme cobrem aproximadamente 96% da região. Segundo Ribeiro et al. (1997), a floresta de terra-firme é a floresta pluvial de grande porte, localizada em planaltos pouco elevados (60-200m), planos, ondulados ou recortados por cursos d'água, não sujeitos a inundações, cujo substrato é argiloso de coloração amarelada ou avermelhada.

A floresta de terra-firme pode ser diferenciada pelos níveis de altura nos quais a vegetação se apresenta, diferenciando-se em quatro andares: o primeiro andar é o sub-bosque, que chega ao chão, onde há plantas rasteiras, samambaias e folhagens; o segundo andar é o arbóreo inferior, com bem menos luz, entre 5 m e 20 m, com árvores adultas de troncos finos ou aquelas ainda jovens que buscam estratos superiores; o terceiro andar é a abóboda foliar, entre 20 m e 35 m, onde as árvores disputam lugar ao sol e o quarto andar, o mais alto, é a canópia, onde estão as árvores emergentes, que podem atingir até 55 m (HIGUCHI, 2004; MEIRELES FILHO, 2004).

A floresta tropical amazônica, é um dos mais complexos domínios ecológicos e um dos mais promissores como fontes de matérias-primas. No entanto, por não ser ainda tão bem conhecido, torna-se mais suscetível à má utilização pelo homem (MEIRELES FILHO, 2004).

Um dos fatores que dificultam a utilização dos recursos oferecidos pela floresta é a heterogeneidade de sua composição florestal, o pouco conhecimento das espécies que a compõe e os mecanismos que a envolvem, no entanto, o impacto das atividades humanas, como a mudança do uso da terra e da cobertura vegetal, tem provocado alterações nas paisagens dessas regiões.

Esta mudança de uso da terra está em torno de 1% ao ano (DIXON et al., 1994; GRACE et al., 2001). Os altos índices de desmatamento e queimadas nessas áreas são conseqüências, principalmente, da demanda sócio-econômica para criação de pastagens e aberturas de clareiras para a exploração madeireira na Amazônia.

As taxas de desmatamento e de queimadas têm sido acompanhadas a anos, e estudos indicam que esses dois processos, são também responsáveis pelo aumento de

CO₂ na atmosfera e conseqüentemente, a longo prazo, contribuem com as mudanças climáticas (HIGUCHI, 2000; ANDREAE et al., 2002).

2.1.2 Mudanças climáticas e as florestas tropicais

As fontes de maior importância no direcionamento do ciclo global de carbono, têm sido alteradas desde o século passado, quando a concentração de dióxido de carbono, começou a aumentar consistentemente devido as emissões globais de combustíveis fósseis e queima de biomassa (SCHIMMEL, 1995).

As mudanças globais têm provocado aumento na concentração dos gases do efeito estufa, e muitas vezes isso tem sido correlacionado ao aquecimento global. Particularmente, o gás carbônico (CO₂) apresentou aumento de 28% na sua concentração atmosférica após a revolução industrial, correspondendo ao maior valor de sua concentração nos últimos 420.000 anos (PETIT et al., 1999; CLARK, 2004). Este cenário ressalta a importância da compreensão dos processos envolvidos na ciclagem do CO₂ e os efeitos do aumento de temperatura da atmosfera.

Considerando os reservatórios de carbono (C) em todo mundo, a preservação da floresta amazônica representa a manutenção de um importante estoque deste elemento na forma de biomassa. Do ponto de vista das mudanças globais, a conversão desta floresta primária em campos para instalação de atividades agropecuárias, apresenta uma baixa relação custo benefício (HIGUCHI, 2000).

O processo de mudança da cobertura vegetal da Amazônia, influencia no aumento da concentração de CO₂ de duas formas: diminui a fixação de carbono em biomassa pela mudança da cobertura vegetal, e pela queima, libera C estocado como biomassa, contribuindo significativamente para o aumento da concentração deste elemento na atmosfera. O Brasil, por exemplo, emite duas vezes mais C pela queima de florestas do que pela queima de combustíveis fósseis (HIGUCHI, 2000).

Com relação ao desmatamento, em 2004, do total da área amazônica brasileira (5,8 milhões de km²) estimou-se um desmatamento de 16,3% (INPE, 2004). Entre 1990 e 2005, um total de 42 milhões de hectares foi desmatado no Brasil, representando

33,7% da área desmatada do mundo durante esse período e 9% do total de áreas de floresta do Brasil (BACHA; RODRIGUEZ, 2007).

O desmatamento afeta a atmosfera de várias maneiras, primeiro, modifica o balanço de energia e de água quando a floresta é substituída por pastagens, essas mudanças, podem alterar o conteúdo de água da atmosfera e os padrões de precipitação e segundo, quando a floresta é cortada ou queimada, uma grande quantidade de partículas e gases traços são liberados para a atmosfera, o que pode influenciar em profundas mudanças na composição da atmosfera (ANDREAE et al., 2002).

A emissão de CO₂ pela mudança no uso da terra nos trópicos, conta com uma estimativa de 1,6 a 2,4 Gt de carbono que são transferidos globalmente a partir da vegetação para a atmosfera em cada ano (SCHIMMEL, 1995; HOUGHTON, 1999; FEARNSIDE, 2000; GRACE et al., 2001).

O aumento da concentração dos gases do efeito estufa na atmosfera tem causado alterações climáticas, interferindo diretamente: na radiação, conseqüentemente, na quantidade e qualidade de luz que chega à biosfera; no aumento da temperatura global da ordem de $0,6 \pm 0,2$ °C; na precipitação e na freqüência do fenômeno “El Niño” onde nas regiões das florestas tropicais úmidas, este aumento de temperatura tem sido acompanhado de precipitações anuais menores (COLE, 2001; LAURANCE; WILLIAMSON, 2001; MARENGO; NOBRE, 2001; CLARK, 2004; MALHI; WRIGHT, 2004; PROCÓPIO et al., 2004; SCHÖNGART et al., 2004;).

Segundo Cook e Vizy (2008), em estudo realizado com o propósito de entender como as mudanças climáticas e o aumento dos gases estufa podem afetar a floresta Amazônica, simularam um aumento de CO₂ de 757 ppmv, com o limite de condições regionais e encontraram uma projeção de 70% de redução da floresta amazônica e um aumento na extensão das áreas de caatinga entre os anos de 2080 a 2100 sendo que, a floresta, desaparecerá totalmente na Bolívia, Paraguai e Argentina e quase que totalmente no Brasil e Peru. Essas mudanças na vegetação poderão reduzir a média anual das chuvas e conseqüentemente, uma modificação da estação do ciclo das chuvas com aumento da duração da estação seca.

A floresta tropical da Amazônia é um ecossistema de delicado equilíbrio ecológico e complexo (CLARK et al., 2003). Para este ecossistema terrestre, que está entre os mais quentes do planeta, espera-se que em função do aquecimento global, seja um dos primeiros a diminuir sua produção. Para os processos fisiológicos nos vegetais, as temperaturas nestas regiões são relativamente altas (SAXE et al., 2001; CLARK, 2004), e segundo Ayeneh et al. (2002), afirmaram que o fator mais comum de estresse abiótico para a floresta amazônica é o excesso de calor.

2.1.3 Florestas tropicais e a produtividade

A produtividade de um ecossistema florestal está relacionada diretamente com o consumo de dióxido de carbono (CO_2), pois este é o elemento que movimenta o processo de absorção das plantas. A assimilação do CO_2 ocorre através de uma absorção passiva por meio dos estômatos das folhas, cuja abertura é regulada principalmente pela intensidade de luz, pelo regime hídrico interno da planta, quantidade de nitrogênio disponível nas folhas para atividade enzimática e clorofila que estão envolvidas neste processo. A produtividade primária de um sistema ecológico pode ser definida como sendo a taxa na qual a energia radiante é convertida pela atividade fotossintética em substâncias orgânicas (ODUM, 1983).

A produtividade primária bruta representa a taxa global de fotossíntese, incluindo a matéria orgânica usada na respiração durante o período de medição, também chamada de fotossíntese total ou assimilação total (ODUM, 1983). A aquisição de matéria seca durante o período de crescimento ou durante o ano é definida como o Rendimento da Produção Primária (RPP), também denominada de PPL. A avaliação da PPL em uma escala regional ou global é sempre difícil e incerta e as estimativas feitas por diversos autores podem diferir consideravelmente (LACHER, 2000).

A quantidade de matéria seca, produzida por uma associação vegetal que cobre certa área, é definida como Produção Primária (PP) da comunidade vegetal. A produção primária é mais elevada quanto maior for a capacidade de assimilação das espécies que compõe a comunidade vegetal; quanto maior for a quantidade de radiação interceptada e absorvida pelas superfícies assimiladoras; e quanto maior for o período de um balanço positivo das trocas gasosas (LACHER, 2000).

Estimativas de produtividade primária podem ser obtidas por diferentes métodos. A mais antiga é por medidas destrutivas de biomassa da planta, acima e abaixo do solo. Essa acumulação de biomassa por unidade de tempo e por unidade de superfície do solo (g matéria seca (MS) $m^{-2} \text{ ano}^{-1}$) é chamada de PPL (ROY; SAUGIER, 2001).

Verificando a produtividade global para diferentes tipos de vegetação, Saugier, Roy e Mooney (2001), observaram que florestas e savanas seqüestram mais carbono e concluíram que a PPL difere entre os biomas sendo, floresta tropical $12,5 \text{ t C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (17,5 milhões de km^2); floresta temperada $7,7 \text{ t C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (10,4 milhões de km^2); floresta boreal $1,9 \text{ t C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (13,7 milhões de km^2) e savana tropical e pastagem, $5,4 \text{ t C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ (27,6 milhões de km^2).

É possível estimar a PPL acima e abaixo do solo utilizando a estimativa originária de uma área em Manaus e extrapolando-a de acordo com a razão de produtividade, ajustando-a, pelo fato de Manaus ser uma região que tem estimativa de produtividade tradicionalmente um pouco menor que a média da floresta tropical (GRACE et al., 2001).

De acordo com Grace et al. (2001), a estimativa para biomassa acima do solo é igual a 80 t C ha^{-1} . Esse método fornece a estimativa média da PPL tal como $18,1 \text{ t C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$, com limites de $8,5$ e $27,5 \text{ t C ha}^{-1} \text{ ano}^{-1}$ inferior e superior, respectivamente

Métodos mais recentes de medidas de produtividade envolvem medidas de fluxo de dióxido de carbono na interface vegetação e atmosfera. Existem também modelos fisiológicos simulando fluxos no ecossistema originários de variáveis ambientais, modelos baseados em sensoriamento remoto, deduzindo fluxos originários do CO_2 atmosférico e o processamento destes modelos, permite a simulação passada e futura na PPL de acordo com as mudanças ambientais (ROY; SAUGIER, 2001).

Alguns estudos tentam demonstrar que o aumento de CO_2 atmosférico poderia resultar em uma pequena ou uma produção não tão intensa de biomassa, e que o crescimento das florestas tropicais não é limitado pelo carbono, no entanto, as altas temperaturas poderiam reduzir a produtividade das florestas tropicais intensificando a taxa respiratória ou diminuindo a taxa fotossintética (CLARK, 2004).

2.1.4 Temperatura e fotossíntese

Os organismos interagem com o seu ambiente físico através das trocas de energia. A temperatura é de fundamental importância podendo afetar toda a atividade metabólica das plantas (ELHRINGER, 1992), sendo um dos principais fatores que determinam a distribuição das espécies de plantas nos diferentes ecossistemas do mundo. Esse estabelecimento de plantas depende diretamente de fatores como a temperatura mínima, média e máxima (BASSOW et al., 1994).

Segundo Gates (1964) e Ferguson et al. (1973), a temperatura do dossel é um dos indicadores das interações entre biosfera e ambiente, pois integra todos os mecanismos de absorção e dissipação de energia que atuam na zona do dossel florestal. A temperatura foliar (T_{foliar}) resulta de como a planta com suas características fisiológicas e morfológicas, consegue controlar o balanço de energia.

Os processos fisiológicos das plantas podem ser inferidos utilizando como parâmetro, a temperatura da planta. Quando a T_{foliar} fica mais elevada, próxima da temperatura letal, a capacidade de dissipação de energia da folha pode significar a diferença entre a manutenção, paralisação dos processos ou até mesmo a destruição dos tecidos.

Pequenas diferenças de temperatura dos órgãos podem fazer grandes diferenças sobre taxas fotossintéticas, respiratórias e outras atividades bioquímicas da folha da planta, podendo significar a preservação ou a extinção de uma espécie (GATES, 1964; BAZZAZ, 1998).

Altas temperaturas provocadas pela energia solar duram geralmente algumas horas no curso do dia, no entanto, as temperaturas extremas medidas nos órgãos vegetais durante esse período apresentam picos de valores (LACHER, 2000).

Geralmente, a radiação solar nas regiões tropicais eleva a T_{foliar} no meio do dia a valores maiores que 40°C (KOCH et al., 1994; ISHIDA et al., 1999; KITAO et al., 2000) e a diferença entre T_{foliar} e temperatura do ar (T_{ar}) pode exceder frequentemente a 7 °C (ISHIDA et al., 1999).

Tribuzy (2005), trabalhando na floresta amazônica na região de Manaus, encontrou ampla variação na T_{foliar} nos horários mais quentes do dia, variando entre 33

e 52 °C, e a temperatura média foliar encontrada foi de 6 °C superior a temperatura do ar nos períodos seco e chuvoso.

Considera-se a região de temperatura ótima (T_{ot}) para a fotossíntese, aquela em que os valores de fotossíntese atingem mais de 90% da capacidade fotossintética. A região e a amplitude da T_{ot} são características próprias em cada espécie e podem alterar-se em função de fatores externos. Uma ampla região de T_{ot} representa uma vantagem, no sentido de que grandes flutuações de temperatura, causam apenas pequenas variações nos valores de fotossíntese (LACHER, 2000).

A T_{ot} da fotossíntese líquida estende-se na maioria das plantas C_3 , sobre uma faixa de 15 a 30 °C e árvores de regiões quentes, perfazem os maiores ganhos fotossintéticos entre as temperaturas de 25 a 35 °C (LACHER, 2000). Temperaturas elevadas, entre 35 a 45 °C, tendem a inibir a taxa fotossintética, embora as plantas apresentem consideráveis amplitudes entre suas temperaturas ótimas e seus limites toleráveis (BERRY; BJÖRKMAN, 1980).

Nas situações mais extremas, dependendo da quantidade de calor na folha e quanto tempo este indivíduo é exposto, a temperatura pode causar danos na maquinaria fotossintética, tanto a nível enzimático, desestruturando ou desnaturando as enzimas envolvidas no processo de fixação do CO_2 , como no nível dos fotossistemas, ocasionando a fotoinibição ou fotodestruição (BASSOW et al., 1994; BERNACCHI et al., 2001; MEDLYN; LOUSTAU; DELZON, 2002; MEDLYN et al., 2002; SIEBKE et al., 2002; SCHÖNGART et al., 2004).

Nas plantas, a assimilação de CO_2 é o resultado final de um conjunto de processos que são regulados por fatores intrínsecos e extrínsecos à planta. As altas temperaturas foliares têm sido apontadas, como o principal fator que afeta a fixação de carbono nas diversas etapas do processo (ATKIN et al., 2000; BERNACCHI et al., 2001; GRIFFIN et al., 2002; MEDLYN; LOUSTAU; DELZON, 2002; MEDLYN et al., 2002).

De maneira geral, a fotossíntese pode ser afetada direta e indiretamente. A temperatura pode afetar a fotossíntese modulando a taxa de atividade das enzimas que participam do processo fotossintético e da cadeia transportadora de elétrons (SAGE; KUBIEN, 2007), e de maneira mais indireta, a temperatura da folha, definindo a

diferença entre o déficit de pressão de vapor da folha e do ar, sendo este, o fator que pode estar influenciando a condutância estomática (LLOYD; FARQUHAR, 2008).

Efeitos diretos da temperatura no metabolismo fotossintético envolvem tanto a atividade da ribulose-1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), como os processos associados com a regeneração do substrato ribulose-1,5 bifosfato (RuBP) do Ciclo de Calvin (LLOYD; FARQUHAR, 2008).

Os efeitos da temperatura na cinética da Rubisco são complexos, com a ativação de energia e constantes como de Michaelis-Menten afetadas, mas essa sensibilidade à temperatura é razoavelmente bem estabelecida (BERNACCHI et al., 2001), como a sensibilidade da capacidade de carboxilação da RuBP à temperatura (SAGE; KUBIEN, 2007).

O efeito da alta temperatura sobre a atividade da ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) tem sido muito discutido. Ishida et al. (1999) verificaram que há um fator genético que propicia a maior ou menor tolerância desta enzima ao calor. Bernacchi et al. (2001) e Medlyn et al. (1999, 2002), mostraram que a Rubisco é uma enzima que mantém atividade mesmo em temperaturas relativamente mais altas que o ponto de temperatura ótima da fotossíntese.

Elevadas temperaturas foliares, propiciam mudanças na solubilidade de CO₂ e O₂ sobre as propriedades cinéticas da Rubisco, afetando a taxa assimilatória líquida (A), favorecendo o aumento da solubilidade de oxigênio na câmara subestomática e fazendo com que aumente a função oxigenase da Rubisco, a fotorespiração, contribuindo assim, para uma menor taxa de CO₂ fixado nestas horas (HUSIC et al., 2002; LEAKEY et al., 2003; VARGAS-LUNA et al., 2003). No entanto, a fotorespiração faz parte de uma estratégia de dissipação de energia que é importante para manutenção dos fotossistemas (SCHRADER, 2004).

Os fotossistemas são sensíveis a variação de temperatura, pois estão dispostos na membrana do tilacóide (BEDRETDINOV et al., 1978) e a maior fluidez da membrana e como conseqüência, a desorganização do aparato fotoquímico, podem ser ocasionados por pequenos aumentos da temperatura (NIINEMETS, 1999).

Trabalhando com *Gossypium barbadense*, Schrader et al. (2004) verificaram que nas condições de temperaturas moderadamente mais elevadas, estas plantas

apresentavam mecanismos de fotoinibição, que pode estar associado a uma tentativa da planta em paralisar a atividade da Rubisco, principalmente a atividade de oxigenação, para evitar a presença de compostos tóxicos da via fotorespiratória (HUSIC et al., 2002).

A notável variação a sensibilidade à temperatura para ambos, espécies e condições de crescimento contrasta com a sensibilidade à temperatura relativamente constante da RuBP carboxilase/oxigenase. Geralmente, os processos mediados por enzimas, podem ser constantes em suas respostas à temperatura, mas, devido as mudanças no potencial da fluidez e composição dos lipídios, os processos mediados por enzimas podem exibir consideráveis flexibilidade a sensibilidade a temperatura, de acordo com as condições de crescimento e o genótipo (SUNG et al., 2003; JUNE; EVANS; FARQUHAR, 2004; LLOYD; FARQUHAR, 2008).

A redução da atividade da Rubisco, no limite da membrana em alta T_{foliar} , pode igualmente limitar a fotossíntese, mesmo quando em baixas concentrações de CO_2 (SAGE; KUBIEN, 2007). Onde as reduções da atividade da enzima ocorrem, são geralmente irreversíveis e associadas com a desnaturação da enzima em temperaturas foliares acima de 45 °C. Nessas temperaturas pode ocorrer, a destruição irreversível dos tilacóides, entretanto, isso dependerá da temperatura em que as folhas tenham se desenvolvido (BERRY; BJORKMAN, 1980).

A taxa máxima de regeneração da RuBP, é comumente considerada pelo limite máximo da taxa de transporte de elétrons (J_{max}), e é geralmente mais sensível à temperatura, que a capacidade de carboxilação da RuBP, variando também com as condições de crescimento e/ou do genótipo (JUNE; EVANS; FARQUHAR, 2004).

Células crescendo sobre condições de estresse térmico criam mecanismos para se adaptar a essa condição, apresentando estratégias de manutenção das estruturas dos fotossistemas, entretanto, estas estratégias podem não significar a continuação do transporte de elétrons nestas condições e sim a economia de ter que reestruturar a maquinaria fotoquímica (INOUE et al., 2001).

A resposta da capacidade de transporte de elétrons a elevação da temperatura, pode variar muito entre os ambientes em que a folha se desenvolve, grupos funcionais e espécies (MEDLYN et al., 1999). Leakey et al. (2003) mostraram que temperaturas

foliares maiores que 34 °C podem causar diminuição da capacidade de transporte de elétrons, gerando menores quantidades de energia para os processos de fixação de CO₂ e regeneração da ribulose 1,5 bisfosfato. Para as plantas estudadas na floresta amazônica, temperaturas foliares superiores a 34,5 °C diminuíram a velocidade de carboxilação e valores acima de 35,7 °C diminuíram a velocidade de transporte de elétrons (TRIBUZY, 2005).

Sharkey e Schrader (2006), mostraram que a inibição de J_{max} acima da temperatura ótima da folha, é totalmente reversível. Embora reversível, o mecanismo ainda é desconhecido. A diminuição de J_{max} em altas temperaturas foliares é associada com o aumento do fluxo cíclico de elétrons ao redor do fotossistema (FS) I, possivelmente servindo como proteção para o FS II e para as membranas lipídicas.

De maneira mais indireta a temperatura pode ainda afetar a fotossíntese, devido ao aumento da demanda evaporativa do déficit de pressão de vapor, que pode conduzir ao fechamento estomático, para redução da taxa de água perdida pela transpiração. Associado ao fechamento estomático pode ocorrer uma diminuição na assimilação de CO₂ e conseqüentemente na taxa fotossintética (FARQUHAR; SHARKEY, 1982; LLOYD; FARQUHAR, 2008).

Para Bassow et al. (1994) outro fator que corrobora para a diminuição da assimilação de CO₂ nas condições de altas temperaturas do ar é a condutância do CO₂ no mesófilo. Bernacchi et al. (2001) afirmaram que a difusão de CO₂ não obedece a um padrão de resposta ao acréscimo de T_{ar} , sugerindo que este fluxo interno de CO₂ está mais correlacionado com a abertura e fechamento estomático.

Neste âmbito, outro fator importante é a transpiração (E) das plantas, por manter a temperatura das folhas de sol dentro do limite letal, pequenas taxas de E podem significar uma diferença de alguns graus na temperatura foliar que pode, em condições quentes, significar a diferença entre sobrevivência e morte do tecido. Uma taxa de transpiração de 1,84 mmol.H₂O.m⁻².s⁻¹ pode causar uma diminuição da temperatura foliar em até 5 °C (GATES, 1964).

A abertura e o fechamento do sistema estomático em resposta a diferença de pressão de vapor entre a folha e o ar, é baseada no efeito da taxa de transpiração total

da folha, no estado hídrico da folha ou no gradiente de potencial hídrico entre as células guarda e outras células epidérmicas (YONG; WONG; FARQUHAR, 1997).

O mecanismo de controle da condutância estomática (g_s) ainda é tema de muitas discussões, no entanto, o movimento estomático tem sido freqüentemente associado a fatores ambientais, principalmente aqueles que podem promover aumentos nas diferenças do déficit de pressão de vapor entre o ar e a folha (LEAKEY et al., 2003; ANGELOCCI et al., 2004; WAN et al., 2004; UDDLING; PLEIJEL; KARLSSON, 2004). Trabalhando com florestas tropicais Pitman (1996), mostrou que a variável ambiental mais importante é o potencial hídrico do solo, seguido da temperatura, que tem um efeito menor, mas também importante na abertura estomática. Segundo Tribuzy (2005), a condutância estomática diminui com o aumento da T_{foliar} , para a T_{ot} encontrada, o valor máximo de condutância estomática para folhas de sol foi inferior a $0,171 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, e a partir desta T_{foliar} , qualquer aumento de temperatura acarretou em diminuição da g_s , e ainda afirma que a limitação estomática pode ser o fator que mais afeta a fotossíntese.

A resposta da condutância estomática ao aumento da temperatura do ar (T_{ar}) é descrita como uma redução dos seus valores (LEAKEY et al., 2003; POONS; WELSCHEN, 2003), no entanto, nas condições de altas T_{ar} é difícil separar o efeito da temperatura do ar e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV) (UDDLING; PLEIJEL; KARLSSON, 2004), já Angelocci et al. (2004) mostraram que a supressão da abertura estomática está muito mais relacionada ao DPV que aos aumentos de T_{ar} .

A redução da condutância estomática em resposta ao aumento na diferença de vapor de pressão entre a folha e o ar tem recebido considerável atenção nos últimos 30 anos (COWAN, 1994; MONTEITH, 1995).

Em florestas úmidas, a umidade do ar tende a permanecer quase constante ao longo do dia, e flutuações diurnas na temperatura foliar podem conduzir a variações no déficit de pressão de vapor. Esta mudança no déficit de pressão de vapor e na temperatura foliar variam ao longo do dia, dando uma aparente dependência da temperatura na fotossíntese, que é atualmente associada com as respostas do estômato ao déficit de pressão de vapor, e isso pode ser uma resposta indireta a temperatura (KOCH; AMTHOR; GOULDEN, 1994).

O controle da troca de gases pelo estômato da folha tem amplas implicações para a resposta da vegetação terrestre às mudanças das condições ambientais, incluindo as mudanças climáticas globais (HETHERINGTON; WOODWARD, 2003). É desejável produzir modelos confiáveis sobre o funcionamento do estômato, conservando os mecanismos físico-químicos operando dentro e ao redor das células guardas. Estudos recentes têm demonstrado como as células guardas respondem as mudanças na intensidade de luz e concentração de CO₂ (ASSMANN; SHIMAZAKI, 1999; SCHROEDER; KWAK; ALLEN, 2001; ZEIGEIR et al., 2002; VAVASSEUR; RAGHAVENDRA, 2005).

Comparando a média da fotossíntese quando a concentração de CO₂ é de 380 μmol mol⁻¹, os efeitos diretos da temperatura com as mudanças climáticas são inferiores a 2%, no entanto, quando as interações do estômato com o ambiente são incluídas, a média da fotossíntese pode ser reduzida em até 10%, conforme modelos predizendo as mudanças climáticas para o ano de 2040 (LLOYD; FARQUHAR, 2008).

Aumentos na temperatura da ordem de 1,5 °C na Amazônia nos próximos 35 anos são pouco prováveis de ter um efeito direto na média da taxa de fotossíntese (LLOYD; FARQUHAR, 2008).

Lloyd e Farquhar (2008), relatam modelos utilizados para determinar a fotossíntese, mostrando que uma redução na taxa fotossintética pode ocorrer em temperaturas acima de 30 °C. Segundo Tribuzy (2005), o aumento de 3 °C na temperatura foliar ótima (31 °C) da fotossíntese, pode ocasionar uma diminuição de 1,3 e 0,7 ton C ha⁻¹.ano⁻¹ em folhas de sol e sombra, respectivamente.

2.1.5 Temperatura e respiração

Quando entende-se a taxa de assimilação de CO₂, como o balanço de entrada e saída de carbono, a respiração tem papel primordial nas discussões sobre os efeitos do aumento da temperatura, pois este processo metabólico apresenta respostas de aumentos de forma exponencial (MULKEY; KITAJIMA; WRIGHT, 1996; ATKIN et al., 2000; CLARK, 2004). Chambers et al. (2004) trabalhando com a floresta tropical na

Amazônia central, mostraram que aumentos da taxa respiratória das folhas estão relacionados com aumentos da temperatura.

A respiração das plantas é um importante processo fisiológico no ciclo do carbono, servindo como maior fluxo de carbono da biosfera para a atmosfera, retornando para a atmosfera o dióxido de carbono (CO_2) que originalmente foi removido pela fotossíntese (MEIR et al., 2008). A respiração da planta é uma ligação metabólica entre a produtividade primária bruta (PPB) e a produtividade primária líquida (PPL). É um amplo componente do total de carbono da planta. Aproximadamente 50 a 70% do carbono assimilado na PPB são liberados de volta para a atmosfera como CO_2 na respiração subsequente da planta. A respiração das plantas é sensível a temperatura, promovendo uma ligação entre a variabilidade ambiental, as mudanças climáticas e o ciclo global do carbono (GRIFFIN et al., 2002). A respiração da folha pode compreender de 10 a 40% da emissão de CO_2 para a atmosfera pelos ecossistemas terrestres (WRIGHT et al., 2006).

