**VARIAÇÕES DA TEMPERATURA FOLIAR DO DOSSEL E O SEU
EFEITO NA TAXA ASSIMILATÓRIA DE CO₂ NA AMAZÔNIA
CENTRAL**

EDGARD SIZA TRIBUZY

Tese apresentada à Escola Superior de
Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade
de São Paulo, para obtenção do título de
Doutor em Ecologia de Agroecossistemas.

P I R A C I C A B A
Estado de São Paulo - Brasil
Abril – 2005

**VARIAÇÕES DA TEMPERATURA FOLIAR DO DOSSEL E O SEU
EFEITO NA TAXA ASSIMILATÓRIA DE CO₂ NA AMAZÔNIA
CENTRAL**

EDGARD SIZA TRIBUZY
Engenheiro Agrônomo

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

Tese apresentada à Escola Superior de
Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade
de São Paulo, para obtenção do título de
Doutor em Ecologia de Agroecossistemas.

P I R A C I C A B A
Estado de São Paulo - Brasil
Abril – 2005

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP

Tribuzy, Edgard Siza

Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO₂ na Amazônia Central / Edagrd Siza Tribuzy. - - Piracicaba, 2005.
84 p.

Tese (doutorado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2005.
Bibliografia.

1. Amazônia Central 2. Dossel (Botânica) 3. Folhas 4. Floresta tropical
5. Fotossíntese 6. Gás carbono 7. Temperatura – Variação I. Título

CDD 634.90913

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

“O imenso mundo:
um grão de areia perdido no espaço.
Os povos, animais e as flores dos sete climas:
sombras.
Toda ciência dos homens:
Palavras.
O resultado desta meditação:
Nada...”

Omar Kayam

Dedico:
à mamãe e ao papai.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por tudo que tem feito por mim.

A minha Família por tudo.

Ao Laboratório de Ecologia Isotópica no Centro de Energia Nuclear na Agricultura, pela oportunidade.

Ao projeto LBA pela oportunidade e apoio logístico.

A FEALQ pelo apoio financeiro.

Ao departamento Earth System Science da Universidade da Califórnia, Irvine pela parceria e apoio.

Ao INPA pelo apoio logístico, permitir a utilização do campus, área de estudo e liberar apoio de trabalhadores para a realização deste estudo.

Ao PPGI – Ecologia de Agroecossistemas pela oportunidade e auxílio.

Ao amigo e orientador Plínio Barbosa de Camargo, pela orientação sob todos os aspectos e por estar sempre presente nas horas em que eu precisei.

Ao Niro Higuchi pelo apoio dado durante o desenvolvimento da minha formação profissional e pessoal.

Ao Jeffrey Q. Chambers pelas contribuições durante o trabalho.

A Cristina A. Felsemburgh pela companhia, discussão, ajuda, correção e apoio em todo o desenvolvimento do trabalho.

Aos pesquisadores Luiz A. Martinelli, Jean P.H.B. Ometto, Susan E. Trumbore e Jim Elheringer pelos ensinamentos, empréstimos de aparelhos, discussões e as contribuições durante o desenvolvimento do trabalho.

Aos Drs. Luis R. Angelocci e Marcos S. Buckeridge pela inestimáveis contribuições com o trabalho.

Aos amigos Denis U. de Lima, Rafael V. Ribeiro e Tomas Domingues pelo apoio na leitura e discussão do trabalho.

Ao Joaquim dos Santos pela contribuição com organização, correção do meu plano de trabalho e apoio logístico.

Aos colegas do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia Alberto, Tatiane, Érika, Vilany e Rosana.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Isotópica, Jadson, Ney, Vânia, Santiago, Michele, Michela, José Mauro, Marquinho, Sérgio, Fátima, Adriana pelo bom convívio no trabalho.

A equipe de técnicos e estagiários do Laboratório de Ecologia Isotópica.

A equipe de campo da Estação Experimental de Silvicultura Tropical (Núcleo ZF-2) nas pessoas do Alessandro, Alquimar, Armando, Bertran, Chico, Geraldo, José (lindão), Menezes, Pedro, Quintiliano, Sebastião e Vanderlei.

A Jucleide pelo apoio e dedicação aos nossos filhos Sarah Talita e Edgard Filho e a estes dois por serem a alegria em minha vida.

Em especial gostaria de agradecer a minha mãe Edith Siza Tribuzy e ao meu pai Ivan de Azevedo Tribuzy, por não medirem esforços para que eu concluísse mais este curso.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	viii
LISTA DE TABELAS	xi
RESUMO	xiv
SUMMARY	xvi
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 Objetivo	3
1.2 Hipótese	3
2 REVISÃO DE LITERATURA	5
2.1 Mudanças globais e as florestas tropicais	5
2.2 Temperatura do dossel florestal	6
2.3 Temperatura foliar e assimilação de CO ₂	7
2.4 Teoria do modelo	11
3 MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1 Caracterização da área	16
3.1.1 Clima	16
3.1.2 Solo	18
3.1.3 Vegetação	19
3.2 Local de coleta dos dados	20
3.3 Variáveis climatológicas	21
3.4 Material vegetal estudado	21
3.5 Avaliações biofísicas	23
3.6 Medida da temperatura foliar	23

3.7 Avaliações fisiológicas	24
4 RESULTADOS.....	26
4.1 Caracterização micro-meteorológica	26
4.2 Temperatura foliar.....	31
4.3 Fotossíntese	40
4.4 Respiração.....	53
5 DISCUSSÃO.....	58
5.1 Temperatura Foliar	58
5.2 Fotossíntese	61
5.3 Respiração.....	66
5.4 Variação da temperatura foliar e assimilação de CO ₂	67
6 CONCLUSÃO	69
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	71

LISTA DE FIGURAS

Página

1	Precipitação na região de Manaus no período histórico de 1971 a 2000. Dados obtidos da estação meteorológica da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA/CPAA)	17
2	Balanço hídrico da região na Manaus no período histórico de 1961 a 1990. Dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) segundo Sentelhas <i>et al.</i> (2005)	18
3	Distribuição diurna média da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), nos períodos seco (a) e chuvoso (b)	27
4	Distribuição diurna média da temperatura do ar nos períodos seco (a) e chuvoso (b)	28
5	Distribuição diurna média da umidade relativa do ar (UR, —●—) e do déficit de saturação de vapor (DSV, —○—) nos períodos seco (a) e chuvoso (b)	29
6	Distribuição da precipitação para os períodos de avaliação da temperatura foliar, (a) no período de 26-07 a 27-08-03 na TN-S, (b) de 28-10 a 17-12-03 na T14, (c) de 20-12-03 a 04-02-04 na T34 e (d) de 13-02 a 23-03-04 na BBL4; as figuras (a) e (b) representam a precipitação do período de seco e (c) e (d) do período chuvoso	30
7	Variação da temperatura foliar máxima em função da altura em que a folha se encontrava no dossel florestal	31

8	Variação diurna da temperatura foliar (T_{fol} —) e da temperatura do ar (T_{ar} ----), (a) para o dossel de <i>Pouteria williamii</i> na TN-S no dia 24-08-03; (b) para o dossel de <i>Brosimum parinarioides ssp. Parinarioides</i> no dia 06-11-03, ambos (a e b) no período seco; (c) para o dossel de <i>Pouteria cf. erythorchrosa</i> na T34 no dia 25-01-04; e (d) para o dossel de <i>Capirona cf. decorticans</i> na BBL4 no dia 10-03-04, estas duas últimas (c e d) no período chuvoso.....	37
9	Variação da temperatura foliar no ciclo diurno durante as horas sem precipitação (a e c) e nas horas com precipitação (b e d). Dados coletados entre 26-07-03 e 27-08-03 na TN-S (a e b) e entre 28-10-03 e 17-12-03 na T14 (c e d).....	38
10	Variação da temperatura foliar no ciclo diurno durante as horas sem precipitação (a e c) e nas horas com precipitação (b e d). Dados coletados entre 20-12-03 e 04-02-04 na T34 (a e b) e entre 13-02-04 e 23-03-04 na BBL4 (c e d).....	39
11	Distribuição da fotossíntese máxima (A_{max}) por temperatura ótima (T_{ot}) para 29 indivíduos	40
12	Relações da fotossíntese máxima (A_{max}) de folhas de sol (●, —) e de sombra (○, - - -) com as características biofísicas das folhas, área específica foliar (a), composição isotópica do carbono 13 (b) e razão entre carbono e nitrogênio (c).....	42
13	Resposta da fotossíntese máxima (A_{max}) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{fol}) para folhas expostas ao sol (a) e para as folhas de sombra (b).....	44
14	Curvas de respostas da fotossíntese máxima (A_{max}) ao aumento da temperatura foliar (T_{fol}) de folhas de sol (●, —) e folhas de sombra (■, ----) Valores obtidos a partir das médias: da capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e respiração mitocondrial (R_d) de cada planta nas diferentes temperaturas foliares	45

15	Curvas de resposta média da capacidade máxima de transporte de elétrons ($J_{\max}$, $\mu\text{mol } e^-\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) e velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax} , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) em função da variação da temperatura foliar na comunidade estudada	47
16	Curva de resposta da condutância estomática (g_s) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{fol}), para folhas de sol (a) e sombra (b)	50
17	Resposta da condutância estomática (g_s) em média para folhas de sol (■) e sombra (●) da comunidade, em resposta à variação da temperatura foliar.....	52
18	Taxa respiratória (R_d) média para folhas de sol e sombra na temperatura ótima (T_{ot}) para fotossíntese máxima	53
19	Curva de resposta da respiração foliar (R_d) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{fol}) para folhas de sol (a) e sombra (b)	55
20	Resposta da respiração foliar (R_d) em média para folhas de sol (■), sombra (●), e o modelo médio dos grupos de folha (◇, – —) da comunidade, em resposta a variação da temperatura foliar	56

LISTA DE TABELAS

Página

1 Torres, identificações de campo (ID) e identificações botânicas das plantas utilizadas no estudo.....	22
2 Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR^2 são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na TN-S no período de 26-07-03 a 27-08-03.....	33
3 Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR^2 são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior	

e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na T14 no período de 28-10-03 a 17-12-03	34
4 Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR^2 são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na T34 no período de 20-12-03 a 04-02-04	35
5 Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR^2 são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na BBL4 no período de 13-02-04 a 23-03-04.....	36
6 Dados de trocas gasosas em cada local de coleta (Torre) para cada indivíduo (Planta), condição de exposição da folha a luz (Folha), de temperatura ótima (T_{ot}), curvatura (θ), capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}), fotossíntese máxima (A_{max}), respiração mitocondrial (R_d) e condutância estomática na temperatura de 31 °C (gs)	41
7 Razão ($J_{max}:V_{cmax}$), correlação da taxa de $J_{max}:V_{cmax}$, coeficiente de determinação (r^2) e probabilidade da equação de correlação nas diferentes temperaturas estudadas nas folhas de sol.....	48