A perda de carbono assimilado em florestas tropicais é mais alta que em outros ecossistemas (LLOYD; FARQUHAR, 1996). A respiração foliar pode ser uma fração significativa do total respirado pela planta e conseqüentemente, do balanço de carbono na planta. A respiração foliar pode representar a maior fonte de carbono liberado pela planta. Aproximadamente 35% de CO_2 fixado pela fotossíntese em cada dia, são liberados de volta para a atmosfera pela respiração das folhas, durante a noite em plantas que crescem em ambiente com condições controladas, como em temperatura constante (VAN DER WERF; POOTER; LAMBERS, 1994; ATKIN; LAMBERS, 1998).

Entretanto, a perda diária de CO_2 pela respiração foliar pode ser diferente em condições naturais, onde as temperaturas variam diariamente e sazonalmente, e a respiração é muito sensível a mudanças de temperatura em um curto período de tempo (KÖRNER; LACHER, 1988). As folhas podem contabilizar de 40 a 60% da respiração autotrófica em florestas tropicais, troncos e galhos contribuem com 32 a 38% e as raízes com 9 a 15% restantes (AMTHOR; BALDOCHI, 2001a, 2001b).

Compreender os efeitos da variação da temperatura na perda de CO_2 devido a taxa respiratória de CO_2 é então uma condição prévia, para predizer o crescimento das plantas com as mudanças globais (ATKIN; HOLLY; BALL, 2000). O aquecimento

poderia aumentar potencialmente a perda de carbono para a atmosfera via respiração da planta, no qual, o cálculo para essa perda em escala global é aproximadamente 60 Gt C ano⁻¹ (AMTHOR, 1997). Trabalhando com *Populus deltoides*, Griffin et al. (2002) encontraram que se o Q_{10} (o aumento proporcional do processo metabólico com o aumento de 10 °C na temperatura) global fosse 1,7, a perda de carbono pela respiração das plantas poderia aumentar em 20% o que corresponde a 72,2 Gt C ano⁻¹, no entanto, se atualmente o Q_{10} fosse de 2,1, para o mesmo aquecimento de 3,5 °C, a perda de carbono pelas plantas seria aproximadamente 30% correspondendo a 77,8 Gt C ano⁻¹.

Ryan et al. (1994) trabalhando com respiração do caule de duas espécies de árvores de dossel em uma floresta tropical da Costa Rica, verificaram que o Q_{10} foi de 2,1, indicando que a respiração do caule aumentou em 8% e 24% com aumento de 1 e 3 °C, respectivamente. O valor de Q_{10} para as folhas foi geralmente maior que aqueles observados para os troncos.

Mudanças na respiração foliar com a temperatura são altamente variáveis, com Q_{10} sendo tão baixo quanto 1,4 e tão alto quanto 4,0 (AZCÓN-BIETO, 1992). Os valores de Q_{10} variam entre as espécies e podem ser influenciados pelo estado metabólico do tecido e do ambiente de crescimento da planta (LARIGAUDERIE; KÖRNER, 1995; ATKIN; HOLLY; BALL, 2000).

A respiração é um processo sensível as mudanças de temperatura variando conforme as flutuações sazonais e diárias de temperatura. O aumento de respiração, quando ocorre aumento de 10 °C na temperatura, pode variar de 1,5 a 4,1 (MEIR et al., 2001; LOVEYS et al., 2003; CLARK, 2004).

A respiração média para folhas de sol e sombra em floresta tropical próxima à região de Manaus foi de 1,40 e 1,25 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectivamente. As folhas de sol tiveram um acréscimo de 75% na taxa respiratória aos 42 °C (TRIBUZY, 2005).

2.1.6 Teoria do modelo

Estudos têm sido desenvolvidos para estimar a resposta da fotossíntese líquida (A), às variações ambientais, assumindo que a razão (C_i/C_a) entre a concentração de CO₂ na câmara subestomática (C_i) e no ambiente (C_a), detalha a taxa de assimilação de

CO₂, que é calculada sob condições de saturação de luz e que é também regulada pela regeneração da ribulose 1,5 bisfosfato (RuBP), ou pela atividade catalítica de ribulose 1,5 bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), quando a concentração da RuBP no cloroplasto está próxima a saturação (NIINEMENTS; OJA; KULL, 1999; KATUL ELLSWORTH; LAI, 2000; MEDLYN; LOUSTAU; DELZON, 2002; PONS; WELSCHEN, 2003; SCHRADER et al., 2004).

Modelos desenvolvidos por Farquhar (FARQUHAR; VON CAEMMERER; BERRY, 1980; FARQUHAR; SHARKEY, 1982; DE PURY; FARQUHAR, 1997), com recentes modificações realizadas por Harley et al. (1992) e Medlyn et al. (1999), têm sido amplamente utilizados para simular a fotossíntese. Os parâmetros chaves nestes modelos de fotossíntese são calculados ajustando curvas de resposta da fotossíntese (A) a variação de C_i.

O modelo utilizado para ajustar os dados das curvas de resposta de A variando C_i (A-C_i) foi proposto por De Pury e Farquhar (1997) com recentes modificações realizadas por Medlyn et al. (1999), onde a fotossíntese (A) é determinada pelo limite mínimo de atividade da rubisco (P_v) e por reações limitadas por elétron (P_j), menos a respiração, podendo ser descrita por:

$$A = \min \{P_v, P_j\} - Rd \quad (1)$$

$$P_j = J(C_i - \Gamma^*) / (4C_i + 8\Gamma^*) \quad (2)$$

$$P_v = V_{cmax}(C_i - \Gamma^*) / (C_i + k_r) \quad (3)$$

Onde:

Rd: respiração da folha na incidência de luz;

J: taxa de transporte de elétrons;

V_{cmax}: taxa de máxima atividade da Rubisco;

C_i: concentração intercelular de CO₂;

Γ*: ponto de compensação de CO₂ na ausência de respiração foliar sob incidência de luz;

k_r: constante efetiva de Michaelis-Menten para a Rubisco nas reações de carboxilação e oxigenação.

De acordo com Medlyn et al. (1999), J é modelado como uma função da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) efetivamente absorvida dada por:

$$J = \theta J^2 - (I_e + J_{\max})J + I_e J_{\max} \quad (4)$$

Onde:

θ : curvatura da resposta de transporte de elétron a radiação;

J_{\max} : taxa potencial máxima de transporte de elétrons;

I_e : RFA que foi efetivamente absorvida pelo fotossistema II (PSII).

Nestes modelos, a resposta da fotossíntese à radiação fotossinteticamente ativa (A-RFA) provê dados para calcular a θ , que é a convexidade da curva A-RFA para regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (LEITH; REYNOLDS, 1987). Há uma tendência dos valores de θ diminuírem sob baixos níveis de luz quando a fotossíntese passa a ser limitada pelo transporte de elétron (P_J) e também pela atividade da Rubisco (P_V) (CANNELL; THORNLEY, 2000).

A eq. (4) é usada para obter a θ , a partir das curvas de resposta da fotossíntese à luz. Determina-se J_{\max} ajustando a curva A- C_i e substituindo-se a solução da eq. (4) para J na eq. (2).

Os valores de V_{\max} e R_d são calculados solucionando a eq. (3) apenas na porção linear da resposta da curva A- C_i onde C_i é limitado. Pelas relações entre temperatura e J_{\max} , V_{\max} e R_d , é possível estabelecer comparações com as relações desenvolvidas por Medlyn et al. (1999).

Os valores de I_e podem ser determinados pela equação (MEDLYN et al., 1999):

$$I_e = [(1 - f)/2] \alpha I_0 \quad (5)$$

Onde:

f : fator de correção espectral (0,15);

α : capacidade da folha em absorver luz (assumido como 0,85);

I_0 : radiação fotossinteticamente ativa incidente.

Os valores de I^* e k_r são funções complexas dependentes da temperatura e são descritos nas equações (MEDLYN et al., 1999):

$$I^* = 0,036 (T - 25)^2 + 1,88 (T - 25) + 36,9 \quad (6)$$

$$k_r = k_c (1 + O/k_o) \quad (7)$$

Onde:

T: temperatura da folha;

k_c : constante de Michaelis-Menten para Rubisco na função carboxilase;

O: pressão parcial intercelular do oxigênio (assumida como $0,21 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ de O_2);

k_o : constante de Michaelis-Menten para Rubisco na função oxigenase.

Os valores de k_c e k_o são determinados pelas equações:

$$k_c = 404 \exp (59,4 (T - 25) / (298R (T + 273))) \quad (8)$$

$$k_o = 2,48 \times 10^5 \cdot \exp (36 (T - 25) / (298R (T + 273))) \quad (9)$$

Onde:

T: temperatura da folha;

exp: função exponencial na base 10.

2.2 Material e Métodos

O estudo foi desenvolvido na Floresta Nacional (FLONA) do Tapajós ($2^\circ 51'$ Sul (S), $54^\circ 58'$ Oeste (O)) localizada ao sul da cidade de Santarém, próximo ao marco km 67 da rodovia Santarém-Cuiabá BR-163 (Figura 1). Administrada pelo IBAMA, com aproximadamente 400 mil hectares (ha), a FLONA foi estabelecida em 1974.

Este trabalho foi realizado para atender as necessidades de respostas sobre as variações fisiológicas do dossel florestal na Amazônia e contou com o apoio do projeto

Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia - "The Large Scale Biosphere-Atmosphere Experiment in Amazonia" - (LBA).

O LBA é um projeto de grande escala de colaboração internacional e caráter multidisciplinar, que tem como objetivo entender o funcionamento do ecossistema amazônico no cenário das mudanças climáticas e do uso da terra. Em Santarém-PA, o Projeto LBA, tem realizado seus estudos na Floresta Nacional do Tapajós desde 1999 (FLONA/TAPAJÓS).

O desenvolvimento do trabalho contou com o apoio do grupo CD-08 do LBA, intitulado "Dinâmica do carbono na vegetação e nos solos ao longo do transecto leste do LBA" - (Carbon Dynamics in Vegetation and Soils along the Eastern LBA Transect), e ainda, com o apoio do projeto Seca Floresta, cujo objetivo principal é o entendimento das alterações nos ciclos da água, de carbono, de nutrientes, e os balanços de energia solar, em função das modificações verificadas na cobertura vegetal da região.

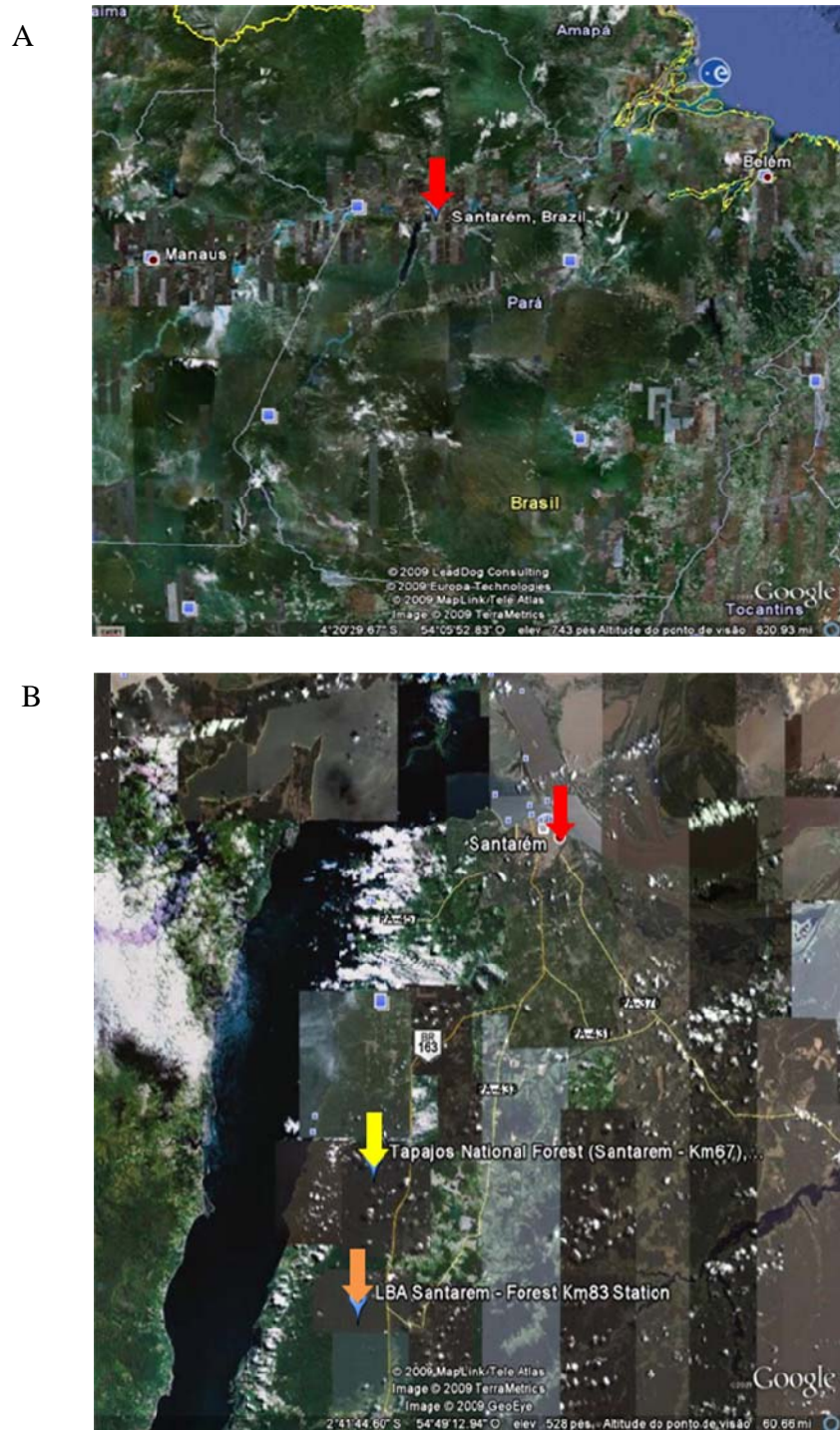


Figura 1 - Imagens da localização do estudo, em (A) seta vermelha cidade de Santarém-Pa, em (B) seta amarela Floresta Nacional do Tapajós km 67 e seta laranja Floresta Nacional do Tapajós km 83 (Imagens: Google Earth, 2009)

2.2.1 Caracterização da área

2.2.1.1 Clima

A Floresta Nacional do Tapajós é caracterizada por uma estação seca que se estende de agosto a novembro, e são os meses com precipitações mensais abaixo de 4% do total anual (HERNANDEZ; SHIMABUKURO; LEE, 1993).

Segundo Sombroek (2001) e Chambers et al. (2004), o período seco pode ser caracterizado por épocas onde a precipitação mensal seja próxima de 100 mm.mês^{-1} . A precipitação média anual em Santarém entre os anos de 1967 a 1990 foi de 1909 mm (INMET, 2001) (Figura 2). De acordo com Vieira (2003), para os anos de 2000 e 2001 a precipitação foi de 2594 mm e 1764 mm, respectivamente, contudo, para MILLER et al. (2004), a precipitação entre julho de 2000 a julho de 2001 foi superior a 2000 mm, já para NEPSTAD et al. (2002) a precipitação média anual é de aproximadamente 2000 mm podendo variar em um intervalo que compreende precipitações anuais entre 600 e 3000 mm.

Tomando como base uma série histórica do período de 1967 a 1990, a época seca é caracterizada por uma precipitação média em torno de $54,8 \text{ mm.mês}^{-1}$ se estendendo geralmente pelos meses de agosto a novembro, enquanto a estação chuvosa é caracterizada por meses com precipitações superiores a este valor, apresentando médias mensais em torno de $211,3 \text{ mm.mês}^{-1}$ entre os meses de dezembro a julho (INMET, 2001) (Figura 2). A umidade relativa média da área é de 85% (PARROTA; FRANCIS; ALMEIDA, 1995). O déficit de pressão de vapor médio diminuiu de 700 Pa para 200 Pa nos períodos seco e úmido, respectivamente (ROCHA et al., 2004).

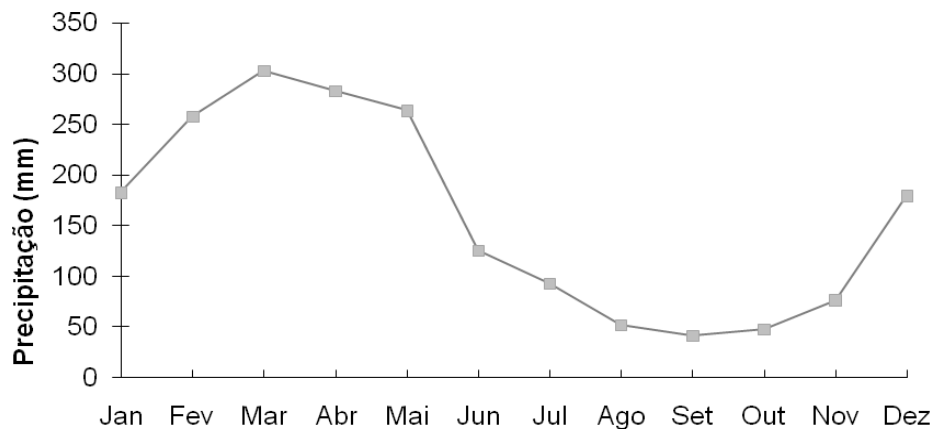


Figura 2 - Precipitação na região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001)

A evapotranspiração média no período de 1967 a 1990, foi de $97,2 \text{ mm.mês}^{-1}$, sendo na época seca e chuvosa em torno de $76,4$ e $107,6 \text{ mm.mês}^{-1}$, respectivamente, conforme mostra Figura 3 (INMET, 2001).

Segundo Guimiere (2006) no período de 1999 a 2003 a evapotranspiração real foi aproximadamente 58% e 53% da precipitação média anual, respectivamente.

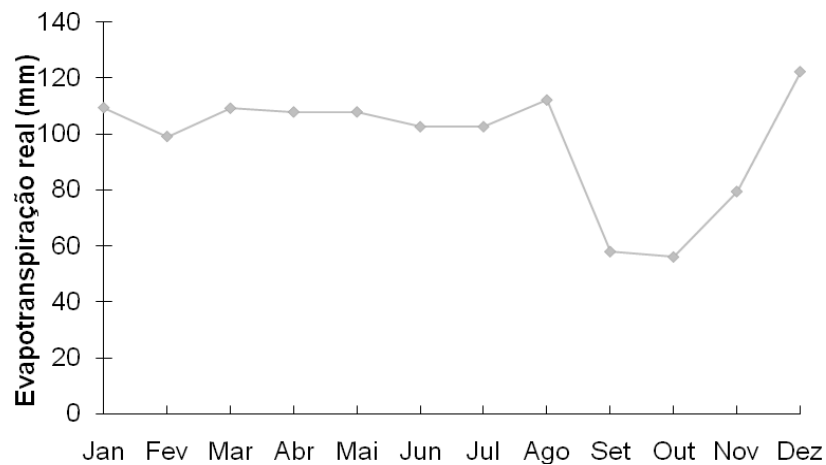


Figura 3 - Evapotranspiração real na região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001)

A velocidade do vento medida em uma torre localizada no km 83, com o aparelho a 64 m de altura é entre 2 e 4 m/s e geralmente, se desloca do leste (MILLER et al., 2004).

A temperatura média anual é de 25 °C (PARROTA; FRANCIS; ALMEIDA, 1995; INMET, 2001), e apresenta um representativo aumento no mês de agosto (Figura 4). A temperatura do ar acima do dossel florestal varia pouco ao longo do ano, com temperaturas máximas diárias entre 24 e 32 °C e mínimas diárias entre 20 e 25 °C (GOULDEN et al., 2004; ROCHA et al., 2004). No período seco, a temperatura é em média 1 a 3 °C mais quente, quando comparada ao período úmido.

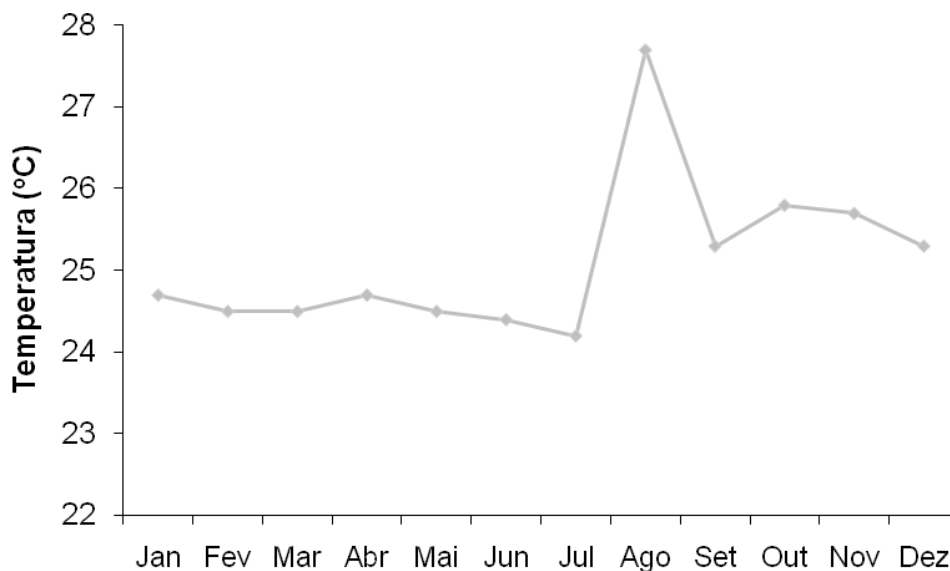


Figura 4 - Temperatura na região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001)

O balanço hídrico da região em uma série histórica no período de 1967 a 1990 mostra que a região apresentou-se em déficit de água no solo, para os meses de julho a dezembro, enquanto nos meses de janeiro a junho, há um excedente de água conforme Figura 5 (INMET, 2001).

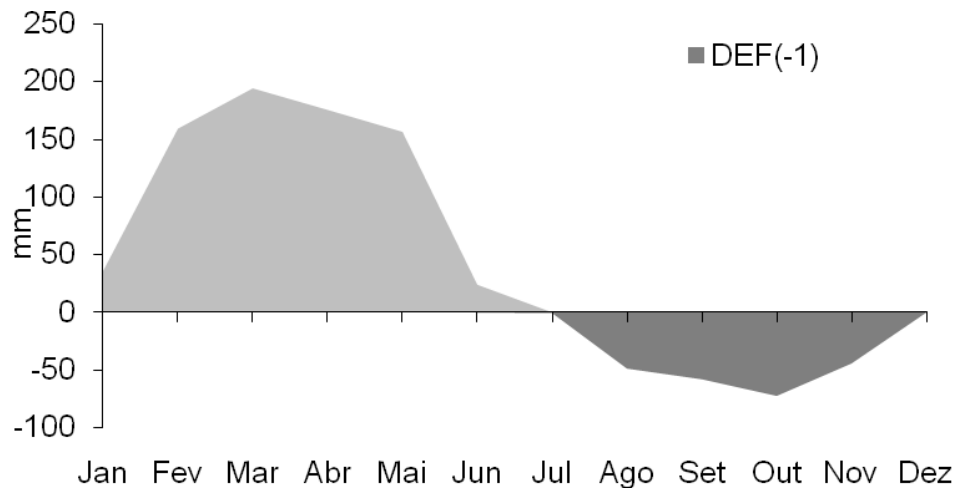


Figura 5 - Balanço hídrico da região de Santarém no período histórico de 1967 a 1990, dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET, 2001)

2.2.1.2 Solo

A Floresta Nacional do Tapajós está situada em um grande platô com lençol freático profundo (aproximadamente 100 m de profundidade). Os solos são classificados em oxissolos argilosos, com baixo conteúdo de matéria orgânica, pH ácido (4,5), baixa capacidade de troca catiônica (CTC), alta saturação de alumínio e, de acordo com a classificação brasileira, são chamados de latossolos vermelho amarelo distróficos (PARROTA et al., 1995). O solo apresenta 60% de argila e 38% de areia, a densidade do solo é de 1,02 a 1,23 g.m⁻³ (NEPSTAD et al., 2002), a concentração de fósforo é em torno de 6,9 µg.g⁻¹ e de cálcio (Ca²⁺) em torno de 41,7 µg.g⁻¹ (OLANDER, 2005).

Dias (2006), estudando o fluxo de CO₂ proveniente do solo na região de Santarém encontrou valores entre 1,06 a 7,66 µmol CO₂.m⁻².s⁻¹ na estação seca e 1,85 a 12,38 µmol CO₂.m⁻².s⁻¹ na estação chuvosa, sendo que na estação chuvosa, os fluxos de CO₂ do solo para a atmosfera são maiores e fatores como, umidade e temperatura do solo são os principais condicionadores da produção do gás.

As temperaturas mínimas e máximas do solo para a estação seca e chuvosa foram 25,4 e 24,2 °C e 27,0 e 30,5 °C, respectivamente (DIAS, 2006).

De acordo com Dias (2006), o estoque de serapilheira sobre o solo na estação seca foi de $7,37 \pm 3,53$ e de $6,15 \pm 1,56$ na estação chuvosa. Os valores médios de nitrogênio, fósforo e cálcio encontrados na estação chuvosa foram de 21,0; 0,55 e 12,1 (g. kg⁻¹), respectivamente (NARDOTO, 2005).

2.2.1.3 Vegetação

A área de estudo é classificada como floresta tropical úmida densa de terra firme (CLARK; CLARK, 1996; CUEVAS, 2001), com alta produtividade, mantida mesmo em períodos de baixa precipitação (NEPSTAD et al., 1994; OLIVEIRA et al., 2005). A floresta é caracterizada como semi decídua, com muitas espécies sempre verdes e poucas espécies decíduas (GOULDEN et. al., 2004). A altura média do dossel está entre 35 e 40 m de altura (HERNANDEZ; SHIMABUKURO; LEE, 1993).

Em estudo realizado em 20 ha na FLONA do Tapajós, foram quantificadas 52 famílias e 265 espécies. As espécies que apresentaram maior índice de valor de importância (IVI) foram *Coussarea racemosa* IVI (30,2), *Erismia uncinatum* (14,7), *Manilkara huberi* (10,0), *Couratari stellata* (8,8) e *Chamaecrista xinguensis* (7,5). A composição florística da área é bastante heterogênea, o índice de Shannon-Wiener obtido foi de 4,37 (VIEIRA, 2003).

Segundo Vieira (2003), as famílias que mais se destacaram quanto ao número de indivíduos foram Rubiaceae, Caesalpinaceae, Lecythidaceae, Burseraceae e Sapotaceae e as espécies mais abundantes foram *Coussarea racemosa* (106,5 indivíduos.ha⁻¹), *Protium apiculatum* (17,5 indivíduos.ha⁻¹) e *Aparisthium cordatum* (13,3 indivíduos.ha⁻¹). O dossel é caracterizado por um número significativo de espécies emergentes como *Manilkara huberi* (Ducke) Chev., *Hymenaea courbaril* L., *Bertholletia excelsa* Humb. And Bonpl., e *Tachigalia* spp. (CLARK, 1996). As espécies dominantes segundo Oliveira et al. (2007) são *Cedrela odorata*, *Aniba guianensis*, *Lecythis pisonis* e *Mezelaurus itauba*.

As maiores áreas basais encontradas foram para as famílias Vochysiaceae (3,7 m².ha⁻¹), Lecythidaceae (3,6 m².ha⁻¹), Caesalpinaceae (3,1 m².ha⁻¹), Sapotaceae (2,5 m².ha⁻¹) e Rubiaceae (2,0 m².ha⁻¹), sendo a área basal total na floresta em Santarém de 25,7 m².ha⁻¹ (VIEIRA, 2003).

De acordo com estudo realizado por Vieira (2003), a biomassa, foi estimada em 175,1 Mg.ha⁻¹, sendo que 45,1% encontra-se nas árvores pequenas e médias (DAP < 50 cm).

A média do incremento anual foi de 3,1 mm.ano⁻¹. O incremento diamétrico entre os anos de 2000 e 2001 foi de 3,05 MgC ha⁻¹ano⁻¹ e 2,139 MgC ha⁻¹ano⁻¹, respectivamente. A idade média da floresta encontrada, baseada na distribuição das idades e da frequência dos indivíduos nas classes de diâmetro foi de 35,8 anos e apenas 7,4% dos indivíduos apresentaram idade entre 100 e 200 anos (VIEIRA, 2003).

Estudando características foliares Nardoto (2005), encontrou que a concentração foliar de nitrogênio e fósforo foi de 30,3 e 0,94 (g. kg⁻¹) para espécies de plantas leguminosas e 24,4 e 0,80 (g. kg⁻¹) para plantas não leguminosas, respectivamente. Os valores da área foliar específica (AFE) para as espécies de leguminosas e não leguminosas, encontrados foram 112,1 e 116,3 (cm².g⁻¹).

2.2.2 Local de coleta dos dados

Para realização das medidas nas folhas das árvores na copa do dossel florestal foram utilizadas cinco torres. A primeira torre com 35 m de altura (H), denominada T83, está localizada no km 83 da rodovia Santarém-Cuiabá BR - 163 na FLONA do Tapajós. A segunda e terceira torres com 30 e 20 m de H, são denominadas de UT1 e UT2, respectivamente. A quarta e quinta torres com 30 e 35 m de H, são denominadas UT3 e UT4, respectivamente (NEPSTAD et al., 2002; KELLER et al., 2004).

2.2.3 Avaliações fisiológicas

Para quantificação da fotossíntese máxima (A_{max}) e respiração foliar (R_d) utilizou-se um analisador de gás por infravermelho (IRGA) modelo LI-6400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA), que inclui uma fonte de luz azul/vermelho LI-6400-02B (LI-COR),

controlador da concentração de CO_2 e de temperatura. As medições foram realizadas apenas 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) apresentaram-se abaixo de 1,0%.

Para cada folha obteve-se uma curva de resposta (A-RFA) ou seja, da fotossíntese (A) dada em ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) à radiação fotossinteticamente ativa (RFA) dada em ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), (Figura 6). Desta curva, foi obtido o valor da θ , utilizado na eq. (4), conforme descrito na teoria do modelo.

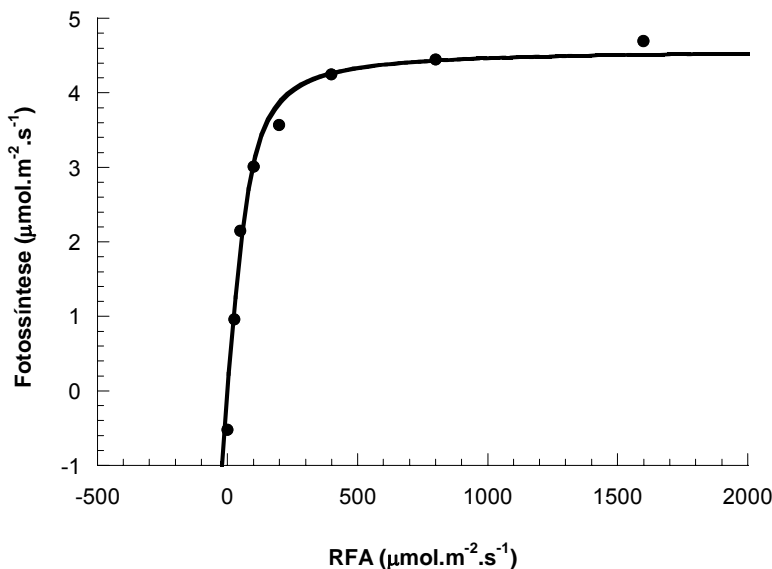


Figura 6 - Resposta da fotossíntese à radiação fotossinteticamente ativa

Foram obtidas ainda, para cada folha, quatro curvas de respostas (A-Ci) ou seja, da fotossíntese (A) dada em ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), em função da concentração interna de CO_2 (C_i) dado em (ppm), em diferentes temperaturas foliares: entre 25 e 29 °C; 30 e 34 °C; 34 e 38 °C; e em temperaturas superiores a 39 °C (Figura 7 a,b,c e d).

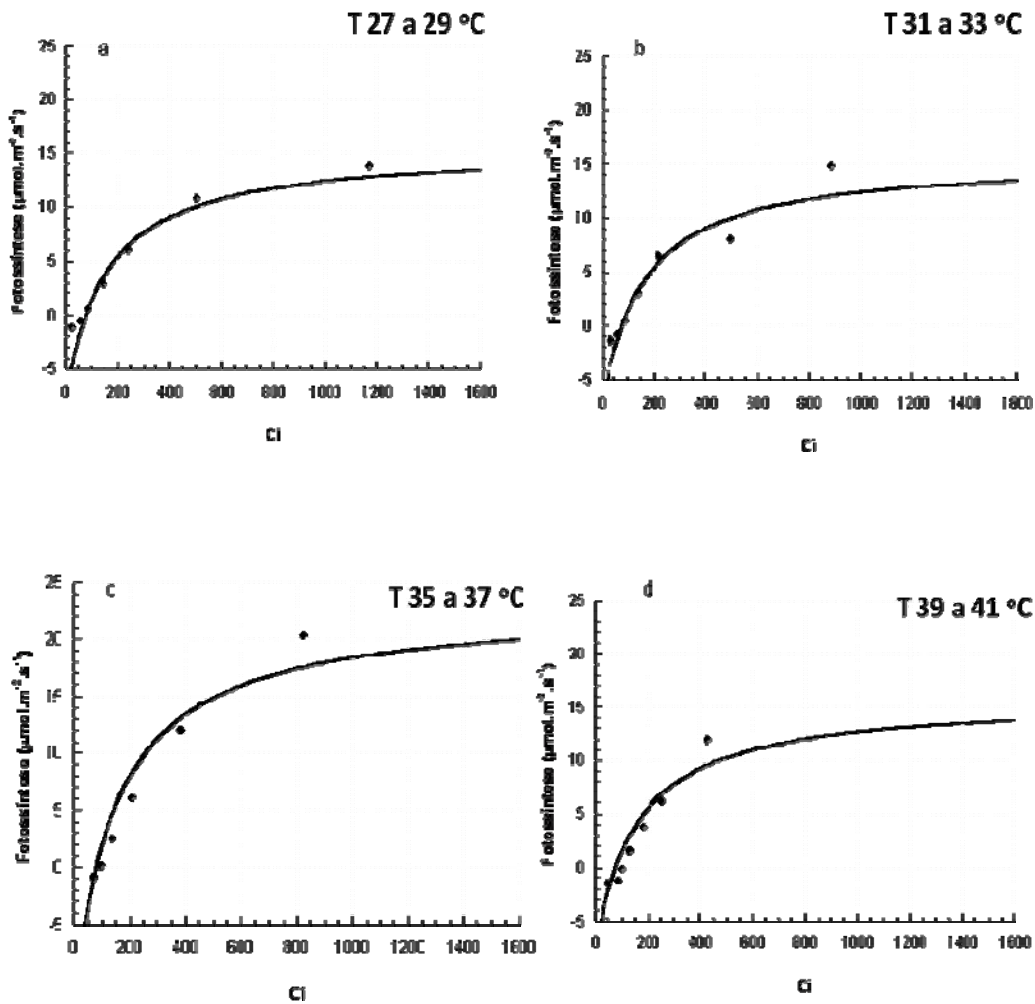


Figura 7 - Resposta da fotossíntese à concentração interna de CO₂ (C_i – ppm) em quatro grupos de temperatura

Estes dados foram utilizados para fornecer parâmetros suficientes para determinação de J_{\max} e V_{\max} . O primeiro é determinado utilizando o valor de J na eq. (4), sendo substituído na eq. (3), enquanto, o segundo, é determinado utilizando a eq. (2), apenas na porção de ascensão inicial da curva de CO₂, onde o limite de reatividade da Rubisco seria a quantidade de CO₂ no mesofilo.

As curvas de resposta a radiação fotossinteticamente ativa (RFA), T_{foliar} e concentração interna de CO₂ (C_i) foram realizadas entre os horários de 07:00 às 14:00 horas.

Os valores obtidos com a quantificação da fotossíntese em resposta a RFA, T_{foliar} e C_i foram utilizados para fornecer dados ao modelo desenvolvido por De Pury e Farquhar (1997) com modificações sugeridas por Medlyn et al. (1999).

As coletas foram realizadas durante os meses de outubro e novembro de 2001.

Para a quantificação do ciclo diurno, foram realizadas medidas em folhas das árvores do dossel florestal durante o mês de outubro de 2000 entre 10:00 e 17:00 horas.

2.2.4 Variáveis climatológicas

Para a quantificação dos dados micro-meteorológicos, utilizou-se uma estação meteorológica já instalada na área de estudo pelo projeto “Experimento de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera na Amazônia” - (LBA).

A estação estava localizada no Km 83 em uma torre com 67 m de altura e 46 cm de diâmetro (modelo 55G; Rohn, Peoria, Illinois, USA). A estação meteorológica foi instalada a 64 m de altura. O sistema de aquisição de dados utiliza um datalogger (modelo CR10X; Campbell Scientific, Logan, Utah, USA). As variáveis medidas foram: precipitação com um pluviômetro (TE525; Texas Eletronics, Dallas Texas, USA), radiação fotossinteticamente ativa (RFA) utilizando um sensor de quantum (Li-Cor LI190), temperatura do ar utilizando um termopar ventilado (modelo 107, Campbell Scientific) e densidade molar da água com um analisador de gás por infravermelho (Li-Cor LI7000). Os dados médios foram registrados a cada 30 minutos. O período de coleta de dados meteorológicos utilizado no trabalho, foi entre os meses de outubro e novembro de 2001 e para o ciclo diurno o mês de outubro de 2000.

2.2.5 Material vegetal estudado

Foram avaliadas características fisiológicas das folhas completamente expandidas (maduras) na parte superior do dossel ao redor das cinco torres. O critério de seleção das folhas observadas no estudo foi aleatório. Na T83 foram alcançadas 2 plantas com 35 m de altura, na UT1 5 plantas foram alcançadas entre 17 e 35 m de

altura, UT2 foram estudadas 2 plantas entre 17 e 35 m de altura, na UT3 foram 6 plantas entre 18 e 27 m de altura e na UT4 foram 2 plantas alcançadas entre 19 e 30 m de altura, as quais, foram identificadas botanicamente (a identificação botânica foi realizada no departamento de botânica do INPA – SAPECA), conforme Tabela 1.

Tabela 1 - Torres, identificações de campo (ID), identificações botânica das plantas utilizadas no estudo (Família e Espécie)

Torre	ID	Família	Espécie
Ut2	52	Melastomataceae	<i>Bellucia dichotoma</i>
T83	1	Lecythidaceae	<i>Bertholletia excelsa</i>
T83	2	Sapotaceae	<i>Crysophilum sp.</i>
Ut1	580	Myristicaceae	<i>Iryantera sagotigna</i>
Ut1	579	Chrysobalanaceae	<i>Licania micheli carobe</i>
Ut3	5	Bignoneaceae	<i>Memora flavida</i>
Ut3	76	Moraceae	<i>Miratinga perebea molis</i>
Ut2	55	Não identificada	<i>Não identificada (a)</i>
Ut3	114	Não identificada	<i>Não identificada (b)</i>
Ut3	4	Não identificada	<i>Não identificada (c)</i>
Ut1	25	Lauraceae	<i>Ocotea sp.</i>
Ut3	113	Lauraceae	<i>Ocotea sp.(a)</i>
Ut3	110	Burseraceae	<i>Protium sp.</i>
Ut1	27	Caesalpinaceae	<i>Tachigali cf. mimercophyla</i>
Ut4	170	Caesalpinaceae	<i>Tachigali mimercophyla Ducke</i>
Ut4	588	Vochysiaceae	<i>Vochysia guianensis Aulb</i>
Ut1	3	Vochysiaceae	<i>Vochysia sp.</i>

Após a identificação botânica, as espécies foram classificadas em grupos ecológicos de acordo com os trabalhos de Pinheiro et al. (2007) e Oliveira (2005) em, espécies tolerantes à sombra (To), espécies demandantes de luz ou intolerantes a sombra (It) e as espécies não identificadas, foram classificadas como indefinidas (In).

2.2.6 Análises estatísticas

O teste de Kolmogorov-Smirnoff foi utilizado para testar normalidade (SOKAL; ROHLF, 1997). Quando os dados seguiram uma distribuição normal, foram aplicados testes paramétricos e correlações de Pearson. Quando os dados não seguiram uma distribuição normal, procedeu-se com a transformação dos valores amostrados para logaritmo neperiano na base 10 (Log_{10}) para obtenção da normalidade. A ANOVA seguida pelo teste de Tukey foi para verificar diferenças nas avaliações fisiológicas entre as temperaturas e horários estudados. As análises foram feitas usando o pacote estatístico SAS system, versão 8.2 para Windows (SAS Institute Inc., Cary, NC, US). Diferenças de 5% de probabilidade foram tidas como significantes.

2.3 Resultados

2.3.1 Caracterização micrometeorológica

Para as avaliações micrometeorológicas, considerou-se como período diurno, o horário entre 5:00 e 17:00 horas e como período noturno, o horário entre 18:00 e 4:00 horas.

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) média para o período diurno, foi de $644,00 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com valores mínimos e máximos de 21,23 e $1238,13 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ às 17:00 e 11:00 horas, respectivamente. Considerando o período noturno, a RFA média foi de $0,24 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com valores mínimos e máximos de 0,10 e $0,48 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ às 20:00 e 04:00 horas, respectivamente (Figura 8).

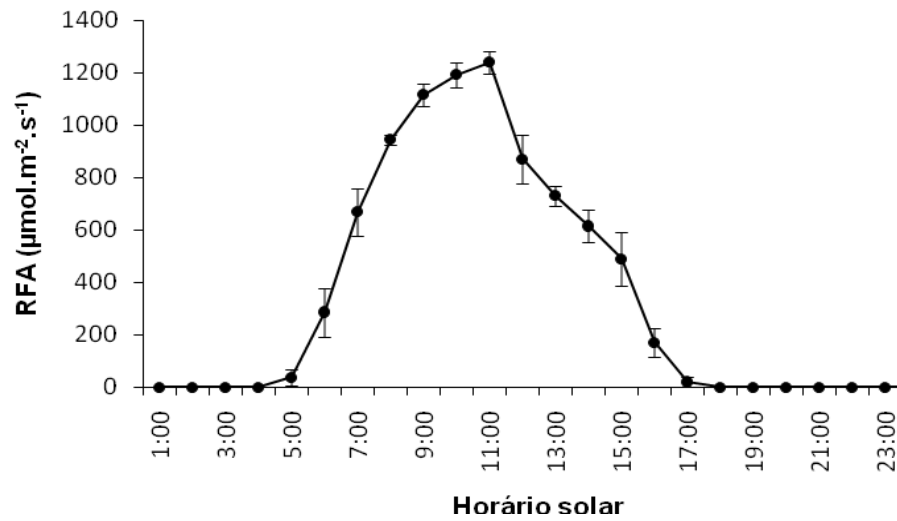


Figura 8 - Distribuição média da radiação fotossinteticamente ativa (RFA)

A temperatura (T) média encontrada para o período diurno, foi $28,6\text{ }^{\circ}\text{C}$, com valores mínimos e máximos de $24,6$ e $31,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ às 05:00 e 14:00 horas, respectivamente. Considerando o período noturno, a T média foi de $26,7\text{ }^{\circ}\text{C}$, com valores mínimos e máximos de $28,2$ e $24,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ às 04:00 e entre 18:00 e 19:00 horas, respectivamente (Figura 9).

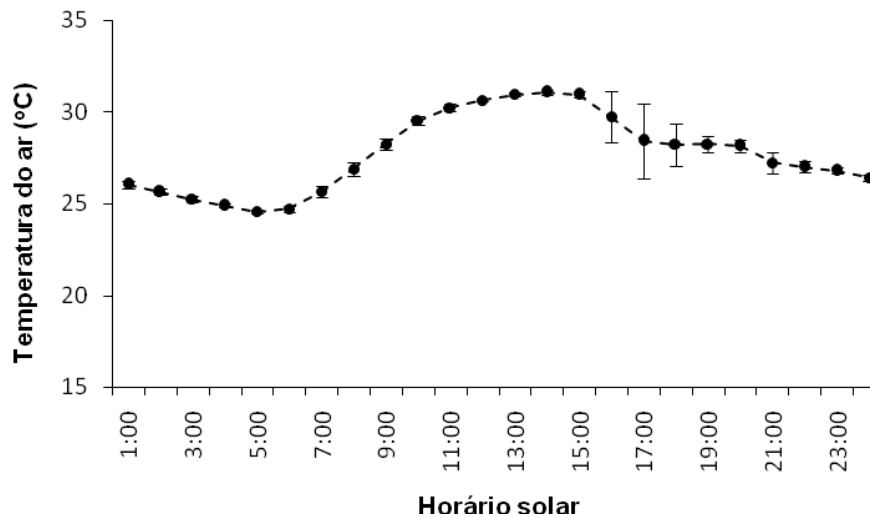


Figura 9 - Distribuição média da temperatura do ar

A umidade relativa (UR) média para o período diurno, foi de $61,7 \pm 10,6\%$, com valores mínimos e máximos de $51,0\%$ e $79,2\%$ às 13:00 e 06:00 horas, respectivamente. Considerando o período noturno, a UR média foi de $69,7 \pm 5,04\%$, com valores mínimos e máximos de $63,2\%$ e $77,5\%$ entre 18:00 e 19:00 e às 04:00 horas, respectivamente (Figura 10).

O déficit de pressão de vapor do ar (DPV) médio para o período diurno, foi de $1,6 \pm 0,6$ kPa, com valores mínimos e máximos de $0,6$ kPa e $2,2$ kPa entre 5:00 e 6:00 horas e às 13:00 horas, respectivamente. Considerando o período noturno, o DPV médio foi de $1,1 \pm 0,25$ kPa, com valores mínimos e máximos de $0,7$ kPa e $1,42$ kPa às 04:00 e 18:00 horas, respectivamente (Figura 10).

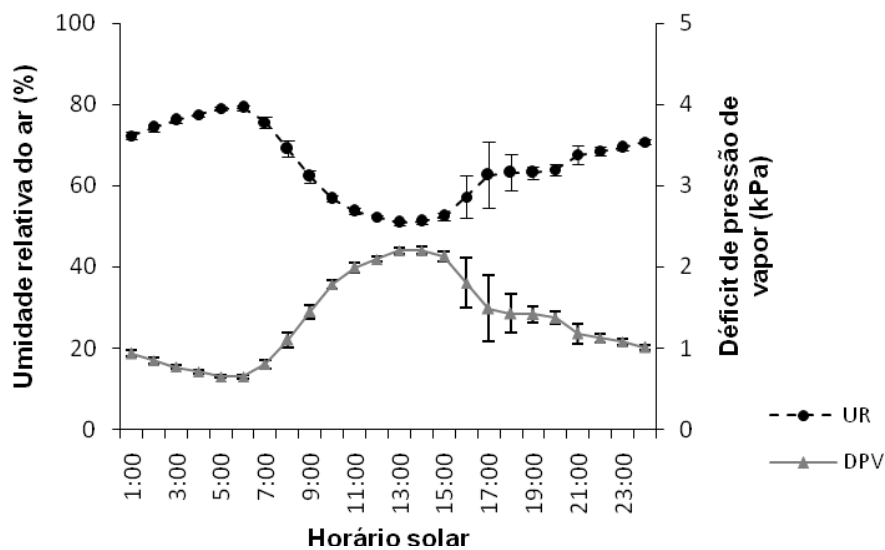


Figura 10 - Distribuição média da umidade relativa do ar (UR) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV)

Durante todo o período de coleta a precipitação foi de $0,254$ mm.

As condições meteorológicas foram estáveis e condizentes com os dados da série histórica da região, durante o período de coleta.

2.3.2 Respostas fisiológicas nos grupos ecológicos

As espécies identificadas foram classificadas em grupos ecológicos (Tabela 2) de acordo com o descrito por Pinheiro et al. (2007) e Oliveira (2005), no entanto, não foram verificadas diferenças estatísticas quando avaliou-se A_{\max} ($P < 0,565$), gs ($P < 0,482$) e Rd ($P < 0,190$).

Tabela 2 - Composição florística (família), (espécie). Grupo ecológico (GE): tolerante (To), intolerante (It) e indefinida (In)

Família	Espécie	GE
Melastomataceae	<i>Bellucia dichotoma</i>	It
Lecythidaceae	<i>Bertholletia excels</i>	It
Sapotaceae	<i>Crysophilum sp.</i>	To
Myristicaceae	<i>Iryantera sagotiana</i>	To
Chrysobalanaceae	<i>Licania micheli carobe</i>	To
Bignoneaceae	<i>Memora flavida</i>	It
Moraceae	<i>Miratinga perebea molis</i>	To
Não identificada	<i>Não identificada (a)</i>	In
Não identificada	<i>Não identificada (b)</i>	In
Não identificada	<i>Não identificada (c)</i>	In
Lauraceae	<i>Ocotea sp.</i>	To
Lauraceae	<i>Ocotea sp. (a)</i>	To
Burseraceae	<i>Protium sp.</i>	To
Caesalpinaceae	<i>Tachigali cf. mimercophyla</i>	It
Caesalpinaceae	<i>Tachigali mimercophyla</i> Ducke	It
Vochysiaceae	<i>Vochysia guianensis Aulb (a)</i>	It
Vochysiaceae	<i>Vochysia sp.</i>	It

Mesmo quando as espécies foram submetidas à temperatura elevada de 42 °C, e classificadas em grupos ecológicos, não foram verificadas diferenças estatísticas quando avaliou-se A_{\max} ($P < 0,446$), gs ($P < 0,730$) e Rd ($P < 0,261$).

2.3.3 Fotossíntese

Observando os dados da distribuição dos valores de A_{\max} entre as diferentes temperaturas (Figura 11), verifica-se que houve diferença significativa ($P < 0,001$) entre os tratamentos, sendo que o valor médio de A_{\max} para 27 °C foi de $6,17 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com desvio padrão de $1,57 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, a 30 °C A_{\max} foi de $6,98 \pm 1,61 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, em 33 °C A_{\max} foi de $6,34 \pm 1,87 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, na temperatura de 36 °C A_{\max} foi de $4,73 \pm 2,04 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, em 39 °C A_{\max} foi de $2,61 \pm 2,22 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e em 42 °C A_{\max} foi de $0,44 \pm 2,61 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, formando assim, três grupos distintos no qual as temperaturas de 27, 30, 33, 36 °C são semelhantes, sendo que as temperaturas de 39 °C e 42 °C formam dois grupos isolados.

Dentro do intervalo de temperatura estudado, observa-se uma redução média na taxa fotossintética ao 33, 36, 39 e 42 °C o que corresponde a uma perda de 12, 34, 64 e 94% na assimilação de carbono, respectivamente.

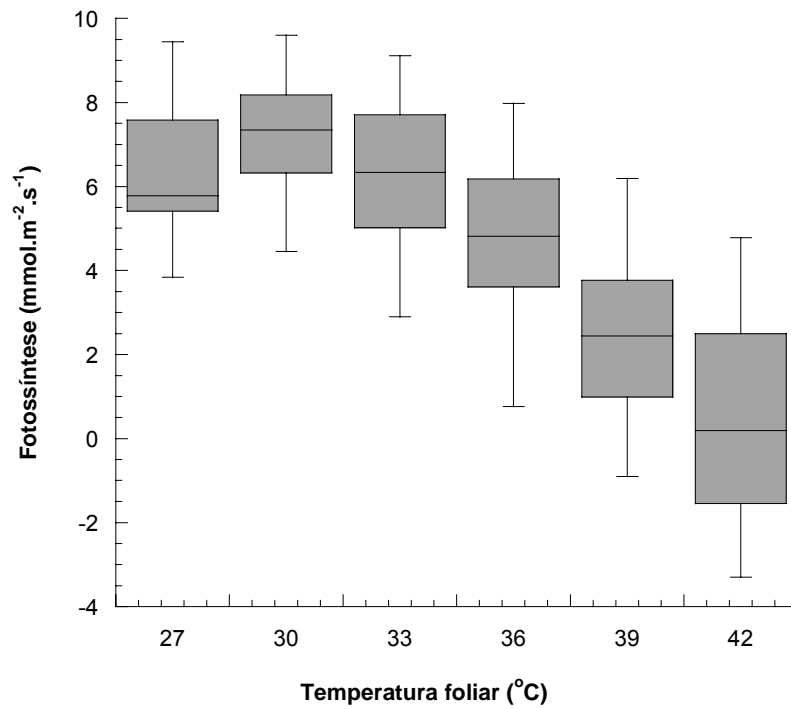


Figura 11 - Distribuição dos valores de fotossíntese máxima (A_{max}) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas

Conforme pode ser observado na Tabela 3, A_{max} na T_{ot} para os indivíduos apresentou grande amplitude de valores sendo que para a fotossíntese, o valor mínimo foi de 4,49 e o máximo 9,74 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, nas temperaturas ótimas de 30,9 e 28,7 °C, respectivamente. A diferença entre a T_{ot} mais elevada e a menor foi de 6 °C. O valor médio de A_{max} foi de 7,20 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com desvio padrão de 1,63 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Tabela 3 - Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), curvatura (θ), fotossíntese máxima (A_{max}) e altura das folhas em metros (Alt)

Espécie	T_{ot}	θ	A_{max}	Alt (m)
<i>Bellucia dichotoma</i>	28,7	0,79	9,74	15
<i>Bertholletia excelsa</i>	32,6	0,75	9,14	35
<i>Cryophilum sp.</i>	27,7	0,95	8,03	35
<i>Iryantera sagotiana</i>	30,3	0,98	9,19	19
<i>Licania micheli carobe</i>	29,6	0,75	4,69	23
<i>Memora flavida</i>	29,3	0,73	7,92	27
<i>Miratinga perebea molis</i>	29,8	0,98	7,43	23
Não identificada (a)	30,9	0,79	4,49	15
Não identificada (b)	27,8	0,75	4,72	18
Não identificada (c)	29,4	0,95	6,36	27
<i>Ocotea sp.</i>	32,1	0,75	7,04	17
<i>Ocotea sp.(a)</i>	32,4	0,75	8,62	23
<i>Protium sp.</i>	29,8	0,75	6,82	21
<i>Tachigali cf. mimercophyla</i>	31,1	0,75	6,44	27
<i>Tachigali mimercophyla</i> Ducke	30,8	0,75	8,41	19
<i>Vochysia guianensis</i> Aulb	27,8	0,75	7,63	30
<i>Vochysia sp.</i>	26,6	0,75	5,73	35

Para as plantas estudadas, a média da temperatura ótima (T_{ot}) para a fotossíntese foi de 29,8 °C e apresentou uma variação de 1,7 °C. Não foram encontradas relações ($P < 0,316$) entre A_{max} e T_{ot} com coeficiente de determinação ($r^2=0,06$) (Figura 12).