8 Razão ($J_{\max}:V_{\max}$), correlação da taxa de $J_{\max}:V_{\max}$, coeficiente de determinação (r^2) e probabilidade da equação de correlação nas diferentes temperaturas estudadas nas folhas de sombra	49
--	----

VARIAÇÕES DA TEMPERATURA FOLIAR DO DOSSEL E O SEU EFEITO NA TAXA ASSIMILATÓRIA DE CO₂ NA AMAZÔNIA CENTRAL

Autor: EDGARD SIZA TRIBUZY

Orientador: Prof. Dr. PLÍNIO BARBOSA DE CAMARGO

RESUMO

O papel da Floresta Amazônica na ciclagem do carbono tem sido freqüentemente relatado, no entanto, pouco se sabe sobre os aspectos que regula nos processos de assimilação e liberação de carbono da biosfera para a atmosfera. O objetivo deste trabalho foi descrever as respostas dos processos de respiração e fotossíntese com a variação da temperatura foliar, utilizando características biofísicas e dados micro-meteorológicos, para prever a taxa assimilatória de CO₂ de um indivíduo ou da comunidade em estudo. A pesquisa foi conduzida na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (núcleo ZF-2), área de pesquisa da Coordenação de Pesquisa de Silvicultura Tropical (CPST) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), utilizando-se de 4 torres para o acesso as copas. Os elementos climáticos foram monitorados por estações micro-meteorológicas Li-1401. As medidas de temperatura foliar foram realizadas com o auxílio de termopares de cobre-contantan, sendo a fotossíntese e a respiração avaliadas com um analisador de gases por

infravermelho, com o qual foram obtidas curvas de respostas da fotossíntese a variação de radiação fotossinteticamente ativa (A-RFA), e a variação da concentração interna de CO₂ em 4 diferentes temperaturas (A-C_i-T). Os resultados mostraram que: a temperatura foliar está relacionada com a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a umidade relativa do ar (UR); a temperatura ótima da fotossíntese foi de 31,1 °C, onde a comunidade apresentou 7,6 μmol.m⁻².s⁻¹ de assimilação líquida de CO₂, e a partir desta temperatura houve uma diminuição da fotossíntese máxima; valores de temperaturas foliares maiores que 34,5 °C diminuíram a velocidade máxima de carboxilação e as acima de 35,7 °C diminuíram a capacidade máxima de transporte de elétrons; a condutância estomática decresceu com o aumento da temperatura foliar, dentro do intervalo de temperatura estudado, indicando que a limitação estomática pode ser o fator que mais afeta a fotossíntese; e a respiração contribuiu para que o balanço de carbono fosse menor com o aumento da temperatura foliar devido a respiração estar positivamente relacionada com a temperatura foliar. A taxa assimilatória de CO₂ foi diminuída devido a aumentos da temperatura foliar, sendo principalmente afetada pela diminuição da condutância estomática e do mesófilo e depois por aumentos da respiração foliar.

VARIATIONS CANOPY LEAF TEMPERATURE AND EFFECTS ON CO₂ ASSIMILATION RATE AT CENTRAL AMAZON

Author: EDGARD SIZA TRIBUZY

Adviser: Prof. Dr. PLÍNIO BARBOSA DE CAMARGO

SUMMARY

The role of the Amazon Rain Forest in the carbon budget has been often reported, however little is known about the aspects regulating the processes of carbon assimilation and its release from the biosphere to the atmosphere. The objective of this work was to describe the responses of respiration and photosynthesis processes related to leaf temperature variations by using biophysics characteristics and micro-meteorological data in order to predict CO₂ assimilation rates on individual or community level. The research was conducted at the Experimental Station for Tropical Forest research (ZF-2) of the National Institute of Research of the Amazon (INPA). For this study four towers were used to access the canopy. Climatic parameters were monitored by micro-meteorological stations Li-1401. The leaf temperature was measured using copper-constantan thermocouples. Photosynthesis and respiration were evaluated with an infra-red gas analyzer, generating light and CO₂ curves responses. The results showed that: the leaf temperature was related to the

photosynthetic active radiation (PAR) and to the relative air humidity (UR). The optimal photosynthesis temperature was 31,1 °C where the tree community presented 7,6 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ of net CO₂ assimilation. Above this temperature a reduction of the maximal photosynthesis was determined. Leaf temperatures higher than 34,0 °C decreased the maximal velocity of RuBP carboxylation and temperatures higher than 35,7°C decreased the maximal capacity of electrons transportation. The stomatal conductance decreased with increasing leaf temperatures within the temperature interval studied. The results indicated that the stomatal limitation probably represent the main factor that effects photosynthesis. The respiration contributes to reduce the carbon assimilation due to the increase of the leaf temperature because respiration is positively related to leaf temperature. Thus, the CO₂ assimilation rates decreased with an increase of leaf temperature and is mainly affected by a decrease of stomatal and mesophyll conductance and by an increase of leaf respiration.

1 INTRODUÇÃO

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 (CO_2) apresentou aumento de 28 % na sua concentração atmosférica após a revolução industrial, correspondendo ao maior valor de sua concentração nos últimos 420.000 anos (Clark, 2004; Petit *et al.*, 1999). E este cenário ressalta a importância da compreensão dos processos envolvidos na ciclagem do CO_2 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 CO_2 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).

Assim a compreensão da dinâmica do ciclo de carbono, baseado em dados obtidos em medidas de campo, é importante 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, são importantes para gerar informações sobre os efeitos dessas mudanças globais nos padrões de respostas da assimilação de CO₂ nos indivíduos ou ecossistemas.

A temperatura (T) tem grande influência nas trocas gasosas das plantas, afetando diretamente a fotossíntese e respiração. A resposta da assimilação líquida de CO₂ nas folhas devido a variação da T, pode ser expressa através de uma função de segundo grau, onde após a temperatura ótima, acréscimos de T representará uma diminuição desta taxa de assimilação líquida (Clark, 2004; Baldocchi e Amthor, 2001; Hikosaka, 1997).

A fotossíntese é o processo mais sensível as altas temperaturas, apresentando temperaturas ótimas que variam de 20 a 35 °C (Berry e Björkman 1980; Hikosaka, 1997; Schrader *et al.*, 2004). Em temperaturas elevadas há fechamento dos estômatos, contribuindo para a diminuição da concentração de CO₂ na câmara subestomática (C_i), e com isso há redução na capacidade fotossintética devido ao aumento da fotorespiração. Outros fatores como danos nas estruturas dos fotossistemas I e II, e na enzima de carboxilação podem contribuir com a efetiva diminuição da assimilação líquida (Ogren e Oquist, 1984; Brooks e Farquhar, 1985).

Dentro deste contexto, outro importante evento que contribui para o balanço de carbono de uma folha, é a resposta da respiração ao aumento de temperatura, que responde aumentando de forma exponencial, colaborando para a redução da assimilação líquida de CO₂ (Clark, 2004; Meir *et al.*, 2001; Loveys *et al.*, 2003).

Compreender como as mudanças globais modificam os aspectos que regulam os processos fisiológicos das plantas, é um dos grandes desafios da ciência, e este trabalho se propõe a colaborar com este entendimento.

1.1 Objetivo

Descrever a variação da temperatura foliar em função das características biofísicas: área específica foliar (AEF), teor de nitrogênio (N) e carbono (C) da folha, e dados micro-meteorológicos: temperatura do ar (T_{ar}), umidade do ar (UR) e radiação fotossinteticamente ativa (RFA), e as respostas dos processos de respiração e fotossíntese em função da temperatura foliar de um indivíduo ou na comunidade em estudo.

1.2 Hipótese

H1: A temperatura foliar está correlacionada com as características micro-meteorológicas do ambiente e biofísicas dos indivíduos.

As características biofísicas são determinadas nos indivíduos através de suas respostas aos fatores ambientais. Por exemplo, tamanho e massa foliar estão associados à quantidade de energia a que o indivíduo é exposto. Assim, folhas mais expostas, como as do dossel florestal, desenvolverão características para interagir com as condições de dossel.

H2: A temperatura foliar é o fator determinante do processo de fotossíntese em folhas do dossel florestal.

O aumento de temperatura pode: alterar a estrutura das enzimas envolvidas no processo de carboxilação, aumentar a fluidez das membranas do cloroplasto 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.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Mudanças globais e as florestas tropicais

A percepção das alterações ambientais em escala global 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; Grace 2004; Clark, 2004).

O aumento da concentração dos gases do efeito estufa na atmosfera tem causado alterações climáticas, interferindo diretamente: na quantidade e qualidade de luz que chega na biosfera; no aumento da temperatura global da ordem de $0,6 \pm 0,2$ °C; e na frequência do fenômeno “El Niño” onde nas regiões das florestas tropicais úmidas este aumento de temperatura tem sido acompanhado de precipitações anuais menores (Clark, 2004; Malhi e Wright, 2004; Schöngart *et al.*, 2004; Cole, 2001; Laurance e Williamson, 2001).

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 compreendem um significativo estoque e podem funcionar como dreno de carbono (Grace, 2004; Clark, 2004; Chambers *et al.*, 2001).

As florestas tropicais apresentam grande parte do carbono na forma de biomassa, contendo mais de 75% do C terrestre armazenado (Grace *et al.*,

2001). São caracterizadas por uma alta taxa de produtividade primária, podendo-se conseqüentemente atribuir a estas florestas uma grande fração da produtividade global (Baldochi e Meyes, 1991; Grace *et al.*, 2001). Field *et al.* (1998) encontrou que em termos globais estas florestas apresentam uma produtividade primária líquida (PPL) de 17,8 Pg de C, aproximadamente 31 % do PPL global, sendo a Amazônia corresponde a cerca de 40 % deste tipo de floresta em todo mundo (FRA FAO, 2001).

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

2.2 Temperatura do dossel florestal

Todos os organismos interagem com o seu ambiente físico através das trocas de energia. A temperatura é de fundamental importância afetando toda a atividade metabólica das plantas (Elhringer, 1989), sendo um dos principais fatores que determinam a distribuição das espécies de plantas nos diferentes ecossistemas do mundo. O estabelecimento das espécies de plantas depende diretamente de fatores como a temperatura mínima, média e máxima (Bassow *et al.*, 1994).

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_{fol}) resulta de como a planta com suas características morfológicas e

fisiológicas, consegue controlar o balanço de energia absorvida, o fluxo de calor sensível, o fluxo de calor latente ou alguma combinação destes fatores (Ferguson *et al.*, 1973; Gates, 1964).