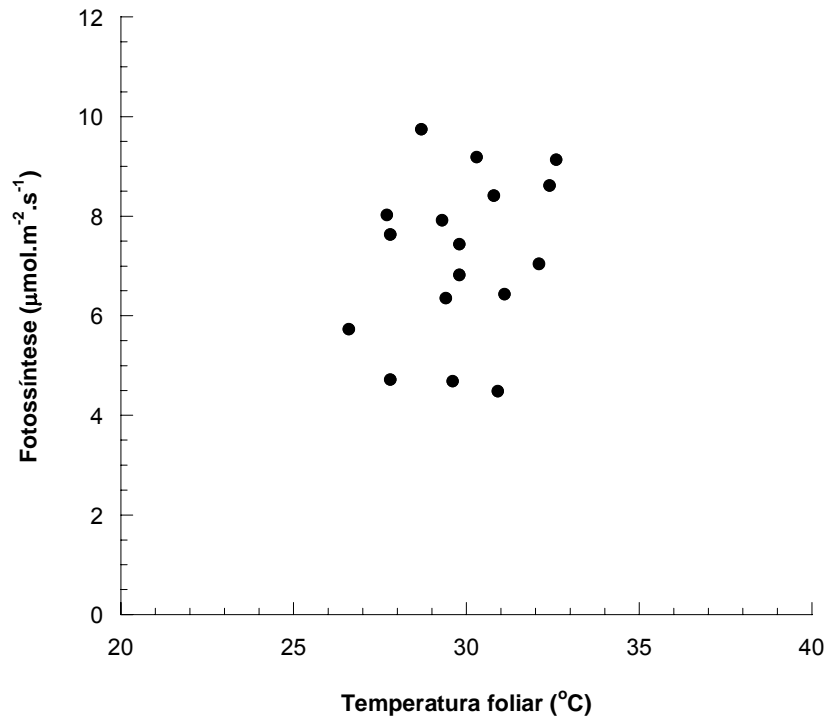


Figura 12 - Distribuição da fotossíntese máxima (A_{max}) por temperatura ótima (T_{ot}) para 17 plantas

As respostas de A_{max} em função do aumento da temperatura foliar foram decrescentes a partir da temperatura de 30 °C (Figura 13) para as espécies *Bellucia dichotoma*, *Crysophillum sp.*, *Iryantera sagotiana*, *Licania micheli carobe*, *Memora flavida*, *Miratinga perebea molis*, *Não identificada (a)*, *Não identificada (b)*, *Não identificada (c)*, *Protium sp.*, *Tachigali cf. mymercophila*, *Tachigali mymercophyla Ducke*, *Vochysia guianensis Aubl* e *Vochysia sp.* No entanto, ainda observando a Figura 13, as espécies *Bertholletia excelsa*, *Ocotea sp.* e *Ocotea sp. (a)* foram afetadas diminuindo sua taxa assimilatória líquida, quando a temperatura foliar atingiu 33 °C.

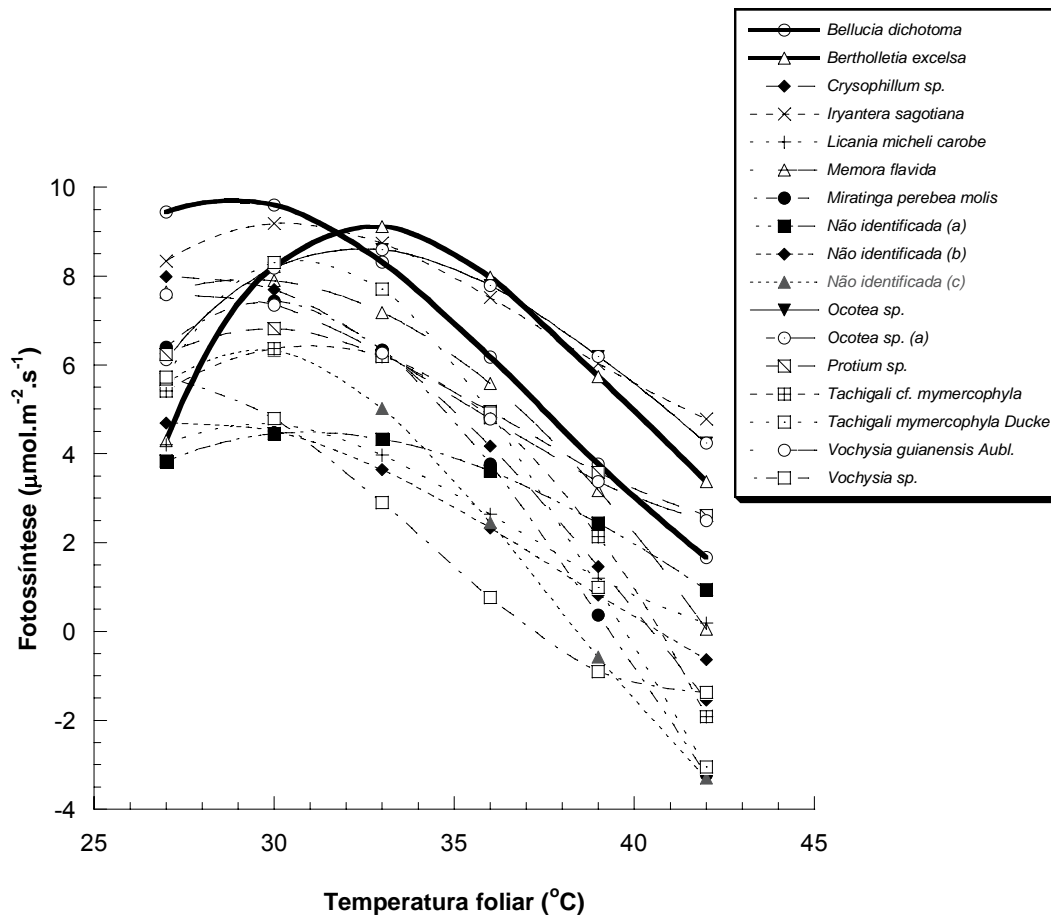


Figura 13 - Fotossíntese máxima (A_{max}) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar

Para as espécies *Não identificada (c)* e *Vochysia sp.* verificou-se valores negativos de A_{max} a partir de 39 °C, enquanto, aos 42 °C, além destas, as espécies *Cryosophillum sp.*, *Miratinga perebea molis*, *Tachigali cf. mymercophyla* e *Tachigali mymercophyla Ducke*, apresentaram valores que não chegam ao ponto de compensação, causando valores de A_{max} inferiores zero $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Aos 33 °C as espécies que tiveram menor e maior perda na taxa fotossintética foram *Bertholletia excelsa* e *Vochysia sp.*, com uma redução de 0,2 e 49,4%, respectivamente. Na temperatura de 36 °C as espécies *Não identificada (b)*, *Não identificada (c)* e *Vochysia sp.* tiveram perdas superiores a 50% da fotossíntese e *Ocotea sp. (a)* apresentou uma redução de 9,7%. Aos 39 °C as espécies *Cryosophillum sp.*, *Licania micheli carobe*, *Miratinga perebea molis*, *Não identificada (b)* e *Tachigali*

myrmecophila Ducke, tiveram perdas superiores a 70%, as taxas fotossintéticas negativas ou seja, perdas superiores a 100% foram verificadas para as espécies *Não identificada (c)* e *Vochysia sp.*, por outro lado, *Ocotea sp (a)* apresentou perda de sua taxa fotossintética de 28,2%. Aos 42 °C, perdas superiores a 100% foram verificadas para as espécies *Crysophillum sp.*, *Miratinga perebea molis*, *Não identificada (b)*, *Tachigali cf. myrmecophila*, *Tachigali myrmecophila Ducke* e *Vochysia sp.*, no entanto, *Iryantera sagotiana* manteve sua taxa fotossintética superior a 50%.

Observando a Figura 13, quando a temperatura foliar foi de 42 °C, somente *Bertholletia excelsa*, *Iryantera sagotiana* e *Ocotea sp. (a)*, mantiveram a taxa fotossintética acima de $3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com tudo, estas espécies apresentaram atividade assimilatória menor que $5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, indicando que ocorreu um estresse devido à alta temperatura.

Os resultados listados acima mostram as respostas isoladas dos indivíduos à variação de temperatura, temperatura ótima para a fotossíntese e as perdas que podem ser ocasionadas pela variação de T_{foliar} , mas as respostas da comunidade, podem ser melhor compreendidas quando utiliza-se os valores médios da capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e respiração (R_d). A partir destes dados, obteve-se os valores de A_{max} para cada temperatura estudada (Figura 14), sendo assim, denominou-se esta resposta de fotossíntese modelada. A resposta referente ao grupo de plantas estudadas de A_{max} em função da temperatura foliar ($r^2 = 0,99$), pode ser descrita através da função quadrática:

$$A_{\text{max}} = - 0,037 (T_{\text{foliar}})^2 + 2,138 (T_{\text{foliar}}) - 22,62 \quad (10)$$

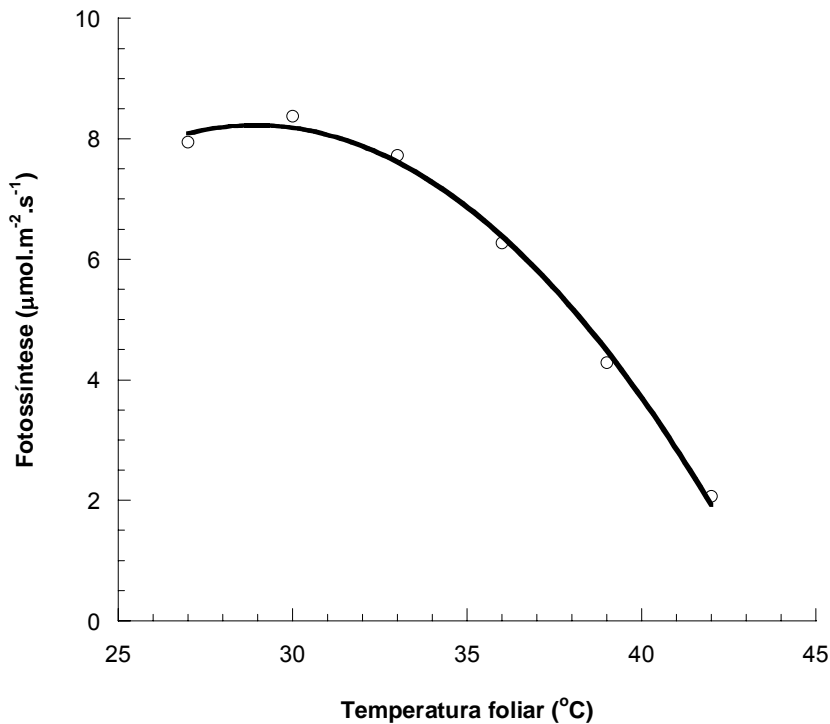


Figura 14 - Curva de resposta da fotossíntese máxima (A_{max}) ao aumento de temperatura foliar (T_{foliar})

Observando a Figura 14, a partir de 30 °C, a fotossíntese começa a decrescer, e aos 36, 39 e 42 °C há uma redução na taxa fotossintética de 22,4, 45,6 e 76,9%, respectivamente. Utilizando a eq. (10), encontra-se que a taxa fotossintética modelada é de $8,25 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, correspondendo a temperatura modelada ótima para a comunidade de 29,6 °C.

A fotossíntese, indiferentemente para a comunidade ou para cada indivíduo apresenta uma diminuição de seus valores, contudo, apenas a temperatura não explica a diminuição na assimilação, sendo necessária, a análise detalhada dos componentes fotossintéticos em cada temperatura para ser possível indicar, onde o processo pode ser afetado.

Na Tabela 4, pode-se observar os valores de J_{max} e V_{cmax} para cada indivíduo. A espécie *Vochysia sp.* apresentou o maior valor de J_{max} , correspondendo a 124,51

$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, na temperatura de 26,6 °C, a espécie *Licania micheli carobe* foi a que obteve menor valor de J_{max} , sendo este de 34,52 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Para V_{cmax} a espécie que obteve maior valor foi *Tachigali cf. mimercophyla* com 42,04 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e a que apresentou menor valor foi *Não identificada (b)* com 14,26 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Os valores médios de J_{max} e V_{cmax} são 66,71 e 26,89, respectivamente. A amplitude entre os valores observados de J_{max} foi de 89,99 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e de V_{cmax} 27,79 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Tabela 4 - Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e fotossíntese máxima (A_{max})

Espécie	T_{ot}	J_{max}	V_{cmax}	A_{max}
<i>Bellucia dichotoma</i>	28,7	77,48	31,74	9,74
<i>Bertholletia excelsa</i>	32,6	71,09	31,00	9,14
<i>Crysophilum sp.</i>	27,7	62,57	28,44	8,03
<i>Iryantera sagotiana</i>	30,3	68,37	34,89	9,19
<i>Licania micheli carobe</i>	29,6	34,52	15,02	4,69
<i>Memora flavida</i>	29,3	64,09	25,53	7,92
<i>Miratinga perebea molis</i>	29,8	73,06	33,27	7,43
<i>Não identificada (a)</i>	30,9	52,55	18,67	4,49
<i>Não identificada (b)</i>	27,8	38,97	14,26	4,72
<i>Não identificada (c)</i>	29,4	57,46	30,06	6,36
<i>Ocotea sp.</i>	32,1	53,97	25,99	7,04
<i>Ocotea sp.(a)</i>	32,4	55,43	20,45	8,62
<i>Protium sp.</i>	29,8	63,04	22,64	6,82
<i>Tachigali cf. mimercophyla</i>	31,1	103,06	42,04	6,44
<i>Tachigali mimercophyla Ducke</i>	30,8	86,87	32,01	8,41
<i>Vochysia guianensis Aulb</i>	27,8	47,06	27,27	7,63
<i>Vochysia sp.</i>	26,6	124,51	23,78	5,73

Nas Figuras 15 e 16, observa-se as curvas de resposta da taxa potencial de transporte de elétrons para a regeneração da RUBP (J_{max}) e a taxa máxima de atividade carboxilase da rubisco (V_{cmax}), nas diferentes temperaturas estudadas, respectivamente. A curva de transporte de elétrons apresenta padrão semelhante de resposta da curva de A_{max} , no qual J_{max} é descrito através da seguinte equação:

$$J_{\max} = -0,347(T_{\text{foliar}})^2 + 22,83(T_{\text{foliar}}) - 309,6 \quad (11)$$

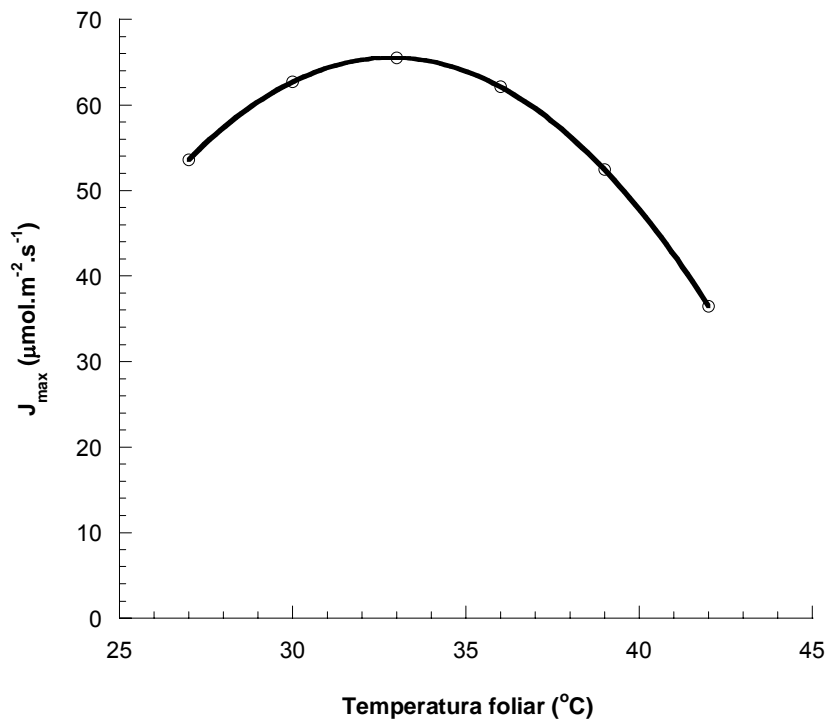


Figura 15 - Curva de resposta média da capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{\max}) em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar})

A curva da atividade carboxilase apresenta padrão semelhante de resposta da curva de A_{\max} , no qual V_{cmax} é descrito através da seguinte equação:

$$V_{\text{cmax}} = -0,144(T_{\text{foliar}})^2 + 9,371(T_{\text{foliar}}) - 124,6 \quad (12)$$

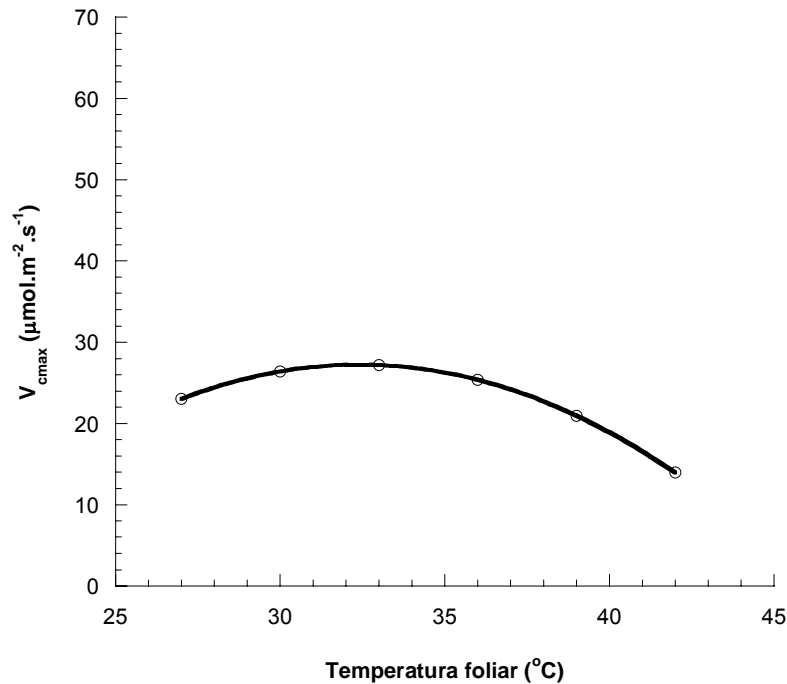


Figura 16 - Curva de resposta média da velocidade de carboxilação (V_{cmax}) em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar})

Procedendo-se o estudo das derivadas destas funções de resposta de J_{max} e V_{cmax} em relação a variação de temperatura, foram obtidos os valores de temperatura ótima (T_{ot}) média de J_{max} e V_{cmax} de 32,9 °C e 32,5 °C, respectivamente. O aumento da temperatura, proporciona perdas em J_{max} na ordem de 4,7%, 18,6% e 41,9% nas temperaturas de 36, 39 e 42 °C, respectivamente. Para V_{cmax} , as perdas nas temperaturas de 36, 39 e 42 °C são de 6,2%, 21,6% e 46,3%, respectivamente. Com isso, V_{cmax} é mais afetado com o aumento da temperatura, sendo suas perdas 1,5%, 2,9% e 4,4% maiores que as de J_{max} quando as mesmas temperaturas são comparadas.

De acordo com as temperaturas ótimas para J_{max} e V_{cmax} , verifica-se que isolados, estes fatores só explicam a redução da fotossíntese máxima a partir de 32,5 °C, já que este valor é superior ao verificado para fotossíntese máxima (A_{max}).

Analisando a razão entre a capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{\max}) e a velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) em função da temperatura foliar, observa-se na Tabela 5, que há uma pequena variação no valor médio de $J_{\max}:V_{\text{cmax}}$ entre as temperaturas de 27 e 39 °C, e o valor da razão está em torno de 2,44 elétrons para fixar uma molécula de carbono, contudo, quando o desvio padrão é analisado, encontra-se uma diminuição do mesmo nas temperaturas de 30 e 33 °C, permitindo afirmar que os valores destas razões estão mais concentrados em torno da média, ao contrário do verificado nas temperaturas de 27, 36 e 39 °C, que apresentam um desvio em torno de 30% menor do valor médio. Na temperatura de 42 °C, o valor da razão aumenta para 3,32, sendo em torno de 40% maior que o valor médio das demais ou o gasto de 0,8 moles a mais de elétrons para fixar um CO_2 quando comparado com a temperatura de 39 °C.

Observando os valores derivativos da equação de correlação que determina V_{cmax} em função de J_{\max} em cada T_{foliar} , encontra-se que a inclinação da reta (Tabela 5) aos 30 °C tem um maior valor, indicando um melhor rendimento, enquanto que as temperaturas acima de 33 °C, apresentam perdas em seu rendimento na ordem de 27,8%, 45,6% e 64,0% para as T_{foliar} de 36, 39 e 42 °C.

Tabela 5 - Temperatura foliar (T_{foliar}), razão ($J_{\max}:V_{\text{cmax}}$), coeficiente de determinação (r^2) e probabilidade da equação de correlação ($P > F$)

T_{foliar}	$J_{\max}:V_{\text{cmax}}$	Equação de correlação	r^2	$P > F$
27 °C	$2,39 \pm 0,82$	$V_{\text{cmax}} = 11,08 + 0,185J_{\max}$	0,31	0,020
30 °C	$2,42 \pm 0,43$	$V_{\text{cmax}} = 4,946 + 0,342J_{\max}$	0,63	0,001
33 °C	$2,42 \pm 0,42$	$V_{\text{cmax}} = 6,926 + 0,309J_{\max}$	0,67	0,001
36 °C	$2,44 \pm 0,66$	$V_{\text{cmax}} = 10,01 + 0,247J_{\max}$	0,56	0,001
39 °C	$2,52 \pm 1,06$	$V_{\text{cmax}} = 11,20 + 0,186J_{\max}$	0,34	0,014
42 °C	$3,32 \pm 2,71$	$V_{\text{cmax}} = 9,455 + 0,123J_{\max}$	0,14	0,127

Na Tabela 6, observa-se os valores da eficiência de carboxilação (A/C_i) para cada indivíduo nas temperaturas ótimas, e verifica-se que a espécie *Tachigali cf. mimercophyla* foi a que apresentou maior valor de A/C_i sendo este de $0,043 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-1}$

$^2 \cdot s^{-1} \cdot Pa^{-1}$, já o menor valor foi quantificado para a espécie *Licania micheli carobe* sendo $0,015 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot Pa^{-1}$. Para as temperaturas ótimas de cada espécie, não foram encontradas relações entre T_{ot} e A/Ci ($r^2 = 0,07$). O valor médio ótimo de A/Ci encontrado foi de $0,027 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot Pa^{-1}$.

Tabela 6 - Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - $^{\circ}C$ (T_{ot}), eficiência de carboxilação (A/Ci) e fotossíntese máxima (A_{max})

Espécie	T_{ot}	A/Ci	A_{max}
<i>Bellucia dichotoma</i>	28,7	0,033	9,74
<i>Bertholletia excelsa</i>	32,6	0,035	9,14
<i>Crysophilum sp.</i>	27,7	0,031	8,03
<i>Iryantera sagotiana</i>	30,3	0,033	9,19
<i>Licania micheli carobe</i>	29,6	0,015	4,69
<i>Memora flavida</i>	29,3	0,029	7,92
<i>Miratinga perebea molis</i>	29,8	0,026	7,43
Não identificada (a)	30,9	0,016	4,49
Não identificada (b)	27,8	0,016	4,72
Não identificada (c)	29,4	0,026	6,36
<i>Ocotea sp.</i>	32,1	0,026	7,04
<i>Ocotea sp.(a)</i>	32,4	0,030	8,62
<i>Protium sp.</i>	29,8	0,025	6,82
<i>Tachigali cf. mimercophyla</i>	31,1	0,043	6,44
<i>Tachigali mimercophyla</i> Ducke	30,8	0,030	8,41
<i>Vochysia guianensis</i> Aubl	27,8	0,024	7,62
<i>Vochysia sp.</i>	26,6	0,028	5,73

Observando a resposta da A/Ci das plantas em função da variação de T_{foliar} , verifica-se que a temperatura ótima da A/Ci é aos $31^{\circ}C$, e esta resposta pode ser descrita através da função quadrática:

$$A/Ci = -0,00022 (T_{foliar})^2 + 0,014 (T_{foliar}) - 0,190 \quad (13)$$

Na Figura 17, observa-se que A/Ci começa a diminuir a partir de $31^{\circ}C$, o que não explica o início da diminuição da taxa assimilatória líquida, já que A_{max} começa a decrescer a partir de $29,6^{\circ}C$, contudo, A/Ci pode estar afetando outras atividades,

como a condução no transporte de elétrons, a velocidade de carboxilação ou a razão $J_{\max} \cdot V_{c\max}$. Ainda na figura 17, aos 42 °C, nota-se que A/C_i encontra-se próxima de zero.

Considerando a temperatura em que A/C_i é máxima (31 °C) e utilizando a eq. (13), os valores de perdas em A/C_i são da ordem de 14,2%, 40,7% e 80,6% aos 36, 39 e 42 °C, respectivamente. Aos 27 °C, A/C_i ainda não alcançou o ponto de máxima, sendo o rendimento de 84,5%.

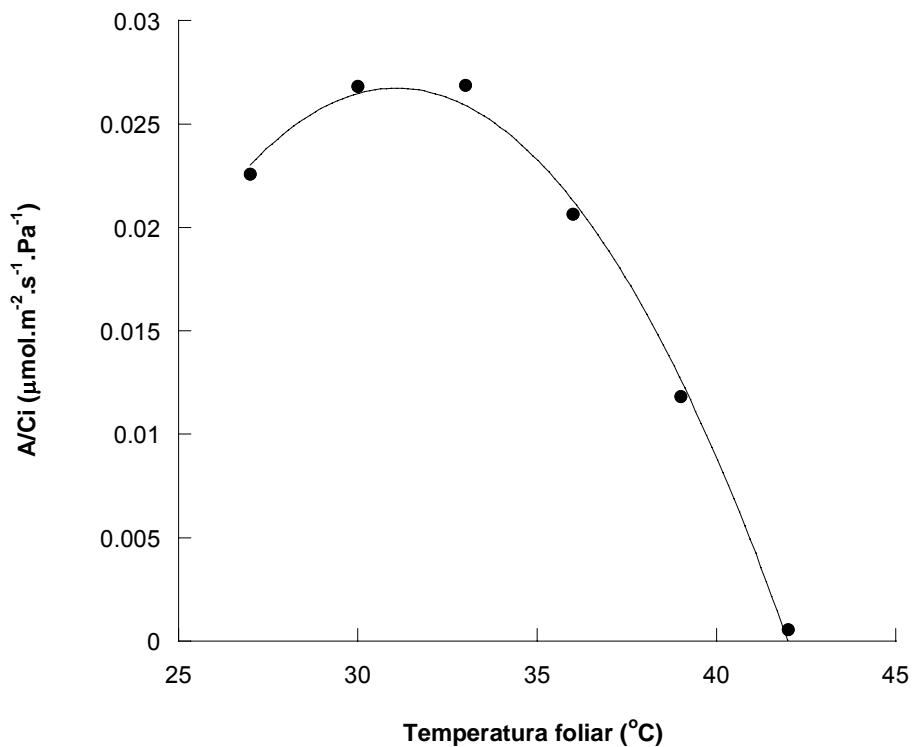


Figura 17 - Eficiência de carboxilação (A/C_i) média em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar})

Correlacionando os valores de A_{\max} em função da A/C_i na T_{foliar} ótima de cada planta conforme Figura 18, encontra-se que o aumento da taxa fotossintética está relacionado a aumentos na eficiência de carboxilação (A/C_i), ($r^2 = 0,46$).

Retirando apenas o valor relativo a espécie *Tachigali cf. myrmecophila* que é considerado pelo programa estatístico SAS um dado fora do padrão, o r^2 aumenta para 0,84, indicando que a eficiência de carboxilação tem importante papel na determinação dos valores de fotossíntese máxima.

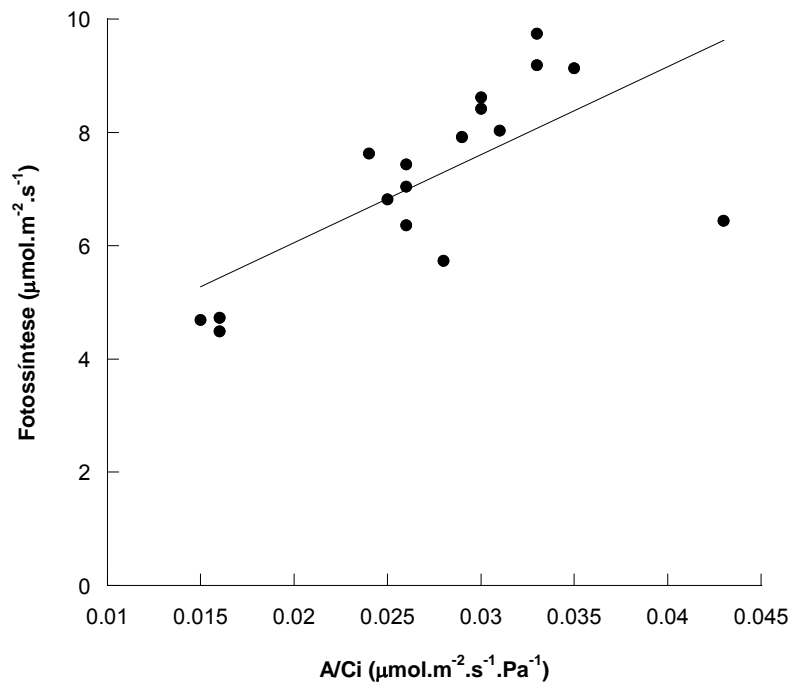


Figura 18 - Fotossíntese máxima (A_{\max}) em função da eficiência de carboxilação (A/C_i)

Na Figura 19, observa-se a distribuição dos valores médios de A_{\max} em função dos valores da A/C_i médios para cada temperatura estudada, indicando que maiores valores de A_{\max} estão relacionados com aumentos da A/C_i , e que pode ocorrer uma tendência em que maiores valores de T_{foliar} , estão relacionados a menores taxas da A/C_i . Aos 39 e 42 °C observa-se os menores valores de A/C_i , contribuindo com uma redução de 62,5% e 93,7% em A_{\max} , respectivamente. Houve uma forte correlação entre os valores médios de A_{\max} e A/C_i ($r^2 = 0,97$) e esta correlação pode ser descrita pela seguinte equação:

$$A_{\max} = 244,9 (A/Ci) + 0,084 \quad (14)$$

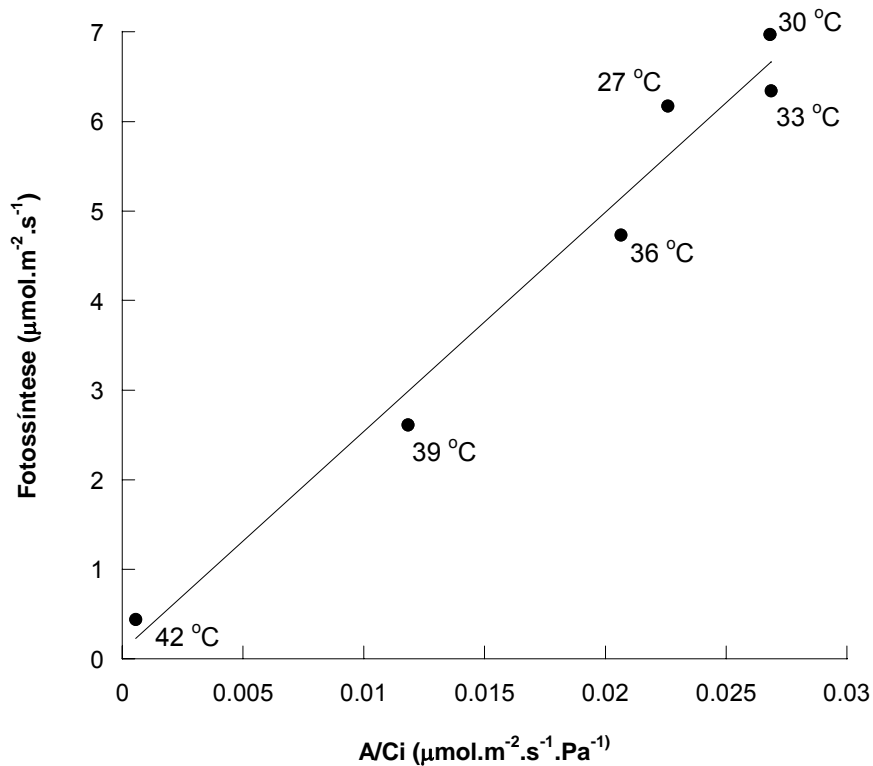


Figura 19 - Fotossíntese máxima média (A_{\max}) em função da eficiência de carboxilação média (A/Ci) em cada temperatura estudada

A relação encontrada entre a concentração interna de CO_2 na câmara subestomática (Ci) e a T_{foliar} foi inversa, observando-se que progressivos aumentos de T_{foliar} proporcionaram decréscimos em Ci (Figura 20). O valor de Ci é reduzido em 19,6% aos 36 °C, 26,1% aos 39 °C e 32,6% aos 42 °C. A relação de Ci com T_{foliar} ($r^2 = 1$) pode ser descrita pela equação:

$$Ci = -6,194 (T_{\text{foliar}}) + 452,1 \quad (15)$$

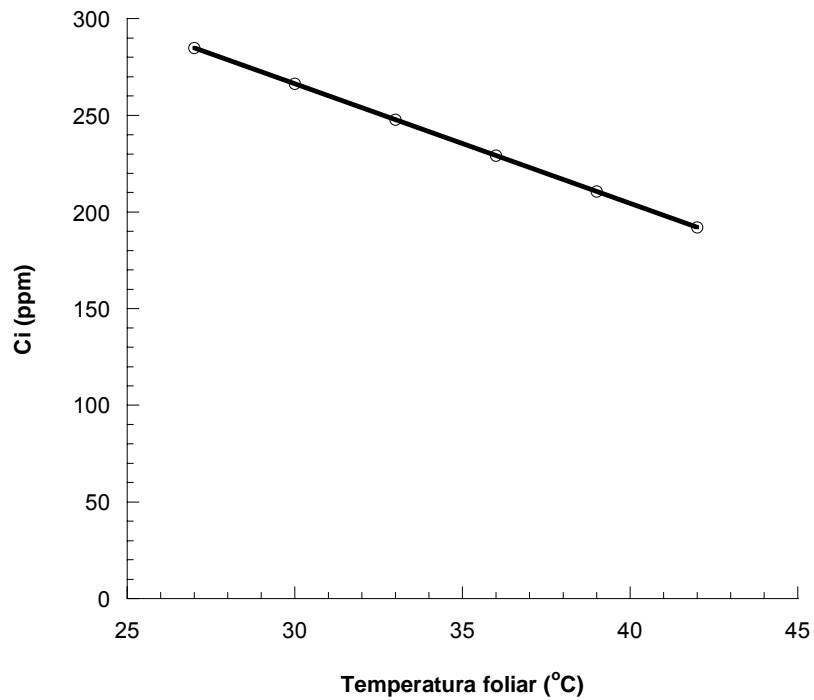


Figura 20 - Concentração interna de CO₂ (C_i) média em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar})

Correlacionando os valores médios de A_{\max} com os valores médios de C_i para cada temperatura estudada, observa-se na Figura 21, que aos 27 °C C_i tem o maior valor, no entanto, esta maior quantidade de C_i não foi convertida na mais alta taxa de A_{\max} , sendo que, o maior valor de A_{\max} foi encontrado para a temperatura de 30 °C, e a partir desta temperatura tanto C_i quanto A_{\max} apresentaram decréscimos em suas taxas.

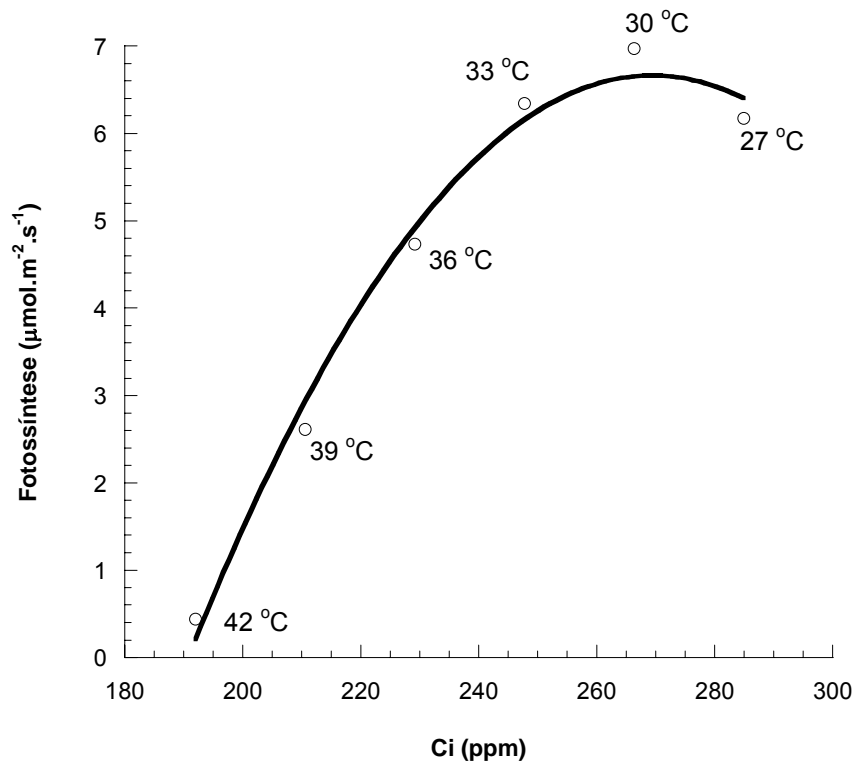


Figura 21 - Fotossíntese máxima média (A_{max}) em função da concentração interna de CO_2 (C_i) média

A condutância estomática é um fator que também pode controlar a assimilação de CO_2 pelas folhas e com isso, afetar a taxa fotossintética das plantas. Na Tabela 7, observa-se a condutância estomática (g_s) para cada indivíduo em sua T_{ot} , sendo, o maior e o menor valor de $0,456 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $0,055 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com A_{max} de $9,74 \text{ μmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $5,73 \text{ μmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente. Não foram verificadas relações quando avaliou-se g_s em função de T_{ot} das plantas estudadas, sendo $r^2 = 0,004$.

Tabela 7- Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), condutância estomática (gs) e fotossíntese máxima (A_{max})

Espécie	T_{ot}	gs	A_{max}
<i>Bellucia dichotoma</i>	28,7	0,456	9,74
<i>Bertholletia excelsa</i>	32,6	0,088	9,14
<i>Crysophilum sp.</i>	27,7	0,077	8,03
<i>Iryantera sagotiana</i>	30,3	0,250	9,19
<i>Licania micheli carobe</i>	29,6	0,079	4,69
<i>Memora flavida</i>	29,3	0,066	7,92
<i>Miratinga perebea molis</i>	29,8	0,088	7,43
Não identificada (a)	30,9	0,107	4,49
Não identificada (b)	27,8	0,106	4,72
Não identificada (c)	29,4	0,346	6,36
<i>Ocotea sp.</i>	32,1	0,177	7,04
<i>Ocotea sp.(a)</i>	32,4	0,090	8,62
<i>Protium sp.</i>	29,8	0,081	6,82
<i>Tachigali cf. mimercophyla</i>	31,1	0,265	6,44
<i>Tachigali mimercophyla</i> Ducke	30,8	0,142	8,41
<i>Vochysia guianensis</i> Aubl	27,8	0,080	7,62
<i>Vochysia sp.</i>	26,6	0,055	5,73

No intervalo de temperatura estudado, (Figura 22) verifica-se que há uma queda dos valores de gs, exceto para *Iryantera sagotiana* que apresentou aumento da gs ao longo das temperaturas estudadas. Para a espécie *Vochysia guianensis* Aubl., a gs manteve-se aproximadamente estável nas diferentes temperaturas, com uma amplitude de apenas $0,022 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. A maior taxa de diminuição da gs foi observada para a espécie *Não identificada (c)* com uma amplitude de $0,220 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, no entanto, as espécies *Crysophilum sp.*, *Licania micheli carobe*, *Memora flavida*, *Não identificada (b)* e *Tachigali mymercophyla* Ducke, tiveram gs próxima de zero, reduzindo a condutância estomática em quase 100% aos 42 °C.

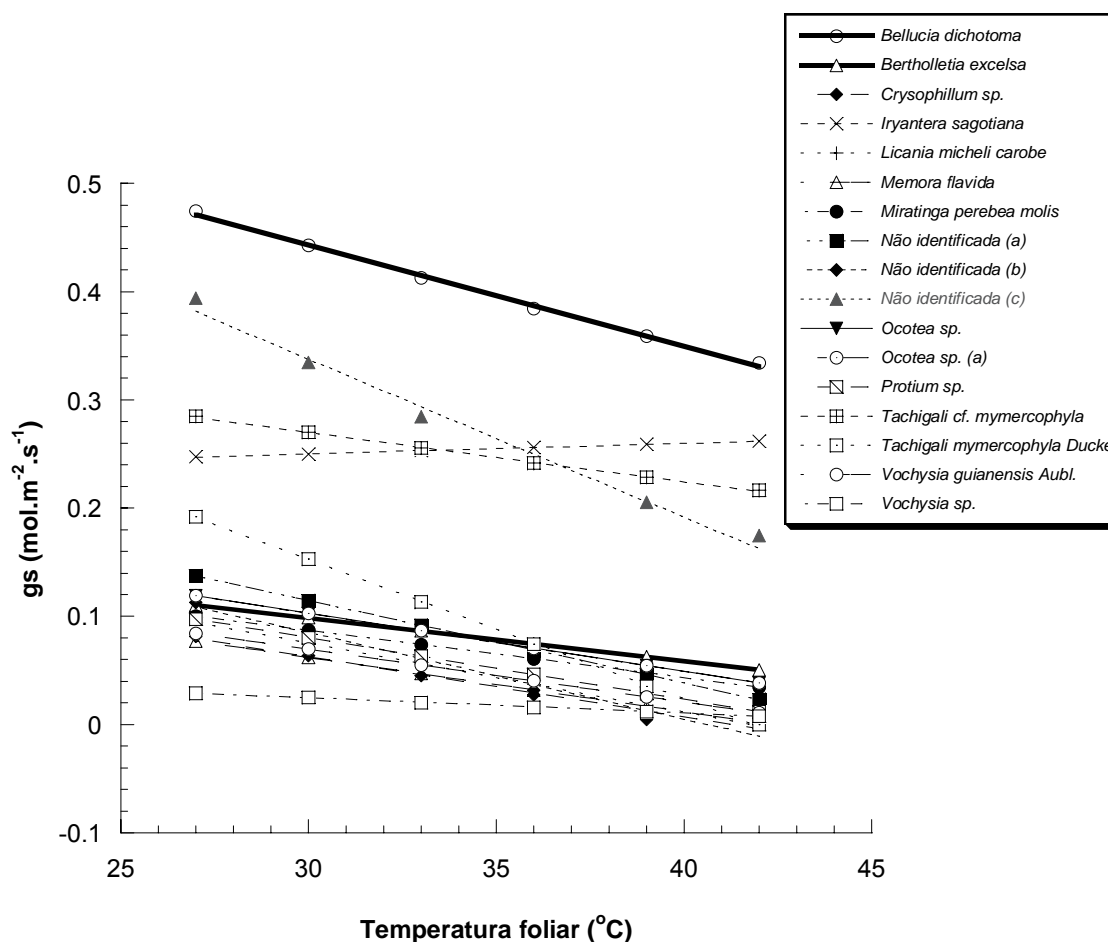


Figura 22 - Condutância estomática (gs) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar})

Observando os dados da distribuição dos valores de gs entre as diferentes temperaturas (Figura 23), verifica-se que há diferença entre os mesmos ($P < 0,001$), o valor médio da gs para 27 °C foi de $0,103 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com desvio padrão de $0,039 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, a 30 °C gs foi de $0,093 \pm 0,042 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, em 33 °C gs foi de $0,074 \pm 0,037 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, na temperatura de 36 °C gs foi de $0,056 \pm 0,034 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, em 39 °C gs foi de $0,044 \pm 0,034 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e aos 42 °C gs foi de $0,026 \pm 0,036 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. A diferença de 6 °C na T_{foliar} dentro do intervalo de temperatura estudado, pode ocasionar uma redução significativa na gs, as perdas relativas a gs foram aproximadamente 45,6%, 57,6% e 74,3% aos 36, 39 e 42 °C, respectivamente.

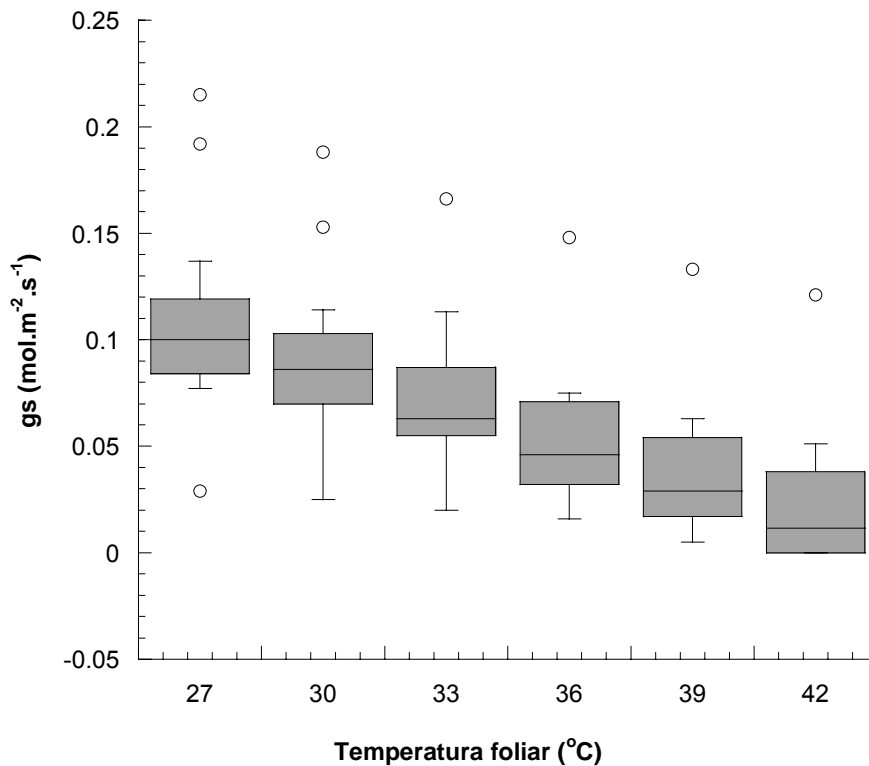


Figura 23 - Distribuição dos valores de condutância estomática (gs) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas

As espécies *Bellucia dichotoma*, *Iryantera sagotiana*, *Não identificada (c)* e *Tachigali cf. mymercophyla*, foram analisadas separadamente, pois formam um grupo distinto como pode ser observado na Figura 22. As espécies acima citadas diferem das demais ($P > 0,001$), sendo a gs dentro do intervalo de temperatura estudado sempre superior a $0,2 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, sendo portanto, menos afetadas com o aumento da temperatura foliar.

A Figura 24 apresenta os valores médios da condutância estomática (gs) em cada temperatura estudada. Verifica-se que o aumento da temperatura ocasiona diminuição de gs. A média da gs nas temperaturas ótimas de cada planta foi de $0,150 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com desvio padrão de $0,114 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Para a comunidade, gs na

temperatura modelada é de $0,154 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, sendo descrita através da seguinte equação ($r^2 = 0,99$):

$$g_s = -0,006 (T_{\text{foliar}}) + 0,332 \quad (16)$$

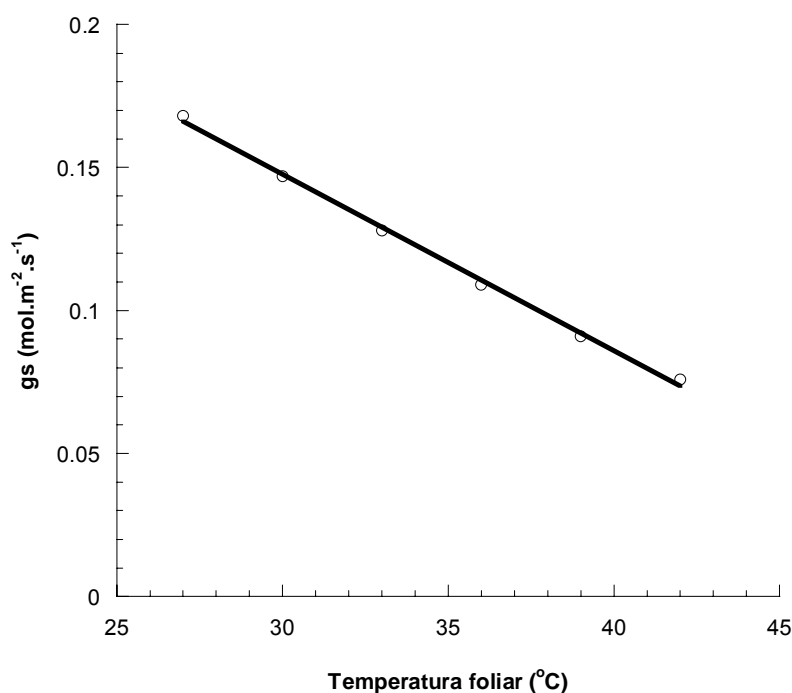


Figura 24 - Distribuição dos valores médios de condutância estomática (g_s) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas

2.3.4 Respiração

Além de todos os fatores da fotossíntese que são afetados pelo aumento gradual da T_{foliar} , a respiração é um fator que também pode diminuir a assimilação de CO_2 pelas folhas e com isso, afetar a taxa fotossintética das plantas. Na Tabela 8, observa-se a respiração para cada indivíduo em sua T_{ot} , sendo o maior e o menor valor de $2,50 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $0,09 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente.

Tabela 8- Dados de trocas gasosas para cada indivíduo (Espécie), temperatura ótima em graus Celsius - °C (T_{ot}), respiração foliar (Rd) e fotossíntese máxima (A_{max})

Espécie	T_{ot}	Rd	A_{max}
<i>Bellucia dichotoma</i>	28,7	0,19	9,74
<i>Bertholletia excelsa</i>	32,6	1,64	9,14
<i>Crysohillum sp.</i>	27,7	1,35	8,03
<i>Iryantera sagotiana</i>	30,3	1,23	9,19
<i>Licania micheli carobe</i>	29,6	0,94	4,69
<i>Memora flavida</i>	29,3	0,49	7,92
<i>Miratinga perebea molis</i>	29,8	2,50	7,43
Não identificada (a)	30,9	1,07	4,49
Não identificada (b)	27,8	0,54	4,72
Não identificada (c)	29,4	1,26	6,36
<i>Ocotea sp.</i>	32,1	0,71	7,04
<i>Ocotea sp.(a)</i>	32,4	0,46	8,62
<i>Protium sp.</i>	29,8	0,96	6,82
<i>Tachigali cf. mimercophyla</i>	31,1	1,08	6,44
<i>Tachigali mimercophyla Ducke</i>	30,8	0,48	8,41
<i>Vochysia guianensis Aubl</i>	27,8	1,19	7,62
<i>Vochysia sp.</i>	26,6	0,09	5,73

A respiração foliar (Rd) como resposta individual em função da variação da temperatura (Figura 25), apresentou aumento para as espécies *Bellucia dichotoma*, *Bertholletia excelsa*, *Crysohillum sp.*, *Licania micheli carobe*, *Memora flavida*, *Não identificada (b)*, *Não identificada (c)*, *Ocotea sp.*, *Ocotea sp. (a)*, *Protium sp.*, *Tachigali cf. mymercophyla*, *Tachigali mymercophyla Ducke*, *Vochysia guianensis Aubl.* e *Vochysia sp.* No entanto, as espécies *Iryantera sagotiana*, *Miratinga perebea molis* e *Não identificada (a)* apresentaram taxa respiratória constante nas temperaturas estudadas.

Ainda na Figura 25, os maiores valores de Rd em função da temperatura a partir dos 33 °C foram verificados para as espécies *Bertholletia excelsa*, *Crysohillum sp.*, *Miratinga perebea molis* e *Vochysia guianensis Aubl.*, sendo estes acima de 1,5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Dentro do intervalo de temperatura estudado, as espécies *Bellucia dichotoma*, *Tachigali cf. mymercophyla* e *Vochysia sp.* tiveram um aumento no processo respiratório de 80, 82 e 92%, respectivamente. Já as espécies que tiveram os menores

aumentos no processo metabólico respiratório foram *Licania micheli carobe*, *Crysophillum sp.* e *Ocotea sp.* (a), com 23, 30 e 33%, respectivamente.