Segundo Gates (1964), a temperatura da planta é um parâmetro com o qual se pode inferir sobre processos fisiológicos da planta. Assim, quando a T_{fol} fica mais elevada, próxima da temperatura letal, a capacidade de dissipação de energia da folha pode significar a diferença entre a manutenção ou 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 (Bazzaz, 1998; Gates, 1964).

Freqüentemente, a radiação solar nas regiões tropicais eleva a T_{fol} 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_{fol} e temperatura do ar (T_{ar}) pode exceder freqüentemente a 7 °C (Ishida *et al.*, 1999).

2.3 Temperatura foliar e assimilação de CO₂

A assimilação de CO₂ nas plantas dos trópicos é o resultado final de um conjunto de processos que são regulados por fatores intrínsecos e extrínsecos a planta. As altas temperaturas foliares têm sido apontadas por muitos autores, como o principal fator que afeta a fixação de carbono nas diversas etapas do processo (Atkin *et al.*, 2000; Medlyn *et al.*, 2002b; Medlyn *et al.*, 2002a; Bernacchi *et al.*, 2001; Griffin *et al.*, 2002).

A fotossíntese é um dos processos fisiológicos mais sensíveis ao calor, visto que temperaturas 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 e 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 CO₂, como no nível dos fotossistemas, ocasionando a fotoinibição ou fotodestruição (Medlyn *et al.* 2002a; Medlyn *et al.* 2002b; Bernacchi *et al.*, 2001; Bassow *et al.*, 1994; Schöngart *et al.*, 2004; Siebke *et al.*, 2002).

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. Outros autores têm mostrado que a Rubisco é uma enzima que mantém atividade mesmo em temperaturas relativamente mais altas que o ponto de temperatura ótima da fotossíntese (Bernacchi *et al.*, 2001; medlyn *et al.*, 2002b; Medlyn *et al.*, 1999).

Elevadas T_{fol} 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; Vargas-Luna *et al.*, 2003; Leahey *et al.*, 2003). Schrader *et al.* (2004) verificaram que a fotorespiração faz parte de uma estratégia de dissipação de energia que é importante para manutenção dos fotossistemas.

Os fotossistemas são muito sensíveis a variação de temperatura, pois estão dispostos na membrana do tilacóide (Badretdinov *et al.*, 2002) e para Niinemets *et al.* (1999) pequenos aumentos da temperatura, podem refletir em maior fluidez destas membranas ocasionando desorganização no aparato fotoquímico.

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).

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 as espécies, grupos funcionais e ambientes em que a folha se desenvolve (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.

O mecanismo de controle da condutância estomática (gs) 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 vapor entre o ar e a folha (Leakey *et al.*, 2003; wan *et al.*, 2004; Uddling *et al.*, 2004; Angelocci *et al.*, 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.

A resposta da condutância estomática ao aumento da temperatura do ar (T_{ar}) é descrita como uma redução dos seus valores (Poons e Welschen, 2003; Leakey *et al.*, 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 *et al.*, 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} .

Para Bassow *et al.* (1994) outro fator que corrobora para a diminuição da assimilação de CO_2 nas condições de altas temperaturas do ar é a condutância do CO_2 no mesofilo. Bernacchi *et al.* (2001) afirmaram que a difusão de CO_2 não obedece a um padrão de resposta ao acréscimo de T_{ar} , sugerindo que este fluxo interno de CO_2 está mais correlacionado com a abertura e fechamento estomático.

A transpiração (E) é muito importante para a planta 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 $1,84 \text{ mmol.H}_2\text{O.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ pode causar uma diminuição da temperatura foliar em até 5°C (Gates, 1964).

Entendendo a taxa de assimilação de CO_2 , como o balanço de entrada e saída de carbono, a respiração tem papel primordial quando se discute os efeitos do aumento da temperatura, pois este processo metabólico apresenta respostas de aumentos de forma exponencial (Clark, 2004; Atkin *et al.* 2000). 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 (R) 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 (Q_{10}), pode variar de 1,5 a 4,1 (Clark, 2004; Meir *et al.*, 2001; Loveys *et al.*, 2003).

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} (o aumento proporcional do processo metabólico com o aumento de 10°C na temperatura) 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 (Ryan *et al.*, 1994).

Vários estudos caracterizam a fotossíntese e respiração em sub-bosque nas florestas tropicais (Mulkey *et al.*, 1996; Swaine, 1996; Ryan *et al.*, 1994), mas poucos focalizam as características das folhas do dossel (Zotz e Winter, 1993; Zotz e Winter, 1996) e segundo Rijkers *et al.* (2000), os que existem referem-se a um número reduzido de espécies.

Não obstante, vários atributos destes processos estão fortemente correlacionados com parâmetros (temperatura foliar, área específica foliar, concentração de nitrogênio) que apresentam menores dificuldades de quantificação nas folhas do dossel e que podem ser utilizados para estimar a produtividade primária líquida de um sistema biológico com precisão razoável (Reich *et al.*, 1997).

2.4 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 CO_2 na câmara subestomática (C_i) e no ambiente (C_a), detalha a taxa de assimilação de CO_2 , 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 de RuBP no cloroplasto está próxima a saturação (Katul *et al.*, 2000; Medlyn *et al.*, 2002a; Schrader *et al.*, 2004; Ninements *et al.*, 1999 e Pons e Welschen, 2003).

Modelos desenvolvidos por Farquhar (Farquhar *et al.*, 1980; Farquhar e Sharkey, 1982; De Pury e 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:

$$A = \min \{P_v, P_j\} - R_{fol} \quad \text{Eq.(1)}$$

$$P_j = J(C_i - \Gamma^*) / (4C_i + 8\Gamma^*) \quad \text{Eq.(2)}$$

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

onde,

R_{fol} é respiração da folha na incidência de luz; J é a taxa de transporte de elétrons; V_{cmax} é a taxa de máxima atividade de Rubisco; C_i é a concentração intercelular de CO_2 ; Γ^* é o ponto de compensação de CO_2 na ausência de respiração foliar sob incidência de luz; k_r é a constante efetiva de Michaelis-Menten para a Rubisco nas reações de carboxilação e oxigenação.

J é modelado como uma função da radiação fotossinteticamente ativa efetivamente absorvida (RFA) dada por:

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

onde,

θ é a curvatura da resposta de transporte de elétron a radiação; J_{max} é a taxa potencial máxima de transporte de elétrons; I_e é a RFA que foi efetivamente absorvida pelo fotossistema II (PSII) (Medlyn *et al.* 1999).

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 e 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 e Thornley, 2000).

A (Eq. 4) é usada para obter θ a partir das curvas de resposta da fotossíntese a 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_{fol} 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_{fol} , é possível estabelecer comparações com as relações estabelecidas por Medlyn *et al.* (1999).

Os valores de I_e podem ser determinados pela equação:

$$I_e = [(1 - f)/2]\alpha I_0 \quad \text{Eq. (5)}$$

onde,

f é o fator de correção espectral (0,15); α é capacidade da folha em absorver luz (assumido como 0,85); e I_0 é a radiação fotossinteticamente ativa incidente (Medlyn *et al.* 1999).

Os valores de I^* e k_r são funções complexas dependentes da temperatura e são descritos nas equações:

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

$$k_r = k_c(1 + O/k_o) \quad \text{Eq. (7)}$$

onde,

T é a temperatura da folha; k_c é a constante de Michaelis-Menten para Rubisco na função carboxilase; O é pressão parcial intercelular do oxigênio (assumida como 0,21 mol.mol⁻¹ de O₂; e k_o é a constante de Michaelis-Menten para Rubisco na função oxigenase (Medlyn *et al.*, 1999).

Os valores de k_c e K_o são determinados pelas equações:

$$K_c = 404 \exp (59,4 (T - 25) / (298R (T + 273))) \quad \text{Eq. (8)}$$

$$K_o = 2,48 \cdot 10^5 \cdot \exp(36(T - 25) / (298R(T + 273))) \quad \text{Eq. (9)}$$

onde,

T é a temperatura da folha; e *exp* é a função exponencial na base 10.

Há ainda outras importantes respostas a explorar como correlações entre A e T_{fol} (fotossíntese em função da temperatura foliar), A e RFA (fotossíntese em função da radiação fotossinteticamente ativa), A e DPV (fotossíntese em função do déficit de pressão de vapor do ar) e A e u_e (fotossíntese em função taxa de fluxo de ar turbulento).

Para Meinzer e Goldstein (1996) uma das dificuldades implícitas é a mudança dos fluxos de ar junto a folha, o que pode aumentar as dificuldades de se extrapolar medidas de troca gasosa em folhas isoladas para árvores inteiras.

Outros estudos mostraram que altos valores de déficit de pressão de vapor (DPV), causaram diminuições na fotossíntese e condutância estomática (g_s) (Siebke *et al.*, 2002; Pons e Welschen, 2003). Ishida *et al.* (1999) verificaram que o balanço de CO₂ apresenta decréscimos nos horários próximos ao meio-dia sugerindo que este declínio esteja relacionado ao aumento das taxas de respiração (R), aumento da temperatura foliar favorecendo a reação oxigenase da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase (Rubisco) e a diminuição da condutância de CO₂ no mesofilo (g_c) que é uma variável chave, pois é determinante da razão C_i/C_a (Farquhar e Sharkey, 1982).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Este trabalho foi desenvolvido na Amazônia Central, na Estação Experimental de Silvicultura Tropical (núcleo ZF-2), área de pesquisa da Coordenação de Pesquisa de Silvicultura Tropical (CPST) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), e está localizada nas coordenadas 2°36' S, 60°12' W e a 90 m de altitude em relação ao nível do mar.

Este trabalho foi realizado para atender as necessidades de respostas sobre padrões das variações fisiológicas do dossel florestal na Amazônia central e contou com o apoio dos projetos “Large Biosphere and Atmosphere” (LBA), Manejo Florestal na ZF-2 (PICULUS) e Pesquisas da Floresta Amazônica Brasileira (JACARANDA).

O LBA é um projeto de colaboração internacional de grande escala e caráter multidisciplinar que tem como objetivo entender o funcionamento do ecossistema amazônico no cenário das mudanças globais e mudanças do uso da terra na região.

O PICULUS é um projeto de manejo sustentado da floresta que tem como objetivo organizar as ações necessárias para ordenar os fatores de produção, combinando a exploração sustentada com a preservação da floresta.

E o JACARANDA é um programa de colaboração em pesquisa sobre a Amazônia brasileira entre o governo Brasileiro e o Japão e foi direcionado com o objetivo maior de atingir o uso sustentável dos recursos florestais, buscando

aumentar os conhecimentos biológico e ecológico, para aperfeiçoar as tecnologias para a conservação da floresta amazônica e a recuperação de suas áreas já degradadas.

3.1 Caracterização da área

3.1.1 Clima

De acordo com a classificação de Köppen, o clima da região é do tipo “Amw”, caracterizado como quente e úmido e denominado também de tropical chuvoso, pois apresenta temperaturas, umidades e precipitações elevadas. A temperatura média anual é de 26,7 °C, com valores de mínima e máxima de 23,5 °C e 31,2 °C respectivamente, sendo a umidade relativa média anual de 84%.

A precipitação anual média medida entre 1961 e 1990 é de 2.285 mm. Há dois períodos sazonais distintos quanto ao regime pluviométrico, que resultam do movimento anual de zona da convergência intertropical causando na região um período seco e um chuvoso (Marengo e Nobre, 2001).

Tomando como base uma série histórica do período de 1971 a 2000, a época seca é caracterizada por uma precipitação em torno de 125 mm.mês⁻¹ se estendendo geralmente pelos meses de julho a outubro, enquanto a estação chuvosa é caracterizada por meses com precipitações superiores a este valor, apresentando médias mensais em torno de 258 mm.mês⁻¹ entre os meses de novembro a junho (Figura 1).

O período seco pode se estender mais ou menos a cada ano e para Sombroek, 2001; e Chambers *et al.*, 2004 ele pode ser caracterizado por épocas onde a precipitação mensal seja próxima de 100 mm.mês⁻¹.

Figura 1 – Precipitação na região de Manaus no período histórico de 1971 a 2000. Dados obtidos da estação meteorológica da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA/CPAA)

O balanço hídrico da região em uma série histórica no período de 1961 a 1990 mostra que a região apresentou um déficit de água no solo para os meses de junho a novembro, enquanto nos meses de dezembro a maio há um excedente de água como mostra a Figura 2 (Sentelhas *et al.*, 2005).

Figura 2 – Balanço hídrico da região na Manaus no período histórico de 1961 a 1990. Dados obtidos do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) segundo Sentelhas *et al.* (2005)

3.1.2 Solo

O solo mais bem representado nas bacias hidrográficas da ZF-2 é o Latossolo Amarelo Álico, argiloso, que ocupa a superfície dos platôs, cuja fase de referência sob floresta é caracterizado pela presença de um horizonte médio, poroso, situado entre dois horizontes pouco porosos e que este solo é composto pelos sedimentos terciários do Grupo Barreiras, que são constituídos de minerais resistentes a alteração, tais como a caolinita, o quartzo, os óxidos e hidróxidos de ferro e o alumínio (Chauvel, 1982).

Na região a topografia apresenta seqüências de platôs, encostas e baixios. Ferraz *et al.* (1998) relatam que os solos dos platôs apresentaram textura argilosa; nas encostas, variaram de argilo-arenosos próximos aos platôs e areno-argilosos próximos aos baixios e, os solos nas áreas de baixio, apresentaram textura arenosa. Os solos foram classificados em três tipos:

Latossolo amarelo nos platôs; Podzólicos-Amarelo nas encostas e Arenossolos hidromórficos nos baixios.

O padrão de distribuição vertical dos teores dos nutrientes trocáveis K, Ca e Mg indicam que é na camada mais próxima a cobertura vegetal onde se processa com maior intensidade a ciclagem de nutrientes. A conservação da matéria orgânica nesses solos é fator importante para a manutenção da fertilidade dos solos. A disponibilidade de nutrientes para as plantas é baixa, e os solos podem ser classificados como distróficos (Ferraz *et al.*, 1998).

As maiores concentrações dos micronutrientes Fe, Mn e Cu estão nos solos dos platôs, o que pode ser associados a textura argilosa desses solos. A oferta de Fe e Zn para as plantas nos solos arenosos é provavelmente reduzida, devido aos maiores teores desses nutrientes estarem abaixo da zona principal de enraizamento das plantas (Ferraz *et al.*, 1998).

3.1.3 Vegetação

A área de estudo é coberta por uma floresta tropical úmida densa de terra firme, típica da parte central da região amazônica (Higuchi *et al.*, 1997). Segundo Radam-Brasil (1978) tomando como base a geomorfologia esta região, ela é denominada de sub-região dos Platôs da Amazônia e tomando como base o levantamento florístico de inventários florestais, denomina-se como Macro-ambiente de Relevo Tabular, no qual a cobertura vegetal densa é freqüentemente alterada por manchas de floresta aberta, onde os estratos arbustivos e herbáceos são compostos por regeneração natural das espécies arbóreas, palmeiras e plantas não vasculares.

A composição florística da área é bastante heterogênea, o índice de Shannon-Wiener para duas parcelas de inventário permanente foi de 4,39 e 4,59 (Higuchi *et al.*, 1998). De acordo com Carneiro (2004), trabalhando em

cerca de 10 ha, a composição florística da região estudada nas topografias tipo platô e baixio apresentaram 737 espécies, pertencentes a 238 gêneros e 59 famílias.

As famílias que apresentaram maior número de indivíduos foram: Lecythidaceae com quinhentos e cinco (505) indivíduos, Sapotaceae (498), Arecaceae (343), Euphorbiaceae (306), Burseraceae (291), Chrysobalanaceae (258), Fabaceae (255), Caesalpiniaceae (240), Lauraceae (136), Mimosaceae (134), Myristicaceae (126), Annonaceae e Moraceae (114) cada uma, Bombacaceae (108) e Humiriaceae (70), somando 80,1 % do total dos indivíduos amostrados. As famílias mais ricas em espécies foram: Sapotaceae (61 espécies), Lecythidaceae (36) e Burseraceae (27) (Carneiro, 2004).

3.2 Local de coleta dos dados

O acesso às copas no dossel florestal, que estava aproximadamente entre 18 e 30 metros de altura do nível do solo, se deu através de 4 torres situadas nos quilômetros (km) 14, 23, 33 e 34 da estrada que leva à Estação Experimental de Silvicultura Tropical (ZF-2). Duas destas torres já estavam instaladas na área da ZF-2, uma no quilômetro 14 com as coordenadas 02°35,348' Sul (S), 60°06,916' Oeste (O) e 141 m de altitude em relação ao nível do mar (Atl) chamada de T14 e a outra no quilômetro 34 com as coordenadas 02°63,538' S, 60°12,431' O e 140 m Alt chamada de T34.

As outras duas foram instaladas no decorrer do trabalho com o apoio dos projetos LBA, PICULUS e JACARANDA, sendo que uma delas foi instalada na área do projeto BIONTE no quilômetro 23 da estrada que leva à ZF-2 localizadas nas coordenadas 02°37,867'S, 60°09,262'O e 137 m Alt chamada BBL4 e outra no quilômetro 33 instalada na parcela permanente do projeto

JACARANDA, sob as coordenadas de 02°35,909'S, 60°12,431'O e 129 m Alt chamada de TN-S.

3.3 Variáveis climatológicas

As condições micro-meteorológicas das áreas de estudo foram obtidas utilizando-se estações meteorológicas automáticas modelo LI-1401 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). As variáveis medidas foram: temperatura do ar, umidade relativa do ar, radiação fotossinteticamente ativa e precipitação. Os dados foram armazenados em um datalogger LI-1400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). A compilação dos dados foi feita com software LI-1400 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). Os dados médios foram registrados a cada 15 minutos durante.

3.4 Material vegetal estudado

Avaliaram-se as características biofísicas, fisiológicas e temperaturas de folhas completamente expandidas (maduras) na parte superior do dossel ao redor das quatro torres. O critério de seleção das folhas observada no estudo foi aleatório. Na T14 foram alcançadas 9 plantas entre 20 e 31 m de altura, na BBL4 foram outras 8 plantas entre 18 e 30 m de altura, na TN-S foram estudadas 5 plantas entre 18 e 35 m de altura e na T34 foram 7 entre 18 e 31 m de altura, as quais foram identificadas botanicamente conforme Tabela 1.

Tabela 1. Torres, identificações de campo (ID) e identificações botânicas das plantas utilizadas no estudo

Local	ID	Família	Espécie
T14	1	Caesalpiniaceae	<i>Peltogine excelsa</i>
T14	2	Leg: Mimosoideae	<i>Inga sp.</i>
T14	3	Moraceae	<i>Brosimum parinarioides</i> ssp. <i>parinarioides</i>
T14	4	Bignoniaceae	<i>Jacaranda copaia</i>
T14	5	Burseraceae	<i>Protium apiculatum</i>
T14	6	Burseraceae	<i>Protium sp.</i>
T14	7	Meliaceae	<i>Guarea sp.</i>
T14	cipó 1	Menispermaceae	<i>Abuta cf. panurensis</i>
T14	cipó 2	Fabaceae	<i>Macherium sp.</i>
T14	cipó 3	Dilleniaceae	<i>Tetracera amazonica</i>
BBL4	183	Clusiaceae	<i>Caraipa grandifolia</i>
BBL4	184	Lauraceae	<i>Licaria martiniana</i>
BBL4	185	Sapotaceae	<i>Pouteria macrophylla</i>
BBL4	186	Rubiaceae	<i>Capirona cf. decorticans</i>
BBL4	187	Humiriaceae	<i>Vantanea parviflora</i>
BBL4	x38	Anisophylleaceae	<i>Anisophyllea manausensis</i>
BBL4	x39	Sapotaceae	<i>Pouteria reticulate</i>
BBL4	x40	Euphorbiaceae	<i>Micrandropsis scleroxylon</i>
TN-S	560	Leg: Mimosoideae	<i>Zygia racemosa</i>
TN-S	561	Sapotaceae	<i>Micropholis guyanensis</i> ssp. <i>duckeana</i>
TN-S	565	Sapotaceae	<i>Pouteria anomala</i>
TN-S	567	Sapotaceae	<i>Pouteria williamii</i>
TN-S	568	Lauraceae	<i>Licania octandra</i>
TN-S	570	Lecythidaceae	<i>Eschweilera wachenheimii</i>
T34	1	Sapotaceae	<i>Pouteria anomala</i>
T34	2	Sapotaceae	<i>Micropholis guyanensis</i> ssp. <i>duckeana</i>
T34	3	Sapotaceae	<i>Pouteria cf. erythrochrysa</i>
T34	4	Chrysobalanaceae	<i>Couepia longipendula</i>
T34	5	Lecythidaceae	<i>Eschweilera coriacea</i>
T34	6	Lecythidaceae	<i>Eschweilera cf. micrantha</i>
T34	7	Quiinaceae	<i>Quiina cf. negrensis</i>
T34	cipó 1	Não identificada	<i>Planta não identificada</i>

Obs: A identificação botânica foi feita no departamento de botânica do Inpa – SAPECA.