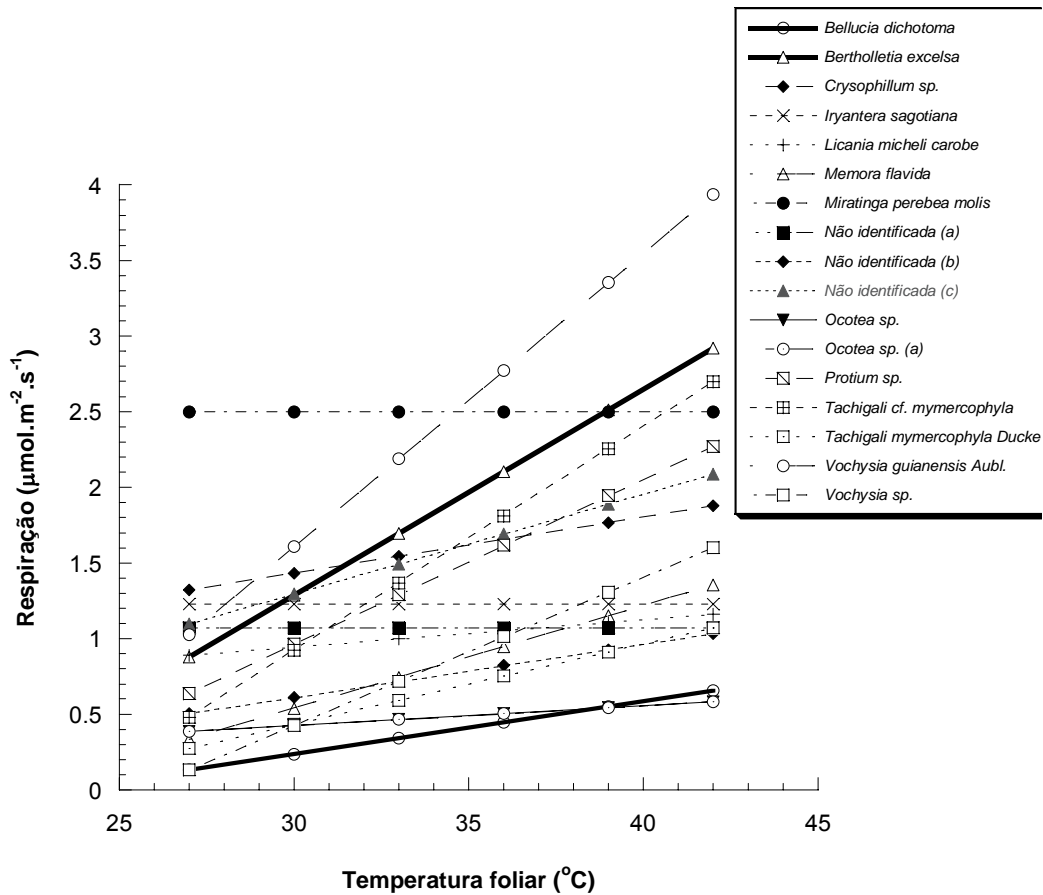


Figura 25 - Respiração foliar (R_d) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{foliar})

Para a análise dos dados da distribuição de R_d entre as temperaturas estudadas, fez-se necessário a transformação dos dados para logaritmo neperiano (Log_{10}), pois os mesmos não apresentavam distribuição normal. Na Figura 26, observa-se os dados da distribuição dos valores de R_d entre as diferentes temperaturas, verifica-se que não há diferença entre os mesmos ($P < 0,064$), o valor médio de R_d para 27°C foi de $0,89 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com desvio padrão de $0,75 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, a 30°C R_d foi de $1,04 \pm 0,64 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, em 33°C R_d foi de $1,18 \pm 0,61 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, na temperatura de 36°C R_d

foi de $1,32 \pm 0,67 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, em $39 \text{ }^\circ\text{C}$ Rd foi de $1,47 \pm 0,81 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e em $42 \text{ }^\circ\text{C}$ Rd foi de $1,61 \pm 0,99 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

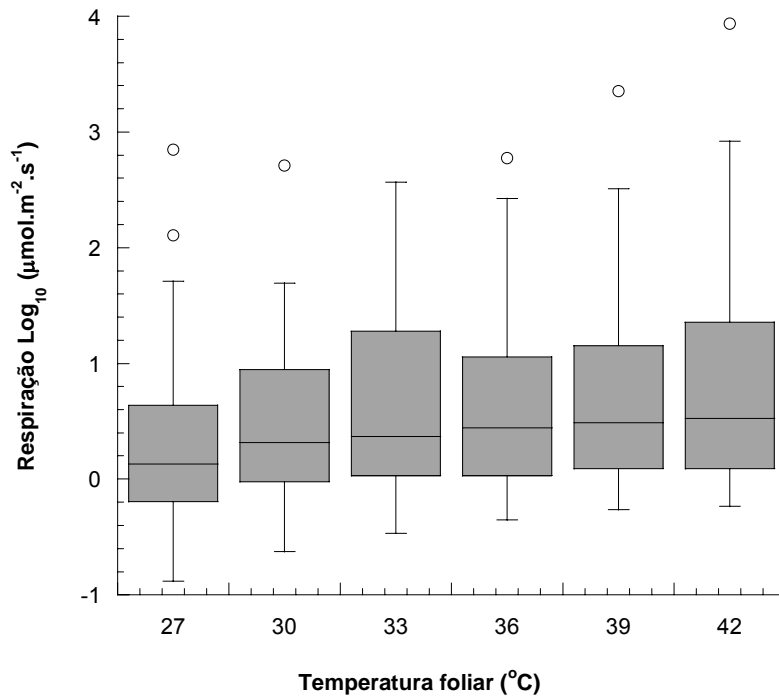


Figura 26 - Distribuição dos valores de respiração foliar (Rd) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas

A Figura 27 apresenta os valores médios de respiração, em cada temperatura estudada. A taxa respiratória na T_{ot} modelada é de $0,99 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, enquanto aos $36 \text{ }^\circ\text{C}$ é de $1,29 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, aos $39 \text{ }^\circ\text{C}$ é de $1,43 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e aos $42 \text{ }^\circ\text{C}$ é de $1,57 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, representando um aumento na taxa respiratória de 30%, 45% e 59%, respectivamente, e uma perda de 15,6%, 17,3% e 19,0% na taxa assimilatória líquida nas temperaturas de 36, 39 e $42 \text{ }^\circ\text{C}$, respectivamente quando comparado à modelada. No entanto, quando analisa-se as perdas na taxa assimilatória líquida no dado momento com o aumento da temperatura, observa-se que nas temperaturas de 36, 39 e $42 \text{ }^\circ\text{C}$, ocorre uma diminuição de 20%, 32% e 82%, respectivamente. A resposta de Rd em função da temperatura foliar pode ser descrita pela equação ($r^2 = 1$):

$$R_d = 0,047 (T_{\text{foliar}}) - 0,401 \quad (17)$$

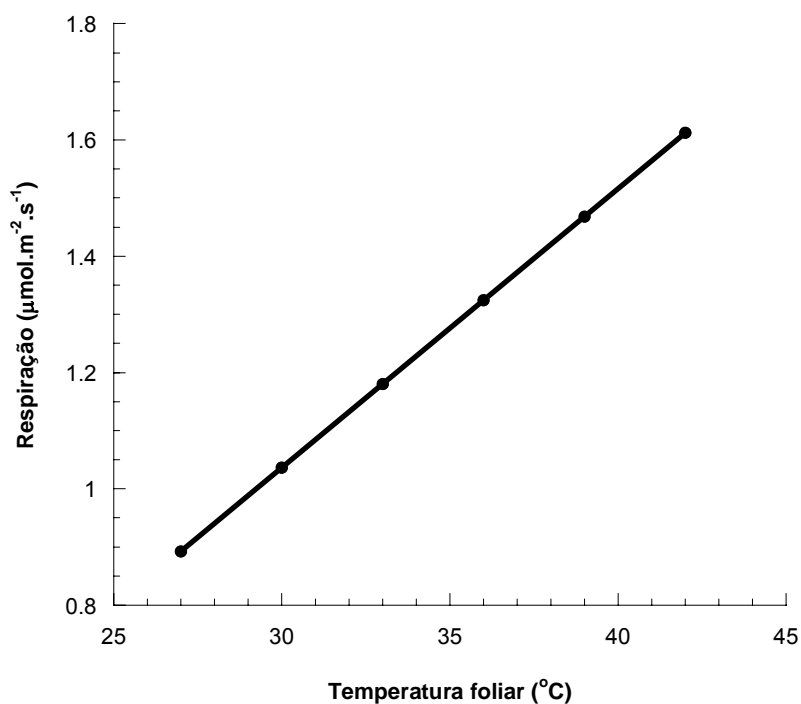


Figura 27 - Distribuição dos valores médios de respiração foliar (R_d) nas diferentes temperaturas foliares trabalhadas

2.3.5 Ciclo diurno

As avaliações do ciclo diurno foram realizadas entre os horários de 10:00 e 17:00 horas.

2.3.5.1 Caracterização micrometeorológica do ciclo diurno

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) média durante as medidas do ciclo diurno foi de $633,50 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com valores mínimos e máximos de 1,49 e $1736,59 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ às 18:00 e 10:00 horas, respectivamente (Figura 28). Entre 8:00 e 11:00 horas podem ser observados os maiores valores com RFA acima de $1100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$,

sendo o ponto de máxima da RFA às 11:00 horas. Os valores da RFA entre 600 e 900 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, foram quantificados nos horários de 7:00 horas e entre 12:00 e 13:00 horas, no entanto, valores da RFA inferiores a 600 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, foram observados às 6:00 horas e a partir de 14:00 horas.

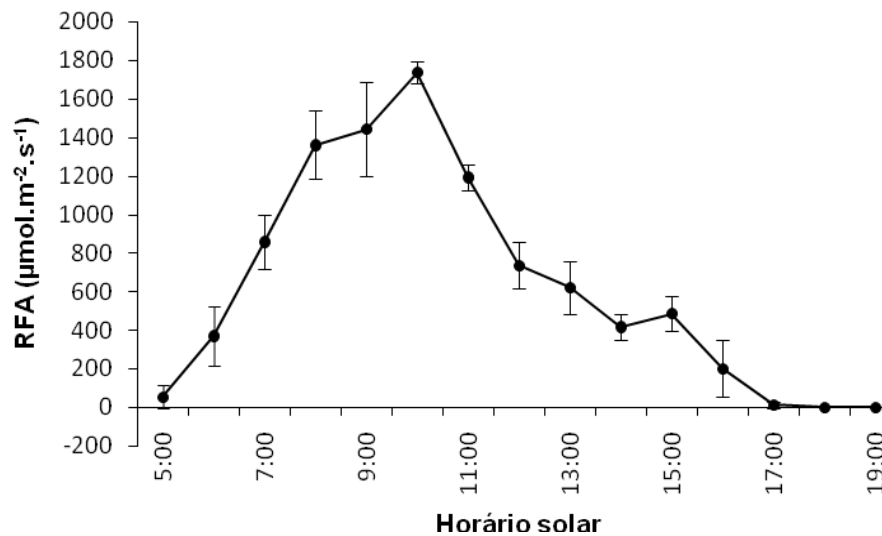


Figura 28 - Distribuição diurna da radiação fotossinteticamente ativa (RFA) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local

A temperatura média encontrada durante o dia de coleta em que foram determinadas as respostas fisiológicas das plantas à variação do ciclo diurno foi de 27,2 °C. A menor temperatura foi de 24 °C, às 5:00 horas e a mais alta temperatura foi de 29,3 °C às 13:00 horas (Figura 29).

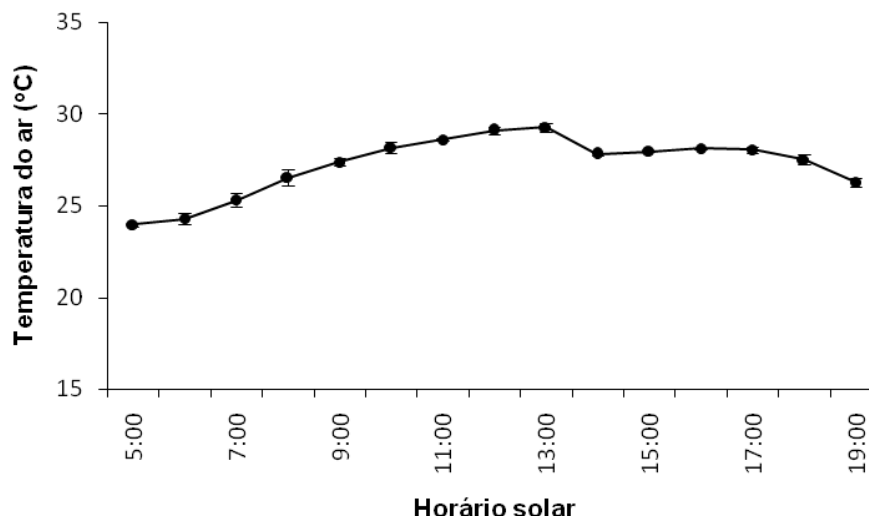


Figura 29 - Distribuição diurna da temperatura do ar ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local

A Figura 30 apresenta a umidade relativa do ar e o déficit de pressão de vapor do ar. A umidade relativa do ar (UR) manteve-se acima de 80% entre os horários de 5:00 às 7:00 horas e após as 19:00 horas, os menores valores da UR observados foram entre 10:00 e 13:00 horas, sendo a UR entre 65% e 69%. A UR média foi de $76,6 \pm 9,0\%$, com valores mínimos e máximos de 66,0% e 95,8% às 13:00 e 05:00 horas, respectivamente.

O déficit de pressão de vapor do ar (DPV) manteve-se abaixo de 1 kPa entre os horários de 5:00 às 9:00 horas e de 14:00 às 19:00 horas, os maiores valores de DPV foram observados entre 10:00 e 13:00 horas, sendo o DPV entre 1,16 e 1,38 kPa. O DPV médio para o período foi de $0,87 \pm 0,38$ kPa, com valores mínimos e máximos de 0,12 kPa e 1,38 kPa às 5:00 e 13:00 horas, respectivamente (Figura 30). Durante todo o dia de coleta de dados do ciclo diurno, não ocorreu precipitação.

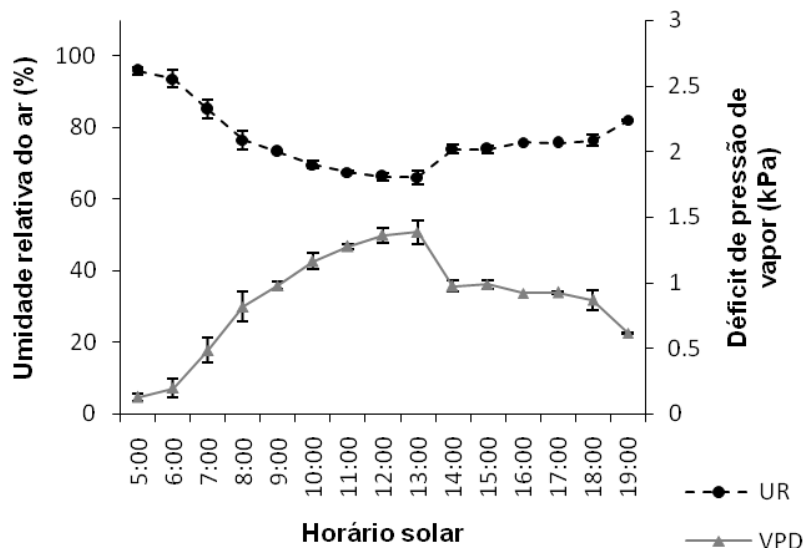


Figura 30 - Distribuição média da umidade relativa do ar (UR) e do déficit de pressão de vapor do ar (DPV) de acordo com o horário local

2.3.5.2 Avaliações fisiológicas do ciclo diurno

Analisando os valores médios da fotossíntese (A) ao longo dos horários do ciclo diurno (Figura 31), verifica-se que há diferença entre os mesmos ($P < 0,001$), o valor médio de A para o horário entre 10 e 11 horas foi de $5,86 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ com desvio padrão de $1,72 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, às 12 horas A foi de $5,25 \pm 1,65 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, entre 13 e 15 horas A foi de $5,13 \pm 1,71 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, às 15 horas A foi de $3,92 \pm 1,57 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ e entre 16 e 17 horas A foi de $1,23 \pm 1,53$, formando assim, dois grupos distintos no qual os horários (10 às 11; 12; 13 às 14 e 15) são semelhantes entre si e o horário entre (16 às 17) forma outro grupo isolado. Ocorrendo assim, uma tendência de diminuição progressiva da fotossíntese a partir das 11 horas, acentuando-se às 16 horas.

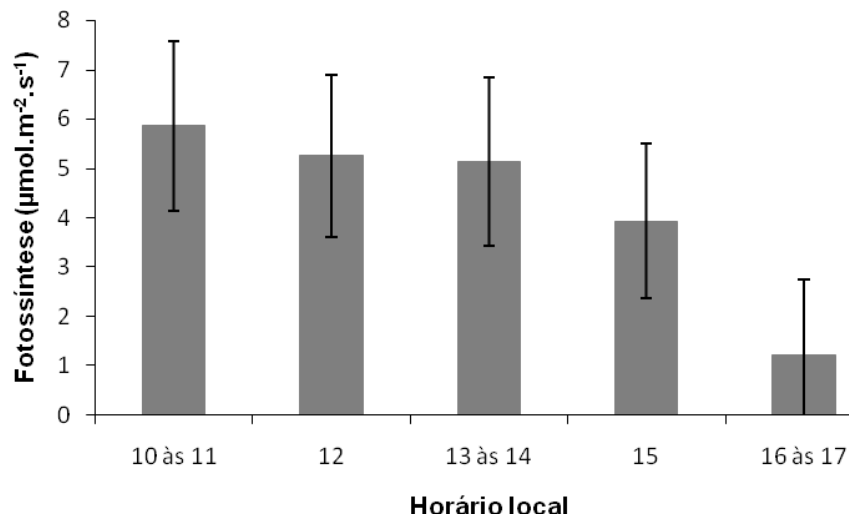


Figura 31 - Distribuição dos valores de fotossíntese (A_{max}) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local

Observando os dados da distribuição dos valores da g_s ao longo dos horários do ciclo diurno (Figura 32), verifica-se que há diferença entre os mesmos ($P < 0,001$), o valor médio da g_s para o horário entre 10 e 11 horas foi de $0,125 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ com desvio padrão de $0,066 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, às 12 horas g_s foi de $0,095 \pm 0,051 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, entre 13 e 15 horas g_s foi de $0,090 \pm 0,50 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, às 15 horas g_s foi de $0,041 \pm 0,023 \text{ mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e entre 16 e 17 horas g_s foi de $0,017 \pm 0,009$, formando assim, dois grupos distintos no qual os horários (10 às 11; 12 e 13 às 14) são semelhantes entre si e os horários de (15 e 16 às 17) formam outro grupo isolado.

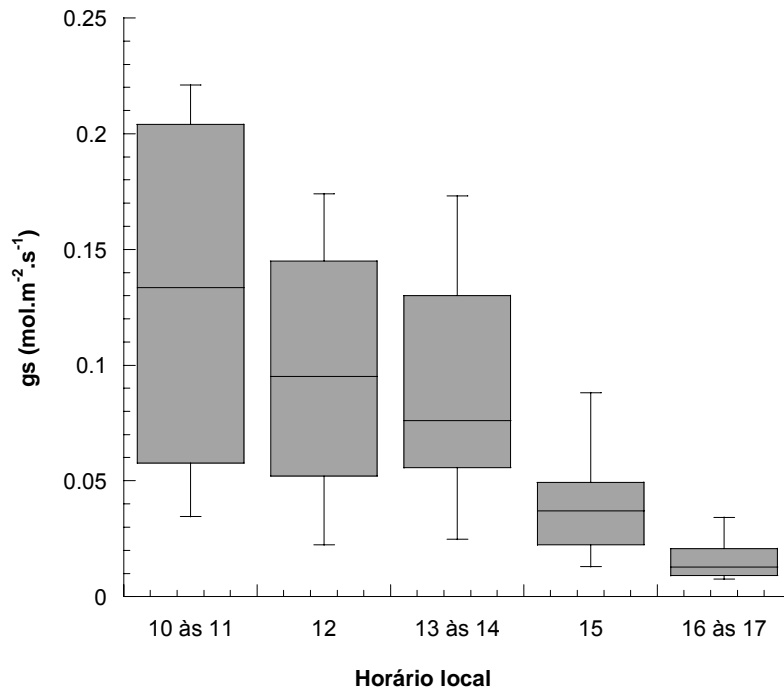


Figura 32 - Distribuição dos valores de condutância estomática (gs) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local

Na Figura 33, observa-se os valores médios de transpiração foliar (E) e déficit de pressão de vapor da folha (DPVf) ao longo do ciclo diurno. A transpiração foliar é decrescente, sendo reduzida em 42% e 72% às 15 horas e a partir das 16 horas, respectivamente. O DPVf aumenta até às 15 horas e a partir desta, começa a diminuir. O aumento de 0,34 kPa em DPVf diminui em 64% a transpiração devido ao possível fechamento estomático.

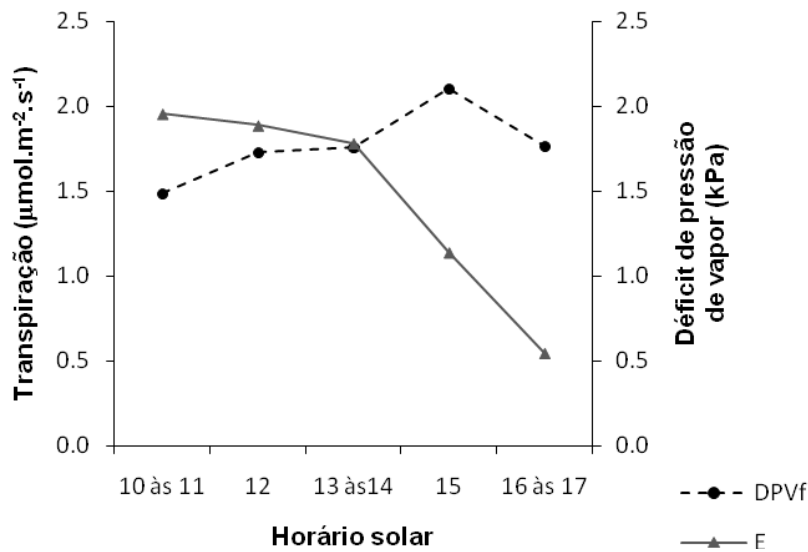


Figura 33 - Transpiração foliar (E) e déficit de pressão de vapor da folha (DPVf) ao longo do ciclo diurno de acordo com o horário local

2.4 Discussão

2.4.1 Fatores ambientais e temperatura foliar

A influência das condições micro-meteorológicas sobre a temperatura foliar (T_{foliar}) são bem abordadas na literatura (RASCHKE, 1960; GATES, 1964; NIINEMET et al., 1996; TARNOPOLSKY; SEGNER, 1999; TRIBUZY, 2005) e geralmente observa-se os valores da T_{foliar} superiores a temperatura do ar (T_{ar}) nos horários com luz do dia.

Segundo Niinemet et al. (1996), isso ocorre pela baixa capacidade da folha de dissipar energia na forma de calor por condução, o que pode ocasionar o fechamento estomático e o progressivo aumento nas diferenças entre T_{foliar} e T_{ar} . Tarnopolsky e Seginer (1999), afirmam que essas diferenças podem chegar a 20 °C em folhas expostas diretamente ao sol, podendo-se inferir que a transpiração não está sendo capaz de dissipar a energia da folha.

Tribuzy (2005), trabalhando com espécies florestais na região de Manaus, verificou grandes diferenças entre T_{foliar} e T_{ar} , associados a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a umidade do ar (UR). Em seu trabalho, aumentos na RFA e diminuição

da UR poderiam causar variações elevadas entre T_{foliar} e T_{ar} . Para este autor, as folhas apresentam em média valores de T_{foliar} 6 °C acima da T_{ar} .

Neste trabalho, os valores médios encontrados para a temperatura do ar durante o estudo (Figura 9) para os períodos considerados como diurno e noturno, estão de acordo com o padrão da série histórica da região e próximos aos descritos por Tribuzy (2005), indicando que as temperaturas foliares poderiam ter valores próximos nos dois trabalhos.

A umidade relativa do ar (Figura 10) encontrada foi de $61,7 \pm 10,6\%$ para o período diurno e $69,7 \pm 5,04\%$ para o período noturno, valores próximos ao descrito por Parrota, Francis e Almeida (1995). No entanto, a UR decresceu significativamente às 13:00 horas, chegando a 51%. Eamus (1999), descreve vários fatores que estão associados a diminuição da UR e que podem contribuir para o aumento de T_{foliar} , estudando espécies caducifólias, a ausência de chuva por períodos relativamente longos, pode levar a potenciais hídricos mais negativos, causando maior fechamento estomático com conseqüente decréscimo da transpiração e propiciando também, um maior aquecimento foliar.

Outro fator que contribui para o aumento da T_{foliar} é o déficit de pressão de vapor (DPV), que pode sofrer um aumento com a diminuição da UR, o DPV está relacionado com as respostas estomáticas, indicando que aumentos no DPV podem ocasionar reduções na abertura estomática, diminuição da transpiração e conseqüentemente um aumento da T_{foliar} .

O déficit de pressão de vapor (DPV) médio (Figura 10) neste trabalho foi de $1,6 \pm 0,6$ kPa para o período diurno e de $1,1 \pm 0,25$ para o período noturno, valores estes, superiores ao descrito por Rocha et al. (2004), em que mostram que o DPV médio na região, para o período seco, é de 0,2 kPa, podendo aumentar para 0,7 kPa no período chuvoso. Os maiores valores do DPV (Figura 10), estavam relacionados aos menores valores de UR, ocorrendo entre 12:00 e 15:00 horas, com valores do DPV em torno de 2,2 kPa quando a UR foi de aproximadamente 51,8%. Somente os horários entre 5:00 e 6:00 horas estavam dentro do intervalo descrito por Rocha et al. (2004) com DPV de 0,65 kPa e UR com valores aproximados aos descrito por Parrota, Francis e Almeida (1995).

Durante o desenvolvimento do trabalho, realizado nos meses de outubro e novembro, a precipitação foi de 0,254 mm, e de acordo com a série histórica, a época seca se estende geralmente pelos meses de agosto a novembro, com uma precipitação média em torno de 54,8 mm.mês⁻¹. Isto pode ter diminuído a quantidade de água no ar, causando maiores DPV e por conseguinte, podendo ocasionar um maior aquecimento na temperatura da planta (EAMUS, 1999)

Torna-se importante lembrar, que a diversidade é muito grande em um dossel florestal na floresta Amazônica, e que, cada indivíduo, provavelmente possui um mecanismo próprio para responder as altas temperaturas das folhas, no entanto, estudos mais detalhados sobre as estruturas morfológicas, e processos fisiológicos envolvidos na absorção e dissipação de energia são necessários para uma melhor compreensão sobre os mecanismos utilizados pelas plantas.

2.4.2 Respostas fisiológicas nos grupos ecológicos

Classificando as espécies analisadas em grupos ecológicos (Tabela 2), não foram evidenciadas diferenças estatísticas quando avaliou-se fotossíntese (A_{max}), condutância estomática (gs) e respiração foliar (Rd), mesmo quando a temperatura foliar foi de 42 °C, no entanto, Domingues, Martinelli e Ehleringer (2007), trabalhando na Amazônia com espécies que foram agrupadas de acordo com a forma de vida e com a distribuição do perfil vertical do dossel, sendo classificadas em: lianas da parte superior, árvores de dossel, árvores do médio dossel e árvores de sub-bosque, encontraram diferenças quando analisaram A_{max} , sendo as árvores de sub-bosque diferente dos grupos classificados como lianas da parte superior e árvores de dossel. Quando a Rd foi avaliada, foram verificadas diferenças entre os grupos lianas da parte superior e as árvores de sub-bosque.

2.4.3 Fotossíntese

Observando a distribuição dos valores de fotossíntese máxima (A_{max}) nas temperaturas estudadas (Figura 11), nota-se uma grande amplitude de valores, com média máxima de $6,98 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e mínima de $0,44 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, Tribuzy (2005), também encontrou grande variação tanto para folhas de sol, quanto para folhas de sombra, a taxa fotossintética encontrada por este autor estava entre $10,0$ e $-05,0 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, trabalhando com o mesmo padrão de variação da temperatura deste trabalho. Domingues, Martinelli e Ehleringer (2007), trabalhando com espécies que foram agrupadas de acordo com a distribuição do perfil vertical do dossel subdivididas em lianas da parte superior, árvores de dossel, árvores do médio dossel e árvores de sub-bosque, com temperatura constante de $30 \text{ }^{\circ}\text{C}$, também encontraram ampla variação nos valores de A_{max} sendo estes entre $10,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $4,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, quando os desvios são considerados, os valores estão entre $15,0 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e $2,8 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Tribuzy (2005) verificou uma redução em A_{max} na temperatura de $42 \text{ }^{\circ}\text{C}$ de 64% em folhas de sombra e de 37% em folhas de sol, no entanto, neste trabalho, a redução em A_{max} nas plantas estudadas sem a separação em folhas de sombra e sol à temperatura de $39 \text{ }^{\circ}\text{C}$ foi de 64% e aos $42 \text{ }^{\circ}\text{C}$ foi de 94% , indicando que a floresta da FLONA do Tapajós pode ser mais sensível com maiores perdas na assimilação de C se exposta a altas temperaturas.

A fotossíntese máxima (A_{max}) e a temperatura ótima (T_{ot}) entre as espécies estudadas de acordo com a Figura 12, apresentaram grande variabilidade de valores, com A_{max} assumindo valores de $3,49$ a $9,74 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e a T_{ot} entre $26,6$ e $32,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Tabela 3). A mesma variação de valores foi encontrada por Tribuzy (2005), trabalhando na floresta amazônica na região de Manaus, com 29 plantas, em que os valores observados de A_{max} estavam entre $3,2$ e $11,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e a T_{ot} entre $25,5$ e $36,8 \text{ }^{\circ}\text{C}$.

Medlyn, Loustau e Delzon (2002) e Medlyn et al. (2002), trabalhando com espécies florestais em zona temperada, também encontraram grandes variações de valores em A_{max} e T_{ot} .