3.5 Avaliações biofísicas

As seguintes características biofísicas foram avaliadas: área específica foliar (AEF), massa específica foliar (MEF), temperatura foliar (T_{fol}), teor de nitrogênio (N) teor de carbono (C) e composição isotópica de carbono ($\delta^{13}C$) e do nitrogênio ($\delta^{15}N$) dos tecidos foliares estudados.

Área específica foliar (AEF) dada em $cm^2.g^{-1}$ e massa específica foliar (MEF) dada em $g.m^{-2}$ foram obtidas pelas relações de área foliar (AF) e massa seca foliar (MS). Para determinar a área foliar (cm^2) foi utilizado um integrador de área foliar LI-3000 (LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA). Após a determinação de área foliar o material foi levado para estufa com temperatura de $75^{\circ}C$ por 72 horas, para determinação da massa seca em gramas (g) com auxílio de uma balança analítica 4800 pm (Mettler-Toledo, Inc.).

As concentrações de C e N foram expressas em relação a MEF ($g.m^{-2}$), e foram determinadas através de um analisador elementar (Carlo Erba) acoplado a um espectrômetro de massa (Finnigan Mat – Delta plus) no Laboratório de Ecologia Isotópica do CENA/USP, Piracicaba, SP, Brasil

3.6 Medida da temperatura foliar

Determinou-se a temperatura foliar (T_{fol}) em dois períodos sazonais, estação seca e chuvosa. Para o desenvolvimento do trabalho considerou-se que os dados obtidos nas torres TN-S entre 26-07-03 e 27-08-03 e T14 entre 28-10-03 e 17-12-03 observando-se 25 folhas em cada torre, como dados coletados no período seco, pois a maior precipitação local no período de 31 dias foi de 103 mm. O período chuvoso foi caracterizado por uma precipitação maior que 400 mm por mês. Neste período determinou-se a T_{fol} nas torres T34

e BBL4, onde foram coletados entre 20-12-03 a 04-02-04 com 22 folhas amostradas e entre 13-02-04 e 23-03-04 com 24 folhas amostradas, respectivamente.

A T_{fol} foi monitorada a cada 15 minutos com a utilização de 25 termopares (TC) (cobre-constantan, 0,08 mm, AWG40, Omega Engineering, Stanford, CT, USA). Os TC foram mantidos em contato com as folhas utilizando-se fitas adesivas com micro-poros (surgical tape 1538-0, 3MTM Company, USA), colocados na porção abaxial de folhas completamente expandidas.

Para armazenamento e coleta dos dados foi utilizado um datalogger modelo CR10X, um armazenador de dados do modelo SM4M e um multiplexador modelo AM25T (Campbell Scientific, Inc.). O programa utilizado para interface entre datalogger e o computador foi o PC208W (Campbell Scientific, Inc.).

Em cada um destes locais e períodos de coleta de dados, foi instalada uma estação micro-meteorológica com horários de coletas sincronizados para controle das condições climáticas locais.

3.7 Avaliações fisiológicas

Avaliou-se as respostas da respiração das folhas (R_{fol}) e da fotossíntese (A) às variações de radiação fotossinteticamente ativa (RFA), temperatura foliar (T_{fol}) e concentração de CO_2 na câmara subestomática (C_i), desenvolvendo-se curvas de respostas entre A e C_i em diferentes temperaturas foliares.

As trocas gasosas (respiração foliar e fotossíntese) foram quantificadas nas mesmas plantas em que se quantificou o crescimento, utilizando um analisador de gás 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 CO₂ e de temperatura. As medições só foram realizadas quando o coeficiente combinando as variações de gás carbônico, água e fluxo de ar (ΔCO_2 , $\Delta\text{H}_2\text{O}$ e Δu_e , respectivamente) apresentou-se abaixo de 1,0%.

Para cada folha 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-C_i) em diferentes temperaturas foliares: entre 25 e 29 °C; 30 e 34 °C; 34 e 38 °C; e uma última nas temperaturas superiores a 39 °C. As curvas foram realizadas entre os horários das 07:00 às 14:00 horas.

4 RESULTADOS

4.1 Caracterização micro-meteorológica

A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) foi diferente nos dois períodos sazonais. No período seco a média diurna foi de $718,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com valores máximos de $2400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. A estação chuvosa foi caracterizada por uma RFA média de $527,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, com taxas de fluxo de fótons de até $2200 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. A Figura 3 mostra a variação média da RFA ao longo do dia nos períodos seco e chuvoso. Estes valores de RFA são correspondentes aos horários em que não ocorreram eventos de precipitação.

Quando ocorre um evento de precipitação, mesmo que de apenas 1 mm em 15 minutos, não foi detectada diferenças estatisticamente significativas para as médias de RFA nas duas épocas e valores os médios passaram para a ordem de $112,3 \pm 50 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ na estação seca e $82,8 \pm 30 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ na estação chuvosa.

Figura 3 – Distribuição diurna média da radiação fotossinteticamente ativa (RFA), nos períodos seco (a) e chuvoso (b)

No período chuvoso, verificaram-se temperaturas médias do ar (T_{ar}) menores que aquelas verificadas no período seco, quando a T_{ar} foi de $28,4 \pm 0,1$ °C, enquanto no período chuvoso a T_{ar} foi de $27,1 \pm 0,1$ °C. A Figura 4 ilustra a variação da temperatura média do ar para o ciclo diurno nas duas épocas sazonais. Considerando os horários de chuvas, o mesmo observado

para RFA também acontece com T_{ar} , ou seja, as médias nas duas épocas são semelhantes, quando se verificou valores médios de $23,8 \pm 0,4$ °C.

Figura 4 – Distribuição diurna média da temperatura do ar nos períodos seco (a) e chuvoso (b)

A umidade relativa do ar (UR) também foi distinta nos dois períodos sazonais com médias de $73,8 \pm 0,5$ % no seco e $82,8 \pm 0,5$ % no chuvoso. Com a presença de chuva a UR média diária aumentou para $96,0 \pm 1,8$ % e $77,8 \pm$

0,4 % nos períodos chuvoso e seco, respectivamente. O déficit de saturação de vapor (DSV) apresentou valores de 0,43 kPa na época chuvosa e 0,73 kPa para a seca, na presença de precipitação os valores passaram a 0,14 e 0,31 kPa, respectivamente. A Figura 5 ilustra que no intervalo entre 11:00 e 17:00 horas há uma maior indisponibilidade de água no ar atmosférico nos dois períodos sazonais.

Figura 5 – Distribuição diurna média da umidade relativa do ar (UR, —●—) e do déficit de saturação de vapor (DSV, -○-) nos períodos seco (a) e chuvoso (b)

A precipitação (Prec) foi de 40 mm na TN-S no período de 26-07-03 a 27-08-03. Na T14 o período de coleta foi de 28-10-03 a 17-12-03 e apresentou uma Prec de 174 mm. Como a precipitação mensal nestas duas áreas foi menor que 105 mm e os períodos de avaliação estão na maior parte do tempo no período de déficit no balanço hídrico regional, considerou-se estes dois representativos do período seco. Nas demais torres a precipitação mensal foi superior a 400 mm.mês⁻¹ caracterizando uma estação chuvosa. Na T34 a Prec foi de 421 mm no período de 20-12-03 a 04-02-04 e na BBL4 onde as medições foram realizadas entre 13-02-04 e 18-03-04 a Prec foi de 456 mm. A Figura 6 apresenta a distribuição da precipitação nos diferentes períodos de avaliação.

Figura 6 – Distribuição da precipitação para os períodos de avaliação da temperatura foliar, (a) no período de 26-07 a 27-08-03 na TN-S, (b) de 28-10 a 17-12-03 na T14, (c) de 20-12-03 a 04-02-04 na T34 e (d) de 13-02 a 23-03-04 na BBL4; as figuras (a) e (b) representam a precipitação do período de seco e (c) e (d) do período chuvoso

4.2 Temperatura foliar

Analisando os dados de temperatura foliar (T_{fol}) foram verificadas interações entre esta variável e as características meteorológicas locais. Os valores médios para a T_{fol} foram de $34,4 \pm 1,8$ °C no período seco e $33,1 \pm 2,2$ °C, no período chuvoso. Em média a T_{fol} foi 6 °C superior a temperatura do ar (T_{ar}) para ambos os períodos.

As características biofísicas estiveram pouco relacionadas com a T_{fol} , área foliar, área específica foliar e massa específica foliar apresentando baixos coeficientes de correlação (r^2), todos menores que 0,11. Nos casos em que as temperaturas das folhas estiveram mais elevadas, a altura em que a folha se encontrava no dossel florestal foi a característica biofísica que apresentou melhor correlação com T_{fol} ($r^2 = 0,24$ e probabilidade (P) < 0,0001). Desta forma as folhas que se encontravam na porção superior do dossel foram aquelas com os maiores valores de T_{fol} (Figura 7). Não se verificou relação entre as T_{fol} médias e mínimas com as características biofísicas.

Figura 7 – Variação da temperatura foliar máxima em função da altura em que a folha se encontrava no dossel florestal

As altas temperaturas foliares estiveram associadas com altas taxas de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e a baixos valores de umidade relativa do ar (UR), enquanto que, para as horas em que as condições ambientais eram de baixas taxas de RFA e altas UR, foram verificadas as menores T_{fol} . Com base neste fato, observado nos dados de campo, foi criado um modelo empírico médio, correlacionando-se em uma regressão múltipla, T_{fol} como respostas das variações de RFA e UR, encontrando-se uma equação que descreve a variação de T_{fol} que é dada por:

$$1/T_{fol} = 2,48exp^{-06}UR^2 - 1,82exp^{-04}UR - 1,83exp^{-06}RFA + 0,0363 \quad \text{Eq.(10)}$$

onde,

T_{fol} é a temperatura foliar; exp é o símbolo da exponencial na base 10; UR é a umidade relativa do ar (%); e RFA é a radiação fotossinteticamente ativa ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Esta equação média de regressão múltipla apresentou um $r^2 = 0,86$ e $P < 0,0001$, com $n = 97$ folhas amostradas.

Para descrever as variações de T_{fol} que ocorrem nas folhas durante o ciclo diurno, criou-se respostas, fornecendo ao modelo empírico de cada folha as condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente), para determinar os valores de T_{fol} quando a folha teria as menores temperaturas (T_{min}), e também sob a condição inversa, quando ocorre baixa UR e alta RFA (45 % de UR e RFA de 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) encontrando-se os maiores valores para a temperatura foliar (T_{max}).