A grande amplitude dos valores de fotossíntese e temperaturas ótimas encontradas, podem estar relacionadas com a diversidade do dossel florestal, no qual a estrutura do dossel causa amplos gradientes nos parâmetros ambientais como níveis de luz, vento, temperatura e umidade relativa (DOMINGUES, 2005; DOMINGUES et al., 2007). Em plantas da mesma espécie, ou até mesmo em apenas um indivíduo, são observadas variações morfológicas, anatômicas e fisiológicas causadas por variabilidade ambiental, espacial e temporal, o que explica em parte a grande variação de temperatura ótima foliar entre os indivíduos observados (MOSSEAU, 1999; WILSON et al., 1999).

A temperatura ótima (T_{ot}) média encontrada para as plantas estudadas foi de $29,8 \pm 1,7$ °C, valor próximo ao encontrado por Tribuzy (2005), em que a T_{ot} média foi de $31,1 \pm 2,6$ °C. Trabalhando com espécies de citros, Machado et al. (2005), encontraram que temperaturas das folhas entre 25 °C e 30 °C, corresponderam a taxa ótima para a fotossíntese e em temperaturas acima de 30 °C, as espécies apresentaram decréscimos na taxa fotossintética.

De maneira geral, a T_{foliar} acima de 30 °C, causou queda da taxa assimilatória nos indivíduos estudados, entretanto, para as espécies *Bertholletia excelsa*, *Ocotea sp.* e *Ocotea sp. (a)*, a taxa assimilatória líquida foi afetada somente a partir dos 33 °C .

As espécies com piores desempenhos, ou seja, redução de A_{max} superior a 50% quando comparadas as suas temperaturas ótimas, aos 36 °C foram a espécie *Não identificada (b)*, *Não identificada (c)* e *Vochysia sp.* e aos 39 °C *Bellucia dichotoma*, *Crysophilum sp.*, *Licania micheli carobe*, *Memora flavida*, *Miratinga perebea molis*, *Tachigali cf. mimercophyla*, *Tachigali mimercophyla* Ducke e *Vochysia guianensis* Aulb (a), esperando-se que com o aquecimento da atmosfera e conseqüentemente, da temperatura foliar, estas espécies poderão ser as primeiras a serem afetadas devido a limitações em uma ou mais etapas que compõem o processo assimilatório, sejam eles fotoquímicos e/ou bioquímicos. Enquanto, as espécies *Iryantera sagotiana* e *Ocotea sp. (a)*, apresentaram melhores desempenhos, ou seja, aos 42 °C as perdas na taxa assimilatória líquida foram de 48% e 50%, respectivamente. Segundo Tribuzy (2005), temperaturas foliares superiores a 36 °C, ocasionaram queda na taxa assimilatória para todas as plantas observadas em seu estudo.

Caso haja um aumento na temperatura, este estudo indica que as espécies que poderão ser mais aptas a sobreviverem são *Bertholletia excelsa*, *Iryantera sagotiana*, *Ocotea sp.* e *Ocotea sp. (a)*.

De acordo com a Figura 14, que representa a fotossíntese em função da temperatura foliar e utilizando o modelo descrito na eq. (10), verifica-se que a fotossíntese máxima (A_{max}) diminuiu pelo menos a metade a partir de 39 °C, e aos 42 °C o rendimento foi de apenas 23,1%, indicando que a temperatura afetou um dos estágios do processo fotossintético. Na literatura, são conhecidamente descritos resultados mostrando a fotossíntese sendo afetada pelo aumento da temperatura, alterando o processo bioquímico, podendo causar danos no aparato fotoquímico, desestruturando enzimas envolvidas na fixação e redução e/ou, diminuindo a difusão de CO₂ ao nível do mesofilo foliar e/ou promovendo o aumento da resistência ao nível dos estômatos (HIKOSAKA, 1997; BERNACCHI et al., 2001; MEDLYN; LOUSTAU; DELZON, 2002; MEDLYN et al., 2002; PONS; WELSCHEN, 2003).

No entanto, apenas a temperatura foliar não pode por si só, explicar a diminuição na assimilação. Podendo a taxa fotossintética ser limitada por fatores fotoquímicos, bioquímicos, de condutância estomática e do mesofilo foliar (WULLSCHLEGER, 1993; MEDLYN et al., 1999; NIINEMETS et al., 1999; LONG; BERNACCHI, 2003). Torna-se assim necessária, a análise separada destes fatores para uma melhor compreensão dos efeitos do aumento da temperatura foliar sobre a fotossíntese.

A capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e a velocidade de carboxilação (V_{cmax}) foram afetadas pelo aumento da temperatura. Entretanto, os valores de T_{ot} ou pontos de máxima de J_{max} e V_{cmax} nas eq. (10) e eq. (11), foram maiores que o verificado para fotossíntese, indicando que o transporte de elétrons e a carboxilação não foram os processos que inicialmente ocasionaram decréscimos na fotossíntese para a comunidade, sendo o mesmo encontrado por Tribuzy (2005) e Medlyn et al. (2002), sugerindo que outros fatores podem estar primeiramente relacionados à queda da taxa assimilatória líquida com aumentos na temperatura.

A partir deste ponto de máxima indicado na Figura 15 e Figura 16, o transporte de elétrons e a velocidade de carboxilação começam a diminuir, afetando a fotossíntese máxima. Scharder et al. (2004), afirmam que a diminuição de J_{max} em temperaturas

mais altas, pode estar relacionada a uma maior fluidez da membrana, desestruturando o fotossistema II e conseqüentemente menor absorção e melhor dissipação de energia luminosa. Bernarcchi et al. (2001), observaram aumento progressivo para V_{cmax} até a temperatura de 40 °C. Comparando-se a convexidade entre J_{max} e V_{cmax} , observa-se que V_{cmax} obteve uma menor convexidade, o que pode indicar que o processo de carboxilação foi menos afetado pela temperatura.

Avaliando a razão $J_{max}:V_{cmax}$ na Tabela 5, observa-se que com o aumento da temperatura, houve um aumento nesta relação, indicando que em temperaturas mais elevadas, há uma maior necessidade de energia para que a mesma quantidade de CO_2 seja fixado. Segundo Scharder et al. (2004), a energia produzida e não utilizada pode estar sendo desviada para outro processo como a fotorrespiração. Aumentos na temperatura foliar podem causar diminuição da eficiência de carboxilação. No entanto, Husic et al. (2002) e Scharder et al. (2004) afirmam que o aumento da temperatura pode levar a planta a criar mecanismos de desativação da atividade da ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), evitando a atividade oxigenase e o aumento de composto tóxico da fotorrespiração.

A Rubisco, enzima chave na fotossíntese, é a proteína mais abundante no planeta e representa até 40% do total das proteínas solúveis na maioria das folhas, sua eficiência de carboxilação pode ser determinada pela análise da curva de respostas de assimilação de CO_2 (A) em função da variação de sua concentração interna na folha (C_i). À medida que a assimilação de CO_2 aproxima-se de valores nulos, este gás torna-se o principal fator limitante do processo. A inclinação inicial da curva A/C_i representa a estimativa da eficiência de carboxilação da enzima rubisco (FARQUHAR; SHARKEY, 1982).

Berry e Bjorkman (1980), afirmam que a limitação bioquímica pode estar relacionada a alta temperatura foliar, sendo resultado do aumento da atividade oxigenase da enzima Rubisco em detrimento da carboxilase.

O aumento na A/C_i ocasionou maiores valores na taxa fotossintética (Figura 18), das plantas estudadas. Esses resultados são concordantes com Farquhar e Sharkey (1982) e Lima (1998), de que a eficiência de carboxilação pode correlacionar-se positivamente com a capacidade produtiva das plantas. Aos 27 °C, A/C_i têm um

rendimento de aproximadamente 84% ainda não alcançando o ponto de máxima, e com o aumento da temperatura, aos 42 °C, o rendimento é de apenas 19,4% (Figura 17). Machado et al. (2005), sugerem que a queda em A/Ci é ocasionada por uma possível diminuição da atividade de enzimas fotossintéticas e aumento da fotorrespiração.

A partir de 30 °C, a concentração interna de CO₂ na câmara subestomática decresceu, reduzindo-se em aproximadamente 26% na temperatura de 36 °C e em 32% aos 42 °C, fato este, que pode estar relacionado com a diminuição da condutância estomática em altas temperaturas, aumentando a resistência à entrada de CO₂ e conseqüentemente ocasionado uma menor difusão de CO₂ para o mesofilo foliar. O que pode contribuir ainda, com a diminuição da eficiência de carboxilação e, por conseguinte, com a taxa fotossintética.

Apesar de J_{max}, V_{cmax} e A/Ci estarem contribuindo para a redução da fotossíntese em função do aumento da temperatura, outro fator que também está relacionado com a redução da assimilação é a condutância estomática (gs) (Figura 22 e Figura 23). Parte da diminuição da fotossíntese em altas temperaturas pode ser limitada pelo fechamento do estômato (MEDLYN et al., 2002).

A resposta da gs variou muito na temperatura ótima para as espécies (Tabela 7). No geral, observa-se no intervalo de temperatura estudado, uma diminuição dos valores de gs com o aumento da temperatura a partir de 27 °C, no entanto, Tribuzy (2005), encontrou que até os 36 °C algumas espécies podem apresentar aumentos dos valores da gs.

Para as temperaturas de 39 °C e 42 °C (Figura 22), observa-se que quatro espécies ainda mantiveram a condutância acima de 0,200 mol.m⁻².s⁻¹. A supressão da condutância estomática pode estar relacionada a fatores climáticos como temperatura, luz e déficit de pressão de vapor (PITMAN, 1996; PONS; WELSCHEN, 2003), além do baixo potencial hídrico das folhas (NEPSTAD et al., 2002).

O aumento na T_{foliar} pode causar aumentos no déficit de pressão de vapor entre os espaços intercelulares da folha e a atmosfera, ocasionando decréscimos na gs, fato este, que ocorre em muitas plantas, incluindo as das florestas tropicais (PONS; WELSCHEN, 2003). Trabalhando com *Eperua grandiflora*, Pons e Welschen (2003), afirmaram que a abertura estomática diminui com o aumento da T_{foliar} e isso pode

diminuir a fotossíntese, em termos gerais, a diminuição da assimilação líquida é favorecida entre 33 e 38 °C. No entanto, Lima (1998) afirma que para o aumento das taxas fotossintéticas é mais importante a capacidade de assimilação de carbono do que a abertura dos estômatos para a entrada de CO₂ na câmara subestomática.

São muitos os fatores que podem estar afetando a assimilação líquida de CO₂. Analisando o coeficiente angular da reta da condutância estomática e da respiração média em função da temperatura nas eq. (16) e eq. (17), observa-se que o maior coeficiente é o da eq. (17), ou seja, da respiração, indicando que até a temperatura ótima modelada, este processo afeta inicialmente os decréscimos na taxa assimilatória líquida, seguido da condutância estomática, outros processos, como a eficiência de carboxilação, o transporte de elétrons e a velocidade de carboxilação podem estar contribuindo com a diminuição da assimilação de CO₂, quando a temperatura foliar é superior a 31 °C ou a partir de seus pontos de máxima.

No entanto, quando o processo fotossintético é analisado separadamente, ou seja, sem quantificar a taxa respiratória, o fator que primeiro contribuiu para a diminuição de A_{max} neste trabalho, foi a condutância estomática, diminuindo a difusão de CO₂ até o mesofilo foliar, afetando a eficiência de carboxilação e conseqüentemente a produção da planta. O aumento na temperatura foliar pode acarretar em maior limitação estomática do CO₂ no mesofilo (TRIBUZY, 2005), e conforme a abertura estomática diminui, a taxa fotossintética decresce (PONS; WELSCHEN, 2003).

2.4.4 Respiração

A respiração é um dos fatores que contribui para a diminuição da assimilação de CO₂ pelas folhas e é um processo sensível as mudanças de temperatura, podendo variar conforme flutuações diárias da temperatura (MEIR et al., 2001; LOVEYS et al., 2003; CLARK, 2004).

Na temperatura ótima de cada espécie (Tabela 8) a respiração foliar (R_d) apresentou grande amplitude de valores, o mesmo foi encontrado por Tribuzy (2005), em que os valores de R_d estavam entre 0,2 e 3,0 μmol.m⁻².s⁻¹.

Dentro do intervalo de temperatura estudado, a taxa respiratória aumentou aproximadamente 30%, 45% e 59% para as temperaturas de 36, 39 e 42 °C, segundo Tribuzy (2005), dentro do intervalo de temperatura estudado, a taxa respiratória para folhas de sol teve um acréscimo de 75%.

Com o aumento da temperatura, as respostas médias da Rd (Figura 26), indicam que ocorre um acréscimo na taxa respiratória. A liberação de CO₂ devido a Rd para a FLONA do Tapajós, foi em torno de 3,7 tonC.ha⁻¹.ano⁻¹, e a cada aumento de 3 °C na temperatura foliar, podem ser liberados 0,5 tonC.ha⁻¹.ano⁻¹ a mais para a atmosfera, somente devido a respiração foliar, trabalhando na região de Manaus, Tribuzy (2005) encontrou que a liberação de CO₂ referente a Rd é aproximadamente 2,5 tonC.ha⁻¹.ano⁻¹ e a cada aumento de 3 °C são liberados 0,4 tonC.ha⁻¹.ano⁻¹ a mais para a atmosfera.

2.4.5 Avaliações fisiológicas do ciclo diurno

Para as avaliações do ciclo diurno, observa-se (Figura 31), que a partir das 11:00 horas a taxa fotossintética (A) começa a diminuir e este processo acentua-se às 16 horas. O mesmo foi observado para a condutância estomática (gs), no entanto, gs teve uma maior diminuição a partir das 15:00 horas, fato este que pode também ter contribuído para as menores taxas fotossintéticas a partir deste horário. Tribuzy (2005), indica que a limitação estomática é um dos principais fatores que pode afetar a fotossíntese, e ainda, o aumento da T_{foliar} nas horas mais quentes do dia pode contribuir para a redução da gs.

O movimento estomático, é o meio mais rápido de que a planta dispõe para ajustar-se às variações ambientais, a que os órgãos fotossintéticos são submetidos. Condições propícias à fixação de carbono favorecem a abertura do estômato, enquanto condições adversas como a perda de água, altas temperaturas, baixa umidade relativa do ar e alto déficit de pressão de vapor favorecem-lhe o fechamento (MACHADO; LAGÔA, 1994).

O déficit de pressão de vapor do ar (DPV) foi elevado entre 10:00 e 13:00 horas, e a umidade relativa do ar (UR) diminuiu para esses mesmos horários, sendo de aproximadamente 66% e 69%. Ao longo dos horários em que foram quantificados o

déficit de pressão de vapor da folha (DPVf) e a transpiração (E), nota-se que a E decresceu a partir das 15:00 horas, sendo reduzida em 42%, a partir das 16:00 horas, a redução foi de 72%, e ainda, que DPVf aumentou às 15:00 horas, decrescendo a partir deste horário. O aumento do déficit de pressão da folha com conseqüente diminuição da transpiração a partir das 14:00 horas pode indicar, que a folha estava sofrendo um estresse hídrico. Segundo Machado e Lagôa (1994), o aumento de DPV e a diminuição da UR podem provocar quedas na g_s , limitar o influxo de CO_2 e conseqüentemente, diminuir A.

A mudança no déficit de pressão de vapor e na temperatura foliar pode variar ao longo do dia, dando uma aparente dependência da temperatura na fotossíntese, que é atualmente associada com as respostas do estômato ao déficit de pressão de vapor, e isso pode ser uma resposta indireta à temperatura (KOCH; AMTHOR; GOULDEN, 1994).

Segundo Franks, Cowan e Farquhar (1997), decréscimos na transpiração podem ocorrer com o aumento do DPVf, e que a redução da condutância estomática pode diminuir a transpiração sob alto DPVf afetando também a taxa assimilatória líquida. No entanto, trabalhando com as espécies *I. australiense* e *D. gaudichaudianum*, mostram que mesmo com DPV constante, a condutância estomática diminuiu na parte da tarde.

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) teve o seu ponto de máxima às 10:00 horas, e a partir deste horário, começou a decrescer. A diminuição de RFA entre 10:00 horas e 14:00 horas foi de 76%, e o fator luz pode explicar em parte a diminuição inicial da fotossíntese. De acordo com Machado e Lagôa (1994) e Lacher (2000), o fator ambiental luz, também pode afetar o mecanismo de abertura e fechamento estomático.

3 CONCLUSÕES

A temperatura ótima média da fotossíntese para as plantas estudadas foi de 29,9 °C, com taxa assimilatória líquida média de 7,20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

A temperatura ótima da fotossíntese para a comunidade foi de 29,6 °C e a taxa assimilatória líquida foi de 8,25 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, no geral, a partir desta temperatura houve uma diminuição da fotossíntese máxima.

Nas temperaturas de 36 °C, 39 °C e 42 °C, quando comparadas com a temperatura ótima, observa-se uma redução média na fotossíntese de aproximadamente 22%, 45% e 76%, respectivamente.

A capacidade máxima de transporte de elétrons destinada a regeneração da RUBP (J_{max}) e a velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) apresentaram correlação negativa com a temperatura foliar a partir de 32,9 °C e 32,5 °C, respectivamente.

A eficiência de carboxilação (A/C_i) começa a diminuir a partir de 31 °C e as perdas em A/C_i são de aproximadamente de 40% aos 39 °C e 80% aos 42 °C.

A concentração interna de CO_2 na câmara subestomática (C_i) diminuiu com aumentos na temperatura foliar, estando relacionado ao fechamento estomático e conseqüentemente com a maior resistência à entrada de CO_2 no mesofilo foliar.

A condutância estomática (g_s) decresceu com o aumento da temperatura, indicando que o fechamento estomático pode ser um fator limitante para a fotossíntese.

A respiração foliar foi positivamente relacionada com a temperatura, com aumentos de 45% aos 39 °C e 59% aos 42 °C na taxa respiratória.

O aumento da temperatura foliar de 30 °C para 33 °C causa na taxa assimilatória líquida uma diminuição de 2,2 $\text{tonC}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$. E o aumento de 33 °C para 36 °C ocasiona uma diminuição de 4,69 $\text{tonC}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{ano}^{-1}$.

Com relação ao ciclo diurno, em condições naturais, é difícil avaliar um único fator que esteja afetando a fotossíntese, já que simultaneamente há interação entre temperatura (T), déficit de pressão de vapor (DPV), umidade relativa (UR) e radiação fotossinteticamente ativa (RFA), logo, o decréscimo da taxa fotossintética ocorreu como conseqüência da diminuição em 76% entre 10:00 horas e 14:00 horas da RFA, o

aumento de DPV e a diminuição da UR, contribuíram para o fechamento estomático, afetando também a fotossíntese, além do aumento do déficit de pressão de vapor da folha, que ocasionou uma diminuição da transpiração indicando que um estresse hídrico estava ocorrendo na folha.

REFERÊNCIAS

- AMTHOR, J.S. Plant respiratory response to elevated CO₂ partial pressure. In: ALLEN, I.H. Jr.; KIRKHAN, M.B.; OLSZYK, D.M.; WHITMAN, C.E. (Ed.). **Advances in carbon dioxide effects research**. Madison: American Society of Agronomy, 1997. p. 35-77.
- AMTHOR, J.S.; BALDOCHI, D.D. Canopy photosynthesis: history, measurements, and models. In: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A. (Ed.). **Terrestrial global productivity**. San Diego: Academic Press, 2001a. chap. 2, p. 9-32.
- _____. Terrestrial higher plant respiration and net primary production. In: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A. (Ed.). **Terrestrial global productivity**. San Diego: Academic Press, 2001b. chap. 3, p. 33-59.
- ANDREAE, M.O.; ALMEIDA, S.S.; ARTAXO, P.; BRANDÃO, C.; CARSWELL, F.E.; CICCIOL, I.P.; CULF, A.; ESTEVES, J.L.; GASH, J.; GRACE, J.; KABAT, P.; LELIEVELD, J.; MALHI, Y.; MANZI, A.O.; MEIXNER, F.X.; NOBRE, A.D.; NOBRE, C.; LOURDES RUIVO, M.A.; SILVA-DIAS, M.A.; STEFANI, P.; VALENTINI, R.; VON JOUANNE, J.; WATERLOO, M. Biogeochemical cycling of carbon, water, energy, trace gases and aerosols in Amazonia: the LBA-EUSTACH experiments. **Journal of Geophysical Research Atmosphere**, Washington, v. 107, n. D20, p. 8066–8091, Sept. 2002.
- ANGELOCCI, L.R.; MARIN, F.R.; OLIVEIRA, R.F.; RIGHI, E.Z. Transpiration, leaf diffusive conductance, and atmospheric water demand relationship in an irrigated acid lime orchard. **Brasilian Journal Plant Physiology**, Pelotas, v. 16, n. 1, p. 53-64, Jan. 2004.
- ASSMANN, S.M.; SHIMAZAKI, K.I. The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. **Plant Physiology**, New York, v. 119, n. 3, p. 809–816, Mar. 1999.
- ATKIN, O.K.; LAMBERS H. Slow-growing alpine and fastgrowing lowland species: a case study of factors associated with variation in growth rate among herbaceous higher plants under natural and controlled conditions. In: LAMBERS, H.; POORTER, H.; VAN VUUREN, M.M.I. (Ed.). **Inherent variation in plant growth: physiological mechanisms and ecological consequences**. Leiden: Backhuys Publ., 1998. p. 259–288.
- 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**, New York, v. 147, n. 1, p. 141-154, July 2000.

ATKIN, O.K.; HOLLY, C.; BALL, M.C. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 23, n. 1, p. 15–26, Jan. 2000.

AYENEH, A.; VAN GINKEL, M.; REYNOLDS, M.P.; AMMAR, K. Comparison of leaf, spike, peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. **Field Crops Research**, Phoenix, v. 79, n. 2/3, p. 173-184, Dec. 2002.

AZCÓN-BIETO J. Relationships between photosynthesis and respiration in the dark in plants. In: BARBER, J.; GUERRERO, M.G.; MEDRANO, H. (Ed.). **Trends in photosynthesis research**. Hampshire: Intercept, 1992. p. 241–253.

BACHA, C.J.C.; RODRIGUEZ, L.C.E. Profitability and social impacts of reduced impact logging in the Tapajós National Forest, Brazil — a case study. **Ecological Economics**, New York, v. 63, p. 70-77, Sept. 2007.

BALDOCCHI, D.D.; MEYERS, T.P. Traces gas exchange above the floor of deciduous forest 1: evaporation and CO₂ efflux. **Journal of Geophysical Research Atmosphere**, Washington, v. 96, n. D4, p. 7271–7285, Jan. 1991.

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**, Washington, v. 4, n. 3, p. 593-603, Aug. 1994.

BAZZAZ, F.A. Tropical forest in future climate: changes in biological diversity and impact on the global carbon cycle. **Climatic Change**, Amsterdam, v. 39, n. 2-3, p. 317-336, July 1998.

BEDRETDINOV, Z.M.; GAISIN, F.M.; DAUTOV, G.Y.; SEMICHEV, A.Y.; KRIVONOSOVA, E.I.; MUKHAMADIYAROV, K.G. Some properties of a glow-discharge in a transverse flow of air. **Journal Plasma Physics**, Texas, v. 16, n. 2, p. 227-230, Feb. 1978.

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**, Oxford, v. 24, n. 2, p. 253-259, Feb. 2001.

BRAGA, P.I.S. Subdivisão fitogeográfica, tipos de vegetação, conservação e inventário florístico da floresta amazônica. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 9, n. 4, p. 53-80, out./dez. 1979.

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

CANNELL, M.G.R.; THORNLEY, J.H.M. Modelling the components of plant respiration: Some guiding principles. **Annals of Botany**, Oxford, v. 85, p. 45-54, Jan. 2000.

CAPOBIANCO, J.P.R.; VERÍSSIMO, A.; MOREIRA, A.; SAWYER, D.; SANTOS, I.; PINTO, L.P. **Biodiversidade na Amazônia brasileira: avaliação e ações prioritárias para a conservação, uso sustentável e repartição de benefícios**. São Paulo: Ed. Estação Liberdade; Instituto Ambiental. 2001. 540 p.

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

CHAMBERS, J.Q.; TRIBUZY, E.S.; TOLEDO, L.C.; CRISPIN, B.F.; HIGUCHI, N.; SANTOS, J.; ARAÚJO, A.C.; KRUIT, B; NOBRE, A.D.; TRUMBORE, S.E. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Application**, Washington, v. 14, suppl., p. S72-S88, Aug. 2004.

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**, London, v. 359, n. 1443, p. 477-491, Mar. 2004.

CLARK, D.A., CLARK, D.B. Climate-induced annual variation in canopy tree growth in Costa Rica tropical rain forest. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 82, n.10, p. 865-872, Oct. 1994

CLARK, D.A.; PIPER, S.C.; KEELING, C.D.; CLARK, D.B. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984 - 2000. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 100, n. 10, p. 5852-5857, May 2003.

CLARK, D.B. Abolishing virginity. **Journal of Tropical Ecology**, New York, v. 12, n. 4, p. 735-739, June 1996.

CLARK, D.B.; CLARK, D.A. Abundance growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, v. 80, n. 1/3, p. 235-244, Jan. 1996.

COLE, J. Paleoclimate - a slow dance for El Nino. **Science**, New York, v. 291, n. 5508, p. 1496-1497, Feb. 2001.

COOK, K.H.; VIZY, E.K. Effects of twenty-first-century climate change on the Amazon Rain Forest. **Journal of Climate**, Washington, v. 21, n. 3, p. 542-560, Feb. 2008.

COWAN, T.R. As to the mode of action of guard cells in dry air, In: SCHULZE, E.D.; CALDWELL, M.M. (Ed.). **Ecophysiology of photosynthesis**. New York: Springer-Verlag, 1994. p. 205-229.

CUEVAS, E. Soil versus biological control on nutrient cycling in Terra Firme forests. In: MACCLAIN, M.E.; VICTORIA, R.L.; RICHEY, J.E. (Ed.). **The biogeochemistry of the Amazon Basin**. New York: Oxford University Press 2001. chap. 4, p. 53-67.

DE PURY, D.G.G.; FARQUHAR, G.D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 20, n. 5, p. 537-557, May 1997.

DIAS, D.J. **Fluxo de CO₂ proveniente da respiração do solo em áreas de floresta nativa da Amazônia**. 2006. 88 p. Dissertação (em Ecologia de Agroecossistemas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

DIXON, R.K.; BROWN, S.; HOUGHTON, R.A.; SOLOMON, A.M.; TREXLER, M.C.; WISNIEWSKI, J. Carbon pools and flux of global ecosystems. **Science**, New York, v. 263, n. 5143, p. 185-190, Jan. 1994.

DOMINGUES, T.F. **Photosynthetic gas exchange in eastern amazonian primary rain forest and pasture ecosystems**. 2005. 111 p. Thesis (PhD) - University of Utah, Utah, 2005.

DOMINGUES, T.F.; MARTINELLI, L.A.; EHLERINGER, J.R. Ecophysiological traits of plant functional groups in forest and pasture ecosystems from eastern Amazônia, Brazil. **Plant Ecology**, New York, v. 193, n. 1, p. 101-112, Nov. 2007.

EAMUS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Trends in Ecology & Evolution**, New York, v. 14, n. 1, p. 11-16, Jan. 1999.

ELHERINGER, J.R. Temperature and energy budgets. In: PEARCY, R.W.; ELHERINGER, J.R.; MOONEY, H.A.; RUNDEL, P.W. (Ed.). **Plant ecophysiological ecology**, New York: Chapman & Hall, 1992. chap. 8, p. 117-135.

ELSENBEER, H.; LACK, A. Hydrological pathways and water chemistry in Amazonian rain forests In: ANDERSON, M.G.; BROOKS, S.M. (Ed.). **Advances in hillslope processes**. Wiley, Proquest CSA, 1997. v. 2, p. 939-959.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, Washington, v. 33, p. 317-345, June 1982.