Observando os dados gerados a partir do modelo empírico verificou-se que nas horas em que as folhas estavam sob a condição de T_{min} , a temperatura máxima encontrada foi de $24,9 \pm 2,3$ °C, podendo chegar a temperaturas de no mínimo $21,4 \pm 1,6$ °C. Nas horas de T_{max} a variação observada foi bem maior, sendo que a média para temperatura máxima foi de 38,4 °C variando entre 26,9 e 52,5 °C. As Tabelas 2, 3, 4 e 5 mostram os valores encontrados pela

utilização do modelo para cada folha amostrada das torres TN-S, T14, T34 e BBL4, respectivamente.

Tabela 2. Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR² são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na TN-S no período de 26-07-03 a 27-08-03

Planta	y-int	Constantes de $f(1/T_{\text{fol}})$			Temperatura foliar		
		RFA	UR	UR ²	Máxima	Mínima	Amp
560	0,025	-1,1E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	1,2E ⁻⁰⁶	39,4	20,6	18,8
560	0,027	-1,7E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	1,1E ⁻⁰⁶	38,9	20,6	18,3
560	0,028	-8,7E ⁻⁰⁷	1,1E ⁻⁰⁵	1,7E ⁻⁰⁶	36,4	20,8	15,6
568	0,028	-9,1E ⁻⁰⁷	-2,4E ⁻⁰⁸	1,8E ⁻⁰⁷	37,0	20,5	16,5
568	0,028	-1,3E ⁻⁰⁶	8,1E ⁻⁰⁶	1,7E ⁻⁰⁶	37,5	20,7	16,8
568	0,029	-1,6E ⁻⁰⁶	1,7E ⁻⁰⁵	1,8E ⁻⁰⁶	38,7	20,4	18,3
565	0,030	-1,7E ⁻⁰⁶	-3,8E ⁻⁰⁵	2,0E ⁻⁰⁴	40,3	20,2	20,1
565	0,029	-2,1E ⁻⁰⁶	-9,2E ⁻⁰⁶	1,9E ⁻⁰⁶	42,5	19,5	23,0
565	0,018	-1,4E ⁻⁰⁶	3,0E ⁻⁰⁴	2,6E ⁻⁰⁷	44,4	19,8	24,6
567	0,024	-2,3E ⁻⁰⁶	2,0E ⁻⁰⁴	5,7E ⁻⁰⁷	43,2	20,2	23,0
567	0,028	-3,8E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	9,1E ⁻⁰⁷	44,8	24,4	20,4
567	0,032	-4,5E ⁻⁰⁶	-1,1E ⁻⁰⁵	1,6E ⁻⁰⁶	47,6	19,8	27,8
561	0,023	-1,5E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	8,1E ⁻⁰⁷	41,0	20,3	20,7
561	0,020	-2,1E ⁻⁰⁶	3,0E ⁻⁰⁴	-1,6E ⁻⁰⁷	42,9	20,4	22,5
561	0,029	-2,3E ⁻⁰⁶	-9,7E ⁻⁰⁶	1,8E ⁻⁰⁷	41,5	19,9	21,6
565	0,025	-1,5E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	1,1E ⁻⁰⁶	39,4	20,5	18,9
565	0,026	-9,8E ⁻⁰⁷	1,0E ⁻⁰⁴	9,6E ⁻⁰⁷	36,4	21,0	15,4
565	0,027	-1,1E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	1,1E ⁻⁰⁶	36,5	20,7	15,8
568	0,024	-1,2E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	7,7E ⁻⁰⁷	37,8	20,5	17,3
568	0,028	-7,6E ⁻⁰⁷	8,3E ⁻⁰⁶	1,7E ⁻⁰⁶	36,1	20,6	15,5
570	0,026	-1,3E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	1,1E ⁻⁰⁶	37,5	20,4	17,1
560	0,025	-1,6E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	9,6E ⁻⁰⁷	38,9	20,1	18,8
565	0,024	-1,2E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	7,1E ⁻⁰⁷	38,1	20,4	17,7
560	0,027	-1,1E ⁻⁰⁶	1,0E ⁻⁰⁴	1,1E ⁻⁰⁶	36,4	20,6	15,8
560	0,026	-9,0E ⁻⁰⁷	1,0E ⁻⁰⁴	1,0E ⁻⁰⁶	36,0	20,6	15,4

Tabela 3. Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR^2 são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e $2000 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e $50 \mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na T14 no período de 28-10-03 a 17-12-03

Planta	y-int	Constantes de $f(1/T_{fol})$			Temperatura foliar		
		RFA	UR	UR^2	Máxima	Mínima	Amp
Cipó 1	0,039	$-1,3\text{E}^{-06}$	$-2,6\text{E}^{-04}$	$3,0\text{E}^{-06}$	34,9	21,9	13,0
Cipó 1	0,036	$-1,3\text{E}^{-06}$	$-1,7\text{E}^{-04}$	$2,5\text{E}^{-06}$	36,9	21,4	15,5
Cipó 1	0,051	$5,2\text{E}^{-07}$	$-7,7\text{E}^{-04}$	$6,9\text{E}^{-06}$	37,3	20,5	16,8
4	0,035	$-1,1\text{E}^{-06}$	$-2,0\text{E}^{-04}$	$2,5\text{E}^{-06}$	37,2	21,7	15,5
4	0,042	$-3,1\text{E}^{-06}$	$-3,7\text{E}^{-04}$	$3,8\text{E}^{-06}$	44,0	20,9	23,1
4	0,041	$-3,2\text{E}^{-06}$	$-2,7\text{E}^{-04}$	$3,0\text{E}^{-06}$	41,1	21,1	20,0
6	0,035	$-1,7\text{E}^{-06}$	$-1,9\text{E}^{-04}$	$2,8\text{E}^{-06}$	39,8	21,5	18,3
6	0,035	$-2,4\text{E}^{-06}$	$-1,8\text{E}^{-04}$	$2,6\text{E}^{-06}$	41,4	21,1	20,3
6	0,035	$-1,8\text{E}^{-06}$	$-1,9\text{E}^{-04}$	$2,7\text{E}^{-06}$	38,6	21,6	17,0
3	0,034	$-2,8\text{E}^{-06}$	$-1,7\text{E}^{-04}$	$2,7\text{E}^{-06}$	44,4	21,3	23,1
3	0,040	$-1,1\text{E}^{-06}$	$-2,6\text{E}^{-04}$	$3,1\text{E}^{-06}$	35,5	21,7	13,8
3	0,036	$-8,2\text{E}^{-07}$	$-2,3\text{E}^{-04}$	$3,0\text{E}^{-06}$	36,3	21,8	14,5
Cipó 2	0,043	$-1,4\text{E}^{-06}$	$-4,1\text{E}^{-04}$	$4,3\text{E}^{-06}$	37,7	21,4	16,3
Cipó 2	0,034	$-8,6\text{E}^{-07}$	$-1,8\text{E}^{-04}$	$2,8\text{E}^{-06}$	37,0	21,7	15,3
Cipó 2	0,036	$-7,4\text{E}^{-07}$	$-2,2\text{E}^{-04}$	$3,0\text{E}^{-06}$	36,0	21,8	14,2
7	0,035	$-7,0\text{E}^{-07}$	$-2,0\text{E}^{-04}$	$2,9\text{E}^{-06}$	36,0	21,6	14,4
7	0,034	$-7,3\text{E}^{-07}$	$-1,5\text{E}^{-04}$	$2,4\text{E}^{-06}$	35,3	21,8	13,5
7	0,034	$-8,5\text{E}^{-07}$	$-1,4\text{E}^{-04}$	$2,3\text{E}^{-06}$	35,5	21,8	13,7
5	0,036	$-1,3\text{E}^{-06}$	$-1,9\text{E}^{-04}$	$2,7\text{E}^{-06}$	36,5	21,7	14,8
5	0,035	$-8,5\text{E}^{-07}$	$-1,8\text{E}^{-04}$	$2,6\text{E}^{-06}$	35,2	21,9	13,3
5	0,039	$-1,6\text{E}^{-06}$	$-2,8\text{E}^{-04}$	$3,3\text{E}^{-06}$	37,6	21,5	16,1
Cipó 3	0,031	$-8,1\text{E}^{-07}$	$-1,3\text{E}^{-04}$	$2,5\text{E}^{-06}$	38,6	21,6	17,0
Cipó 3	0,039	$-1,2\text{E}^{-06}$	$-3,0\text{E}^{-04}$	$3,5\text{E}^{-06}$	37,0	21,7	15,3
Cipó 3	0,032	$-1,1\text{E}^{-06}$	$-1,6\text{E}^{-04}$	$2,6\text{E}^{-06}$	41,2	21,2	20,0
2	0,031	$-2,2\text{E}^{-06}$	$-1,3\text{E}^{-04}$	$2,5\text{E}^{-06}$	44,2	21,2	23,0

Tabela 4. Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR² são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na T34 no período de 20-12-03 a 04-02-04

Planta	y-int	Constantes de $f(1/T_{\text{fol}})$			Temperatura foliar		
		RFA	UR	UR ²	Máxima	Mínima	Amp
5	0,039	-2,3E ⁻⁰⁶	-2,3E ⁻⁰⁴	2,6E ⁻⁰⁶	37,9	22,1	15,8
5	0,030	-1,9E ⁻⁰⁶	-2,0E ⁻⁰⁵	1,3E ⁻⁰⁶	38,9	22,6	16,3
5	0,055	-5,1E ⁻⁰⁶	-6,2E ⁻⁰⁴	4,9E ⁻⁰⁶	46,7	21,2	25,5
3	0,038	-3,7E ⁻⁰⁶	-3,0E ⁻⁰⁴	3,5E ⁻⁰⁶	52,5	21,3	31,2
3	0,043	-2,5E ⁻⁰⁶	-3,2E ⁻⁰⁴	3,2E ⁻⁰⁶	37,9	22,1	15,8
3	0,045	-3,1E ⁻⁰⁶	-3,8E ⁻⁰⁴	3,5E ⁻⁰⁶	39,6	21,9	17,7
2	0,052	-4,1E ⁻⁰⁶	-5,9E ⁻⁰⁴	4,9E ⁻⁰⁶	43,7	21,8	21,9
2	0,050	-4,0E ⁻⁰⁶	-5,4E ⁻⁰⁴	4,7E ⁻⁰⁶	45,0	21,6	23,4
2	0,040	-2,4E ⁻⁰⁶	-3,2E ⁻⁰⁴	3,5E ⁻⁰⁶	41,4	21,9	19,5
Cipó 1	0,041	-1,5E ⁻⁰⁶	-2,9E ⁻⁰⁴	3,0E ⁻⁰⁶	35,1	22,2	12,9
Cipó 1	0,036	-1,0E ⁻⁰⁶	-1,5E ⁻⁰⁴	2,2E ⁻⁰⁶	34,7	22,3	12,4
1	0,059	-2,7E ⁻⁰⁶	-8,0E ⁻⁰⁴	6,3E ⁻⁰⁶	38,8	21,7	17,1
1	0,039	-1,6E ⁻⁰⁶	-2,8E ⁻⁰⁴	3,1E ⁻⁰⁶	37,5	22,2	15,3
1	0,038	-2,5E ⁻⁰⁶	-2,3E ⁻⁰⁴	2,7E ⁻⁰⁶	40,5	22,0	18,5
4	0,040	-2,0E ⁻⁰⁶	-2,9E ⁻⁰⁴	3,0E ⁻⁰⁶	37,7	22,1	15,6
4	0,040	-2,8E ⁻⁰⁶	-2,8E ⁻⁰⁴	3,0E ⁻⁰⁶	40,7	21,9	18,8
4	0,036	-1,2E ⁻⁰⁶	-1,5E ⁻⁰⁴	2,1E ⁻⁰⁶	35,4	22,3	13,1
Cipó 1	0,036	-1,2E ⁻⁰⁶	-1,4E ⁻⁰⁴	2,1E ⁻⁰⁶	35,3	22,2	13,1
6	0,037	-1,0E ⁻⁰⁶	-1,8E ⁻⁰⁴	2,3E ⁻⁰⁶	34,8	22,2	12,6
6	0,034	-1,0E ⁻⁰⁶	-1,4E ⁻⁰⁴	2,2E ⁻⁰⁶	36,4	22,1	14,3
7	0,034	-9,1E ⁻⁰⁷	-1,2E ⁻⁰⁴	2,0E ⁻⁰⁶	35,7	22,3	13,4
7	0,042	-1,8E ⁻⁰⁶	-3,4E ⁻⁰⁴	3,4E ⁻⁰⁶	36,8	22,1	14,7