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

FEARNSIDE, P.M. Global warming and tropical land-use change: greenhouse gas emissions from biomass burning, decomposition and soils in forest conversion, shifting cultivation and secondary vegetation. **Climate Change**, Amsterdam, v. 46, n. 1/2, p. 115-158, July 2000.

FERGUSON, H.; ESLICK, R.F.; AASE, J.K. Canopy temperatures of barley as influenced by morphological characteristics **Agronomy Journal**, Washington, v. 65, n. 3, p. 425-428, May 1973.

FIELD, C.B.; BEHRENFELD, M.J.; RANDERSON, J.T.; FALKOWSKI, P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. **Science**, New York, v. 281, n. 5374, p. 237-240, July 1998.

FAO. **Forest resources assessment 1990**: tropical countries. Rome, 1993. 104 p.

_____. **Global Forest resources assessment 2000 main report**. Rome, 2001. p. 287-291.

FRANKS, P.J.; COWAN, I.R.; FARQUHAR, G.D. The apparent feedforward response of stomata to air vapour pressure deficit: information revealed by different experimental producers with two rainforest trees. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 20, n. 1, p. 142-145, Jan. 1997.

GASH, J.H.C.; HUNTINGFORD, C.; MARENGO, J.A.; BETTS, R.A.; COX, P.M.; FISCH, G.; FU, R.; GANDU, A.W.; HARRIS, P.P.; MACHADO, L.A.T.; VON RANDOW, C.; SILVA DIAS, M.A. Amazonian climate: results and future research. **Theoretical Applied Climatology**, Washington, v. 78, n. 1, p. 187-193, June 2004.

GATES, D.M. Leaf temperature and transpiration. **Agronomy Journal**, Washington, v. 56, p. 273-277, May 1964.

GOOGLE EARTH. Disponível em <<http://earth.google.com>. Acesso em 10 Mar. 2009.

GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; ROCHA, H.R.; MENTON, M.C.; FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, suppl., p. S42-S54, Aug. 2004.

GRACE, J. Understanding and managing the global carbon cycle. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 92, n. 2, p. 189-202, Apr. 2004.

GRACE, J.; MALHI Y.; HIGUCHI, N.; MEIR, P. Productivity of tropical rain forest. In: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A. (Ed.). **Terrestrial global productivity**. San Diego: Academic Press, 2001. chap. 17, p. 401-426.

GRACE, J.; LLOYD, J.; MCINTYRE, J.; MIRANDA, A.; MEIR, P.; MIRANDA, H.; MONCRIEFF, J.; MASSHEDER, J.; WRIGHT, I.; GASH, J. Fluxes of carbon-dioxide and water-vapor over an undisturbed Tropical forest in south-west Amazonia. **Global Change Biology**, Oxford, v. 1, n. 1, p. 1-12, Feb. 1995a.

GRACE, J.; LLOYD, J.; MCINTYRE, J.; MIRANDA, A.C.; MEIR, P.; MIRANDA, H.S.; NOBRE, C.; MONCRIEFF, J.; MASSHEDER, J.; MALHI, Y.; WRIGHT, I.; GASH, J. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in Southwest Amazonia, 1992 to 1993. **Science**, New York, v. 270, n. 5237, p. 778-780, Nov. 1995b.

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

GUMIERE, J. S. **Modelagem do efeito da exclusão da chuva na dinâmica da água solo da Floresta Nacional do Tapajós**. 2006. 75 p. Dissertação (Mestrado em Energia Nuclear na Agricultura) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006.

HARLEY, P.C.; THOMAS, R.B.; REYNOLDS, J.F.; STRAIN, B.R. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated carbon dioxide. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 15, n. 3, p. 271-282, Apr. 1992.

HERNADEZ, P.; SHIMAKURO, Y.E.; LEE, D.C. L.; SANTOS, C.P.; ALMEIDA, R.R. **Projeto de inventário florestal na Floresta Nacional do Tapajós**. São José dos Campos: INPE. 1993. 126 p.

HETHERINGTON, A.M.; WOODWARD, F.I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. **Nature**, London, v. 424, p. 901-908, Aug. 2003.

HIGUCHI, N. Ciência e tecnologia e o desmatamento no Amazonas. **Jornal Gazeta Mercantil Amazonas**, Manaus, 10 mar. 2000. 20 p.

HIGUCHI, M.I.G.; HIGUCHI, N. **A floresta amazônica e suas múltiplas dimensões: uma proposta de educação ambiental**. Manaus: INPA; CNPq, 2004. 146 p.

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

HOUGHTON, R.A. The annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land-use 1850-1990. **Tellus Series B-Chemical and Physical Meteorology**. Copenhagen, v. 51, n. 2, p. 298-313, Apr. 1999.

HUSIC, D.W.; HUSIC, H.D.; TOLBERT, N.E. The oxidative photosynthetic carbon-cycle or C₂ cycle. **Critical Reviews in Plant Sciences**, London, v. 5, n. 1, p. 45- 100, Jan. 2002.

INOUE, N.; TAIRA, Y.; EMI, T.; YAMANE, Y.; KASHINO, Y.; KOIKE, H.; SATOH, K. Acclimation to the growth temperature and the high-temperature effects on photosystem II and plasma membranes in a mesophilic cyanobacterium, *Synechocystis sp. PCC6803*. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 42, n. 10, p. 1140-1148, Oct. 2001.

INSTITUTO NACIONAL DE METEOROLOGIA. 2001. <http://www.inmet.gov.br>. Acesso em: 10 fev. 2009.

INSTITUTO NACIONAL PESQUISAS ESPACIAIS. **Desflorestamento 1998–2004**. São José dos Campos, 2004. Disponível em: <<http://www.inpe.gov.br>>. Acesso em: 10 fev. 2009.

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**, Victoria, v. 19, n. 7, p. 467-473, June 1999.

JUNE, T.; EVANS, J.R.; FARQUHAR, G.D. A simple new equation for the reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport: a study on soybean leaf. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 31, n. 3, p. 275–283, Mar. 2004.

KATUL, G.G.; ELLSWORTH, D.S.; LAI, C.T. Modelling assimilation and intercellular CO₂ from measured conductance: a synthesis of approaches. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 23, n. 12, p. 1313-1328, Dec. 2000.

KELLER, M.; ALENCAR, A.; ASNER, G.P.; BRASWELL, B.; BUSTAMANTE, M.; DAVIDSON, E.; FELDPUSCH, T.; FERNANDES, E.; GOULDEN, M.; KABAT, P.; KRUIJT, B.; LUIZÃO, F.; MILLER, S.; MARKEWITZ, B.; NOBRE, A.C.; FILHO, N.P.; ROCHA, H.; DIAS, P.S.; RANDOW, C.V.; VOURLITIS, G.L. Ecological research in the large-scale biosphere-atmosphere experiment in Amazonia: early results. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, suppl., p. S3-S16, Aug. 2004.

KITAO, M.; LEI, T.T.; KOIKE, T.; TOBITA, H.; MARUYAMA, Y.; MATSUMOTO, Y.; ANG, L.-H. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. **Physiologia Plantarum**, San Francisco, v. 109, n. 3, p. 284-290, July 2000.

KOCH, G.W.; AMTHOR, J.S.; GOULDEN, M.L. Diurnal patterns of leaf photosynthesis conductance and water potential at the top of a lowland forest canopy in Cameron: measurements from the Radeau des Cines. **Tree Physiology**, Victoria, v. 14, n. 4, p. 347-360, Apr. 1994.

KÖRNER C.; LARCHER, W. Plant life in cold environments. In: LONG, S.F.; WOODWARD, F.I. (Ed.). **Plants and temperature**. Cambridge: The Company of Biologists, 1998. p. 25–57. (Symposium of the Society of Experimental Biologists, 42).

LACHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Ed. Rima, 2000. 532 p.

LARIGAUDERIE A.; KÖRNER C. Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species. **Annals of Botany**, Oxford, v. 76, p. 245–252, May 1995.

LAURANCE, W.F.; WILLIAMSON, G.B. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. **Conservation Biology**, Washington, v. 15 n. 6, p. 1529-1535, Dec. 2001.

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**, Oxford, v. 25, n. 12, p. 1701-1714, Dec. 2003.

LEITH, J.H.; REYNOLDS, J.F. The nonrectangular hyperbola as a photosynthetic light response model: geometrical interpretation and estimation of the parameter θ . **Photosynthetica**, Amsterdam, v. 21, n. 3, p. 363-366, Aug. 1987.

LIMA, D.U. **Avaliação sazonal da produção de borracha e do metabolismo do carbono e do nitrogênio em plantas de seringueira (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg) cultivadas em Lavras, Minas Gerais**. 1998. 71 p. Dissertação (Mestrado em Fisiologia Vegetal) - Universidade Federal de Lavras, Lavras, 1998.

LLOYD, J.; FARQUHAR, G.D. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with plant nutrient status. **Functional Ecology**, Oxford, v. 10, n. 1, p. 4-32, Feb. 1996.

_____. Effects of rising temperature and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series B-Biological Sciences, London, v. 363, n. 1498, p. 1811-1817, May 2008.

LONG, S.P.; BERNACCHI, C.J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, n. 392, p. 2393-2401, Nov. 2003.

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**, Oxford, v. 9, n. 6, p. 895-910, June 2003.

MACHADO, E.C.; LAGÔA, A.M.A. Trocas gasosas e condutância estomática em três espécies de gramíneas. **Bragantia**, Campinas, v. 53, n. 2, p. 141-149, nov. 1994.

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

MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series B-Biological Sciences, London, v. 359, n. 1443, p. 311-329, Mar. 2004.

MALHI, Y.; MEIR, P.; BROWN, S. Forests, carbon and global climate. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series B-Biological Sciences, London, v. 360, n. 1020, p. 1567-1591, Aug. 2002.

MALHI, Y.; NOBRE, A.D.; GRACE, J.; KRUIJT, B.; PEREIRA, M.G.P.; CULF, A.; SCOTT, S. Carbon dioxide transfer over a Central Amazonian rain forest. **Journal of Geophysical Research Atmospheres**, Washington, v. 103, n. D24, p. 31593-31612, Aug. 1998.

MARENGO, J.A.; NOBRE, C.A. General characteristics and variability of climate in the Amazon basin and its links to the global climate system. In: MCCLAIN, M.E.; VICTORIA, R.L.; RICHEY, J.E. (Ed.). **The biogeochemistry of the Amazon basin**. New York: Oxford University Press, 2001. p. 17-41.

McGUIRE, A.D.; MELILLO, J.M.; KICKLIGHTER, D.W.; PAN, Y.D.; XIAO, X.M.; HELFRICH, J.; MOORE, B.; VOROSMARTY, C.J.; SCHLOSS, A.L. Equilibrium responses of global net primary production and carbon storage to doubled atmospheric carbon dioxide: sensitivity to changes in vegetation nitrogen concentration. **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 11, n. 2, p. 173-189, Jan. 1997.

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**, Oxford, v. 25, n. 9, p. 1155-1165, Sep. 2002.

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**, Oxford, v. 25, n. 9, p. 1167-1179, Sep. 2002.

MEDLYN, B.E.; BADECK, F.W.; De PURY, D.G.G.; BARTON, C.V.M.; BROADMEADOW, M.; CEULEMANS, R.; De ANGELIS, P.; FORSTREUTER, M.; JACH, M.E.; KELLOMAKI, S.; LAITAT, E.; MAREK, M.; PHILIPPOT, S.; REY, A.; STRASSEMAYER, J.; LAITINEN, K.; LIOZON, R.; PORTIER, B.; ROBERNTZ, P. WANG, K.; JARVIS, P.G. Effects of elevated (CO₂) on photosynthesis in European forest species: a meta analysis of model parameters. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 22, n. 12, p. 1475- 1495, Dec. 1999.

MEINZER, F.C.; GOLDSTEIN, G. Scaling up from leaves to whole plants and canopies for photosynthetic gas exchange. In: MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L.; SMITH, A.P. (Ed.). **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman Hall, 1996. p. 89-113.

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

MEIR, P.; METCALFE, D.B.; COSTA, A.C.L.; FISHER, R.A. The fate of assimilated carbon during drought: impacts on respiration in Amazon rainforests. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**. Series B-Biological Sciences, London, v. 363, n. 1498, p. 1848-1855, Feb. 2008.

MEIRELES FILHO, M. J. **O livro de ouro da Amazônia: mitos e verdades sobre a região mais cobiçada do planeta**. Rio de Janeiro: Ed. Ediouro, 2004. 397 p.

MILLER, S.D.; GOULDEN, M.L.; MENTON, M.C.; ROCHA, H.R.; FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M.S.; SOUSA, C.A.D. Biometric and micrometeorological measurements of tropical Forest carbon balance. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, suppl., p. S22-S32, Aug. 2004.

MONTEITH, J.L. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. **Plant Cell and Environmet**, Oxford, v. 18, n. 4, p. 357-364, Apr. 1995.

MOUSSEAU, M. At the crossroads of plant physiology and ecology. **Trends in Plant Science**, New York, v. 4, n. 1, p. 1-1, Jan. 1999.

MULKEY, S.S.; KITAJIMA, K.; WRIGHT, S.J. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. **Trends in Ecology & Evolution**, New York, v. 11, n. 10, p. 408-412, Oct. 1996.

NARDOTO, G.B. **Abundância de ^{15}N na Amazônia e Cerrado – implicações para a ciclagem de nitrogênio**. 2005. 100 p. Tese (Doutorado em Ecologia de Agroecossistemas) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

NEPSTAD, D.C.; CARVALHO, C.R.; DAVIDSON, E.A.; JIPP, P.H.; LEFBVRE, P.A.; NEGREIROS, G.H.; DASILVA, E. D.; STONE, T.A.; TRUMBORE, S.E.; VIEIRA, S. The role of deep roots in the hydrological and carbon cycles of Amazonian forests and pastures. **Nature**, London, v. 372, n. 1, p. 66-69, Dec. 1994.

NEPSTAD, D.C.; MOUTINHO, P.; DIAS-FILHO, M.B.; DAVIDSON, E.; CARDINOT, G.; MARKEWITZ, D.; FIGUEREDO, R.; VIANNA, N.; CHAMBERS, J.; RAY, D.; GUERREIROS, J.B.; LEFBVRE, P.; STERNBERG, L.; MOREIRA, M.; BARROS, L.; ICHIDA, F.Y.; TOHLVER, I.; BELK, E.; KALIF, K.; SCHWALBE, K. The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. **Journal of Geophysical Research Atmospheres**, Washington v. 107, n. D20, p. 8085- 8098, Oct. 2002.

NIINEMETS, U.; OJA, V.; KULL, O. Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 22, n. 12, p. 1497-1513, Dec. 1999.

ODUM, E.P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1983. 434 p.

OFOSU-ASIEDU. El intercambio de experiencias y situación del conocimiento sobre la ordenación forestal sostenible de los bosques tropicales húmedos. In: WORLD FORESTRY CONGRESS, 11., 1997, Antalya. **Proceedings...** 1 CD-ROM.

ÖGREN, E.; ÖQUIST, G. Photoinhibition of photosynthesis in *lemna-gibba* as induced by the interaction between light and temperature 2. Photosynthetic electron-transport. **Physiologia Plantarum**, San Francisco, v. 62, n. 2, p. 187-192, Oct. 1984.

OLANDER, L.P. Surface soil changes following selective logging in an eastern Amazon forest. **Earth Interactions**, Wisconsin, v. 9, n. 4, p. 1-19, Apr. 2005.

OLIVEIRA, L.C. **Efeitos da exploração da madeira e das diferentes intensidades de desbastes sobre a dinâmica da vegetação de uma área de 136ha na Floresta Nacional do Tapajós**. 2005. 183 p. Tese (Doutorado em Recursos Florestais) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

OLIVEIRA, P.H.F.; ARTAXO, P.; PIRES, C.; LUCCA, S.; PROCÓPIO, A.; HOLBEN, B.; SCHAFER, J.; CARDOSO, L.F.; WOFYSY, S.C.; ROCHA, L.F. The effects of biomass burning aerosols and clouds on the CO₂ flux in Amazonia. **Tellus**, Singapore, v. 59B, n. 3, p. 338-349, July 2007.

OLIVEIRA, R.S.; DAWSON, T.E.; BURGESS, S.S.O.; NEPSTAD, D.C. Hydraulic redistribution in three Amazonian trees. **Oecologia**, New York, v. 145, n. 3, p. 354-363, Sept. 2005.

OMETTO, J.P.H.B.; NOBRE, A.D.; ROCHA, H.R.; ARTAXO, P.; MARTINELLI, L.A. Amazonia and modern carbon cycle: lessons learned. **Oecologia**, New York, v. 143, n. 4, p. 483-500, May 2005.

PACALA, S.; CANHAM, C.D.; SAPONARA, J.; SILANDER, J A.; KOBE, R.K.; RIBBENS, E. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. **Ecological Monographs**, Washington, v. 66, p. 1-43, Feb. 1996.

PARROTA, J.A.; FRANCIS, J.K.; ALMEIDA, R.R. **Trees of the Tapajós: a photographic field guide**. Rio Piedras: United States Department of Agriculture, 1995. 370 p. (General Technical Report IITF-1).

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.; LORIOUS, 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**, London, v. 399, n. 3, p. 429-436, June 1999.

PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; NÚÑEZ, P.V.; VÁSQUEZ, R.M.; LAURANCE, S.G.; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. **Science**, New York, v. 282, n. 5388, p. 439-442, Oct. 1998.

PHILLIPS, O.L.; MALHI, Y.; VINCETI, B.; BAKER, T.; LEWIS, S.L.; HIGUCHI, N.; LAURANCE, W.F.; VARGAS, P.N.; MARTINEZ, R.V.; LAURANCE, S.; FERREIRA, L.V.; STERN, M.; BROWN, S.; GRACE, J. Changes in growth of tropical forests: evaluating potential biases. **Ecological Applications**, Washington, v. 12, n. 2, p. 576-587, Apr. 2002.

PINHEIRO, K.A.O.; CARVALHO, J.O.P.; QUANZ, B.; FRANCEZ, L.M.B.; SCHWARTZ, G. Fitossociologia de uma área de preservação permanente no leste da Amazônia: indicação de espécies para recuperação de áreas alteradas. **Floresta**, Curitiba, v. 37, n. 2, p. 175-184, maio/ago. 2007.

PIRES, J.M.; PRANCE, G.T. The vegetation types of the Brazilian Amazon. In: PRANCE, G.T.; LOVEJOY, T.E. (Ed.). **Key environments Amazonia**. Oxford; New York: Pergamon Press, 1985. p. 109-145.

PITMAN, J.I. Ecophysiology of tropical dry evergreen forest, Thailand: measured and modelled stomatal conductance of *Hopea ferrea*, a dominant canopy emergent. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 33, n. 6, p. 1366-1378, Dec. 1996.

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**, Victoria, v. 23, n. 14, p. 937-947, Oct. 2003.

PROCÓPIO, A.S.; ARTAXO, P.; KAUFMAN, Y.J.; REMER, L.A.; SCHAFER, J.S.; HOLBEN, B.N. Multiyear analysis of Amazonian biomass burning smoke radiative forcing of climate. **Geophysical Research Letter**, Washington, n. 31, p. 3108, Feb. 2004.

RASCHKE, K. Heat transfer between the plant and the environment. **Annual Review Of Plant Physiology And Plant Molecular Biology**, Washington, v. 11, p. 111-126, June 1960.

RIBEIRO, J.E.L.S.; HOPKINGS, M.J.G.; VINCENTINI, A.; SOTHERS, C.A.; COSTA, M. A.S.; BRITO, J.M.; SOUZA, M.A.D.; MARTINS, L.H.P.; LHOMANN, L.G.; ASSUNÇÃO, P.A.C.L.; PEREIRA, E.C.; SILVA, C.F.; MESQUITA, M.R.; RIZZINI, C.T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. 2.ed. Rio de Janeiro: Ambito Cultural, 1997. 100p.

RICE, A.H.; PYLE, E.H.; SALESKA, S.R.; HUTYRA, L.; PALACE, M.; KELLER, M.; CAMARGO, P.B.; PORTILHO, K.; MARQUES, D.F.; WOFSEY, S.C.; Carbon balance and vegetation dynamics in an old-growth Amazonian forest. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, suppl., p. S55-S71, Aug. 2004.

ROCHA, H.R.; GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; 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 eastern Amazonia. **Ecological Applications**, Washington, v. 14, suppl., p. S22-S32, Aug. 2004.

ROY, J.; SAUGIER, B. Terrestrial primary productivity: definitions and milestones In: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A. (Ed.). **Terrestrial global productivity**. San Diego: Academic Press. 2001. chap. 1, p. 1-6.

RYAN, M.G.; HUBBARD, R.M.; CLARK, D.A.; SANFORD JUNIOR, R.L. Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Minquartia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. **Oecologia**, New York, v. 100, n. 3, p. 213-220, Dec. 1994.

SAGE, R.F.; KUBIEN, D.S. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 30, n. 9, p. 1086–1106, Sept. 2007.

SALESKA, S.R.; MILLER, S.D.; MATROSS, D.M.; GOULDEN, M.L.; WOFSY, S.C.; ROCHA, H.R.; CAMARGO, P.B.; CRILL, P.; DAUBE, B.C.; FREITAS, H.C.; HUTYRA, L.; KELLER, M.; KIRCHOFF, V.; MENTON, M.; MUNGER, W.; PYLE, E.H.; RICEE, A.H.; SILVA, H. Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. **Science**, New York, v. 302, n. 5650, p. 1554–1557, Nov. 2003.

SALATI, E.; SANTOS, A.A.; LOVEJOY, T.E.; KLABIN, I.G. **Porque salvar a amazônia**. Manaus: INPA, 1998. 114 p.

SAUGIER, B.; ROY, J.; MOONEY, H.A. Estimation of global terrestrial productivity: converging toward a single number? In: ROY, J.; SAUGIER, B.; MOONEY, H.A. (Ed.). **Terrestrial global productivity**. San Diego: Academic Press, 2001. chap. 23, p. 543-557.

SAXE, H.; CANNELL, M.G.R.; JOHNSEN, B.; RYAN, M.G.; VOURLITIS, G. Tree and forest functioning in response to global warming. **New Phytologist**, New York, v. 149, n. 3, p. 369-399, Mar. 2001.

SCHIMEL, D.S. Terrestrial biogeochemical cycles - global estimates with remote-sensing. **Remote Sensing of Environment**, Washington, v. 51, n. 1, p. 49-56, Jan. 1995.

SCHONGART, J.; JUNK, W.J.; PIEDADE, M.T.F.; AYRES, J.M.; HUTTERMANN, A.; WORBES, M. Teleconnection between tree growth in the Amazonian floodplains and the El Niño-Southern Oscillation effect. **Global Change Biology**, Oxford, v. 10, n. 5, p. 683-692, May 2004.

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**, Oxford, v. 27, n. 6, p. 725-735, June 2004.

SCHROEDER, J.I.; KWAK, J.M.; ALLEN, G.J. Guard cell abscisic acid signalling and engineering drought hardiness in plants. **Nature**, London, v. 410, n. 6826, p. 327–330, Mar. 2001.

SHARKEY, T.D.; SCHRADER, S.M. High temperature sense. In: RAO, K.V.M.; RAGHAVENDRA, A.S.; REDDY, K. J. (Ed.). **Physiology and molecular biology of stress tolerance in plants**. Dordrecht: Springer, 2006. p. 101-129.

SIEBKE, K.; GHANNOUM, O.; CONROY, J.P.; VON CAEMMERER, S. Elevated CO₂ increases the leaf temperature of two glasshouse-grown C-4 grasses. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 29, n. 12, p. 1377-1385, Dec. 2002.

SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry**: the principles and practice of statistics in biological research. New York: W.H. Freeman, 1997. 887 p.

SOMBROEK, W. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall: consequences for the planning of agricultural occupation and the protection of primary forest. **Ambio**, New York, v. 30, n. 7, p. 388-396, Nov. 2001.

SUNG, D.-Y.; KAPLAN, F.; LEE, K.-J.; GUY, C.L. Acquired tolerance to temperature extremes. **Trends in Plant Science**, New York, v. 8, n. 4, p. 179–187, Apr. 2003.

TARNOPOLSKY, M.; SEGNER, I. Leaf temperature error from heat conduction along thermocouple wires. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 93, n. 3, p. 185-194, Mar. 1999.

TAYLOR, J.A.; LLOYD, J. Sources and sinks of atmospheric CO₂. **Australian Journal of Botany**, Collingwood Victoria, v. 43, n. 3, p. 407-418, Mar. 1992.

THOMPSON, M.V.; RANDERSON, J.T.; MALMSTROM, C.M.; FIELD, C.B. Change in net primary production and heterotrophic respiration: how much is necessary to sustain the terrestrial carbon sink? **Global Biogeochemical Cycles**, Washington, v. 10, n. 4, p. 711–726, May 1996.

TRIBUZY, E.S. **Variações da temperatura foliar do dossel e o efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central**. 2005. 84 p. Tese (Doutorado em Ecologia de Agroecossistemas) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

UDDLING, J.; PLEIJEL, H.; KARLSSON, P.E. Measuring and modeling leaf diffusive conductance in juvenile silver birch, *Betula pendula*. **Trees: Structure and Function**, Washington, v. 18, n. 6, p. 686-695, Nov. 2004.

VAN DER WERF, A.; POORTER, H.; LAMBERS H. Respiration is dependent on a species' inherent growth rate and on the nitrogen supply to the plant. In: ROY, J.; GARNIER, E. (Ed.). **A whole plant perspective on carbon–nitrogen interactions**. The Hague: SPB Academic Publ., 1994. p. 83-103

VARGAS-LUNA, M.; MADUENO, L.; GUTIERREZ-JUAREZ, G.; BERNALALVARADO, J.; SOSA, M.; GONZALEZ-SOLIS, J.L.; SANCHEZ-ROCHA, S.; OLALDE-PORTUGAL, V.; ALVARADO-GIL, J.J.; CAMPOS, P. Photorespiration and temperature dependence of oxygen evolution in tomato plants monitored by open photoacoustic cell technique. **Review of Scientific Instruments**, New York, v. 74, n. 1, p. 706-708, Jan. 2003.

VAVASSEUR, A.; RAGHAVENDRA, A.S. Guard cell metabolism and CO₂ sensing. **New Phytologist**, New York, v. 165, n. 3, p. 665–682, Mar. 2005.

VIEIRA, S.A. **Mudanças globais e taxa de crescimento arbóreo na Amazônia**. 2003. 133 p. Tese (Doutorado em Energia Nuclear na Agricultura) - Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

WAN, X.; LANDHÄUSSER, S.M.; ZWIAZEK, J.J.; LIEFFER, V.J. Stomatal conductance and xylem sap properties of aspen (*Populus tremuloides*) in response to low soil temperature. **Physiologia Plantarum**, San Francisco, v. 122, n. 1, p. 79-85, Sept. 2004.

WILSON, P.J.; THOMPSON, K.; HODGSON, J.G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plants strategies. **New Phytologist**, New York, v. 143, n. 1, p. 155-162, July 1999.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; ATKIN, O.K.; LUSK, C.H.; TJOELKER, M.G.; WESTOBY, M. Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: evidence from comparisons across 20 sites. **New Phytologist**, New York, v. 169, n. 2, p. 309–319, Feb. 2006.

WULLSCHLEGER, S.D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants - A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 44, n. 262, p. 907-920, May 1993.

YONG, J.W.H.; WONG, S.C.; FARQUHAR, G.D. Stomatal responses to changes in vapour pressure difference between leaf and air. **Plant Cell and Environment**, Oxford, v. 20, n. 10, p. 1213-1216, Oct. 1997.

ZEIGER, E.; TALBOTT, L.D.; FRECHILLA, S.; SRIVASTAVA, A.; ZHU, J. The guard cell chloroplast: a perspective for the twenty-first century. **New Phytologist**, New York, v. 153, n. 3, p. 415–424, Mar. 2002.