Tabela 5. Valores referentes à identificação de campo (Planta), o intercepto com o eixo dos Y da correlação entre o inverso da temperatura foliar (y-int) e RFA, UR e UR² são os valores das constantes que multiplicam os respectivos parâmetros micro-meteorológicos. Máxima, corresponde aos valores de T_{fol} nas condições de baixa UR e alta RFA (45 % e 2000 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Mínima, são os valores de T_{fol} nas condições de alta UR e baixa RFA (100 % e 50 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e Amp é a diferença entre a maior e menor temperatura foliar. Dados relativos às observações de temperatura foliar na BBL4 no período de 13-02-04 a 23-03-04

Planta	y-int	Constantes de $f(1/T_{\text{fol}})$			Temperatura foliar		
		PAR	UR	UR ²	Máximo	Mínimo	Amp
186	0,047	-2,2E ⁻⁰⁶	-4,0E ⁻⁰⁴	3,6E ⁻⁰⁶	34,5	21,8	12,7
186	0,044	-1,9E ⁻⁰⁶	-3,3E ⁻⁰⁴	3,2E ⁻⁰⁶	34,4	22,0	12,4
X 40	0,033	-7,8E ⁻⁰⁷	-5,3E ⁻⁰⁵	1,3E ⁻⁰⁶	33,6	22,0	11,6
X 40	0,032	-8,3E ⁻⁰⁷	-3,7E ⁻⁰⁵	1,5E ⁻⁰⁶	34,7	21,9	12,8
X 40	0,034	-1,0E ⁻⁰⁶	-7,0E ⁻⁰⁵	1,6E ⁻⁰⁶	34,2	21,9	12,3
187	0,039	-1,5E ⁻⁰⁶	-2,0E ⁻⁰⁴	2,4E ⁻⁰⁶	34,6	22,0	12,6
187	0,038	-1,5E ⁻⁰⁶	-1,8E ⁻⁰⁴	2,4E ⁻⁰⁶	34,7	21,7	13,0
187	0,045	-2,2E ⁻⁰⁶	-3,6E ⁻⁰⁴	3,4E ⁻⁰⁶	35,1	21,5	13,6
X 39	0,047	-2,3E ⁻⁰⁶	-3,9E ⁻⁰⁴	3,6E ⁻⁰⁶	35,0	21,5	13,5
X 39	0,041	-1,3E ⁻⁰⁶	-2,7E ⁻⁰⁴	2,9E ⁻⁰⁶	33,8	21,8	12,0
X 39	0,047	-1,9E ⁻⁰⁶	-4,0E ⁻⁰⁴	3,6E ⁻⁰⁶	34,0	21,7	12,3
184	0,053	-2,2E ⁻⁰⁶	-5,6E ⁻⁰⁴	4,6E ⁻⁰⁶	34,1	21,4	12,7
184	0,048	-1,8E ⁻⁰⁶	-4,3E ⁻⁰⁴	3,8E ⁻⁰⁶	33,5	21,8	11,7
184	0,046	-2,5E ⁻⁰⁶	-3,4E ⁻⁰⁴	3,1E ⁻⁰⁶	35,5	21,3	14,2
183	0,045	-2,1E ⁻⁰⁶	-3,9E ⁻⁰⁴	3,6E ⁻⁰⁶	38,0	21,5	16,5
183	0,046	-4,3E ⁻⁰⁶	-3,4E ⁻⁰⁴	3,0E ⁻⁰⁷	42,0	21,1	20,9
183	0,040	-4,3E ⁻⁰⁶	-2,4E ⁻⁰⁴	2,7E ⁻⁰⁶	47,4	20,8	26,6
185	0,043	-1,5E ⁻⁰⁶	-3,2E ⁻⁰⁴	3,2E ⁻⁰⁶	35,0	22,0	13,0
185	0,039	-1,2E ⁻⁰⁶	-2,4E ⁻⁰⁴	2,8E ⁻⁰⁶	35,3	21,8	13,5
185	0,054	-3,3E ⁻⁰⁶	-5,9E ⁻⁰⁴	4,7E ⁻⁰⁶	37,0	21,6	15,4
X 38	0,032	-1,9E ⁻⁰⁶	-2,6E ⁻⁰⁴	1,4E ⁻⁰⁶	37,3	21,6	15,7
X 38	0,036	-1,8E ⁻⁰⁶	-1,3E ⁻⁰⁴	2,0E ⁻⁰⁶	36,3	21,6	14,7
X 38	0,034	-1,4E ⁻⁰⁶	-6,0E ⁻⁰⁵	1,5E ⁻⁰⁶	36,1	21,5	14,6
186	0,043	-4,3E ⁻⁰⁶	-3,6E ⁻⁰⁴	3,5E ⁻⁰⁶	50,4	21,0	29,4

Em todos os locais e épocas de coleta, os valores mínimos de T_{fol} foram semelhantes (média de $21,4 \pm 0,7$ °C), contudo o valor máximo de T_{fol} apresentou grande variação ($P < 0,04$) nos dois períodos sazonais (Tabela 2, 3, 4 e 5). Valores médios de T_{fol} máxima foram de $38,5 \pm 1,0$ °C e $37,2 \pm 0,9$ °C para os períodos seco e chuvoso, respectivamente. Observaram-se diferenças elevadas entre T_{ar} e T_{fol} sendo que muitas vezes foram verificados valores superiores a 10 °C (Figura 8a, 8b, 8c e 8d).

Figura 8 – Variação diurna da temperatura foliar (T_{fol} —) e da temperatura do ar (T_{ar} ----), (a) para o dossel de *Pouteria williamii* na TN-S no dia 24-08-03; (b) para o dossel de *Brosimum parinarioides* ssp. *Parinarioides* no dia 06-11-03, ambos (a e b) no período seco; (c) para o dossel de *Pouteria* cf. *erythorchrosa* na T34 no dia 25-01-04; e (d) para o dossel de *Capirona* cf. *decorticans* na BBL4 no dia 10-03-04, estas duas últimas (c e d) no período chuvoso

A precipitação foi responsável por uma diminuição em média de aproximadamente 4 °C na T_{fol} tanto no período seco (Figuras 9a, 9b, 9c e 9d) quanto para o período chuvoso (Figuras 10a, 10b, 10c e 10d). Contudo algumas vezes a presença de precipitação não diminuiu a temperatura foliar, principalmente no período seco (Figuras 9b e 9c).

Figura 9 – Variação da temperatura foliar no ciclo diurno durante as horas sem precipitação (a e c) e nas horas com precipitação (b e d). Dados coletados entre 26-07-03 e 27-08-03 na TN-S (a e b) e entre 28-10-03 e 17-12-03 na T14 (c e d)

Figura 10 – Variação da temperatura foliar no ciclo diurno durante as horas sem precipitação (a e c) e nas horas com precipitação (b e d). Dados coletados entre 20-12-03 e 04-02-04 na T34 (a e b) e entre 13-02-04 e 23-03-04 na BBL4 (c e d)

Nas horas em que foram verificadas precipitações a T_{fol} média foi sempre em torno de 23 °C para os dois períodos sazonais durante todas as horas do dia (Figuras 9b, 9d, 10b e 10d). Nas horas sem registros de precipitação, a T_{fol} apresentou aumentos dos seus valores médios até as 13:00 horas e após as 16:00 horas começava a diminuir. No intervalo entre 13:00 e 16:00 horas freqüentemente a T_{fol} se elevou a valores superiores a 35 °C (Figuras 9a, 9c, 10a,e 10c).

4.3 Fotossíntese

A média da temperatura ótima média (T_{ot}) para a fotossíntese das plantas observadas foi de $31,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ e apresentou uma variação de $2,6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Não foi verificada relação entre A_{max} e T_{ot} (Figura 11). Individualmente, a fotossíntese máxima (A_{max}) na temperatura ótima das 29 plantas estudadas, apresentou grande amplitude de valores conforme o Tabela 6 e Figura 11, onde o valor médio de A_{max} foi de $7,63\text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ apresentando um desvio padrão de $2,39\text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Figura 11 – Distribuição da fotossíntese máxima (A_{max}) por temperatura ótima (T_{ot}) para 29 indivíduos

Tabela 6. Dados de trocas gasosas em cada local de coleta (Torre) para cada indivíduo (Planta), condição de exposição da folha a luz (Folha), de temperatura ótima (T_{ot}), curvatura (θ), capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}), fotossíntese máxima (A_{max}), respiração mitocondrial (R_d) e condutância estomática na temperatura de 31 °C (gs)

Torre	Planta	Folha	T_{ot}	θ	J_{max}	V_{cmax}	A_{max}	R_d	gs
T14	1	Sol	27,7	0,97	60,3	30,0	8,6	1,8	0,234
T14	2	Sombra	31,1	0,64	35,1	24,4	5,1	2,5	0,036
T14	3	Sol	27,4	0,98	68,5	31,1	8,3	0,9	0,313
T14	4	Sol	31,0	0,83	77,9	40,0	8,9	3,0	0,071
T14	5	Sombra	34,1	0,89	61,7	41,5	7,4	1,5	0,042
T14	6	Sombra	28,4	0,68	32,6	15,9	4,7	0,8	0,041
T14	cipó 1	Sol	27,3	0,75	83,4	32,1	10,0	0,9	0,334
T14	cipó 2	Sombra	33,9	0,75	79,9	28,1	7,9	2,2	0,029
T14	cipó 3	Sol	32,7	0,75	82,0	32,3	9,6	1,3	0,111
BBL4	183	Sombra	32,7	0,92	38,7	14,3	4,5	1,2	0,057
BBL4	184	Sol	27,5	0,69	77,7	61,7	10,8	0,3	0,099
BBL4	185	Sol	33,0	0,74	68,2	29,5	7,6	0,7	0,047
BBL4	186	Sol	33,9	0,91	77,3	33,1	11,1	0,6	0,071
BBL4	187	Sombra	33,6	0,74	53,1	19,3	4,9	2,0	0,016
BBL4	X38	Sombra	31,6	0,26	70,3	19,5	9,1	0,5	0,086
BBL4	X39	Sombra	29,0	0,79	67,0	35,0	9,8	0,2	0,081
BBL4	X40	Sombra	31,2	0,77	63,0	23,8	6,6	1,0	0,087
TN-S	560	Sombra	31,6	0,75	42,5	17,8	5,0	1,1	0,032
TN-S	561	Sol	29,7	0,85	76,5	30,7	8,7	0,6	0,118
TN-S	565	Sombra	31,2	0,89	61,6	29,6	5,9	1,6	0,091
TN-S	567	Sol	31,7	0,89	86,0	32,3	5,1	1,9	0,089
TN-S	568	Sol	29,4	0,47	95,9	37,9	10,8	1,3	0,225
T34	1	Sol	31,4	0,60	74,3	25,9	9,5	1,1	0,185
T34	2	Sol	25,5	0,75	67,9	36,5	11,9	1,4	0,198
T34	3	Sol	36,8	0,87	57,9	23,9	10,1	1,1	0,26
T34	4	Sombra	32,1	0,75	77,7	34,2	5,7	1,6	0,042
T34	5	Sombra	29,5	0,75	38,7	24,9	5,3	0,7	0,035
T34	6	Sombra	34,1	0,40	30,3	27,5	4,9	2,6	0,069
T34	7	Sombra	31,1	0,99	37,4	22,0	3,2	1,3	0,038

Observando os dados de $A_{\max}$ e T_{ot} sem uma classificação previa das folhas estudadas, não foram verificadas relações entre as características biofísicas como área específica foliar (AEF), razão isotópica do carbono 13 ($\delta^{13}\text{C}$) e razão carbono e nitrogênio (C:N) e estas variáveis. Entretanto, classificando as folhas de acordo com a exposição à luz, folhas de sol e aquelas que eventualmente estavam na sombra verificou-se que $A_{\max}$ foi maior para as folhas expostas a luz apresentando valores de $9,41 \pm 1,49 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, enquanto para as folhas em que eram sombreadas se verificou que a $A_{\max}$ foi de $5,73 \pm 1,55 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. No entanto, mesmo quando se considerou as classes de folhas de sol e sombra a T_{ot} foi semelhante para as duas classes de exposição da folha a luz. E as características biofísicas de AEF, $\delta^{13}\text{C}$ e C:N aumentam o coeficiente de correlação (r^2) em relação a $A_{\max}$ apresentando valores de 0,61, 0,59 e 0,51, respectivamente (Figura 12a, 12b e 12c).

Figura 12 – Relações da fotossíntese máxima ($A_{\max}$) de folhas de sol (●, —) e de sombra (○, - - -) com as características biofísicas das folhas, área específica foliar (a), composição isotópica do carbono 13 (b) e razão entre carbono e nitrogênio (c)

As respostas de $A_{\max}$ em função da temperatura foliar estiveram separadas pelo tipo de exposição a que a folha se desenvolveu (Figura 13a e 13b), onde aquelas que se expunham ao sol apresentaram em média valores de $A_{\max}$ superiores até a temperatura de 31,2 °C, e a partir deste ponto as médias tenderam a se igualar. De modo geral, temperaturas foliares maiores que 36 °C ocasionaram decréscimos nas taxas fotossintéticas tanto para folhas de sol como de sombra.

O efeito negativo da elevação da temperatura foliar foi mais evidente para as folhas de sombra, na temperatura de 42 °C quando se verificou uma redução média na $A_{\max}$ da ordem de 64% quando comparada com T_{ot} , apresentando valor de 2,5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, enquanto a diminuição dos valor para as folhas de sol foi na ordem de 3,4 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ou 37% a menos que o valor na T_{ot} destas folhas.

Apenas 6 espécies mantiveram a taxa fotossintética acima de 5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ quando a temperatura foliar foi de 42 °C, sendo que destas quatro estavam expostas ao sol; *Pouteria anomla*, *Capirona cf. decorticans*, *Pouteria cf. erythrochrysa* e *Peltogine excelsa*, e duas plantas a sombra; *Macherium sp* e *Protium apiculato*, enquanto que os efeitos mais negativos do aumento de temperatura foram verificados para *Microphollis guyanensis spp duckeana* e *Brosimum parinarioides spp parinarioides* entre as folhas de sol e *Licania octandra*, *Couepia longipendulata*, *Caraipa grandifolia* e *Anisophyllea manauensis* dentre as plantas de sombra (Figura 13a e 13b).

Figura 13 – Resposta da fotossíntese máxima ($A_{\max}$) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{fol}) para folhas expostas ao sol (a) e para as folhas de sombra (b)

Partindo dos valores médios de velocidade de carboxilação (V_{cmax}), capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}) e respiração (R_d) de cada indivíduo nas diferentes temperaturas, observou-se que os valores de A_{max} para os dois grupos de folhas da comunidade, estão descritos na Figura 14, onde verifica-se que folhas de sol apresentam valor médio de $9,45 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ para A_{max} enquanto para as folhas de sombra apresentaram A_{max} médio de $6,81 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. A T_{ot} para os dois grupos de folhagem foi de $30,9^\circ\text{C}$. A Figura 14 mostra ainda as respostas médias da assimilação de CO_2 em função da variação da temperatura foliar (T_{fol}), as respostas médias de folhas de sol (Eq. 11) e de sombra (Eq. 12) são descritos através das funções quadráticas:

$$\text{Folhas de sol } A_{\text{max}} = -0,0326(T_{\text{fol}})^2 + 1,8917(T_{\text{fol}}) - 19,333 \quad \text{Eq. (11)}$$

$$\text{Folhas de sombra } A_{\text{max}} = -0,0363(T_{\text{fol}})^2 + 2,2483(T_{\text{fol}}) - 28,415 \quad \text{Eq. (12)}$$

Figura 14 – Curvas de respostas da fotossíntese máxima (A_{max}) ao aumento da temperatura foliar (T_{fol}) de folhas de sol (●, —) e folhas de sombra (■, ----) Valores obtidos a partir das médias: da capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max}), velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e respiração mitocondrial (R_d) de cada planta nas diferentes temperaturas foliares

As curvas de resposta da taxa potencial de transporte de elétrons para regeneração de RUBP ($J_{\max}$) e taxa máxima de atividade carboxilase da Rubisco ($V_{\max}$) em diferentes temperaturas, também apresentaram um padrão de resposta parabólica semelhante a $A_{\max}$, como se verifica na Figura 15a e 15b, onde $J_{\max}$ é descrito para folhas de sol e sombra através das equações:

$$\text{Folhas de sol } J_{\max} = -0,2561(T_{\text{fol}})^2 + 18,316T_{\text{fol}} - 243,41 \quad \text{Eq. (13)}$$

$$\text{Folhas de sombra } J_{\max} = -0,3539(T_{\text{fol}})^2 + 24,904T_{\text{fol}} - 374,68 \quad \text{Eq. (14)}$$

enquanto, $V_{\max}$ nos dois grupos de folhas ficou correlacionada a T_{fol} através das equações:

$$\text{Folha de sol } V_{\max} = -0,107(T_{\text{fol}})^2 + 7,2904T_{\text{fol}} - 91,73 \quad \text{Eq. (15)}$$

$$\text{Folha de sombra } V_{\max} = -0,055(T_{\text{fol}})^2 + 3,6516T_{\text{fol}} - 35,582 \quad \text{Eq. (16)}$$

A partir das derivadas destas funções de resposta de $J_{\max}$ e $V_{\max}$ em relação a variação de temperatura, chegou-se aos valores de temperatura ótima (T_{ot}) média de $J_{\max}$ para as folhas de sol de 35,8 °C enquanto para as de sombra foi de 35,2 °C. Entretanto, para o $V_{\max}$ a T_{ot} para o primeiro grupo de folhas foi de 34,0 °C e para o segundo foi de 33,2 °C. A partir destas temperaturas ótimas, conforme se verifica nas Figuras 15a e 15b, $V_{\max}$ para as folhas de sol foi mais sensível a variação de temperatura que $J_{\max}$ enquanto para as folhas de sombra foi verificado $V_{\max}$ foi mais resistente ao aumento de temperatura que $J_{\max}$.

Figura 15 – Curvas de resposta média da capacidade máxima de transporte de elétrons (J_{max} , $\mu\text{mol } \text{é.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) e velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax} , $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) em função da variação da temperatura foliar na comunidade estudada

Estes valores de temperaturas ótimas para $J_{\max}$ e $V_{c\max}$ são superiores ao verificado para fotossíntese máxima ($A_{\max}$) indicando que isolados, estes fatores só explicam a redução de $A_{\max}$ a partir de 33,2 °C para folhas de sombra e 34,0 °C para folhas de sol.

As respostas de $J_{\max}$ e $V_{c\max}$ podem ser interpretadas também observando a razão entre estas duas variáveis ($J_{\max}:V_{c\max}$) onde se verifica um aumento desta razão com o aumento de temperatura para as folhas de sol, como pode ser observado na Tabela 7. Assim, dentro do intervalo de temperatura estudado o acréscimo na T_{fol} leva a maiores valores de $J_{\max}$ para que ocorra a mesma quantidade do processo de carboxilação, nas folhas mais superficiais do dossel.

Tabela 7. Razão ($J_{\max}:V_{c\max}$), correlação da taxa de $J_{\max}:V_{c\max}$, coeficiente de determinação (r^2) e probabilidade da equação de correlação nas diferentes temperaturas estudadas nas folhas de sol

Temperatura foliar	$J_{\max}: V_{c\max}$	Equação de correlação	r^2	P > F
27 °C	$2,39 \pm 1,58$	$V_{c\max} = 0,57J_{\max} + 49,04$	0,15	0,113
30 °C	$2,48 \pm 0,44$	$V_{c\max} = 1,61J_{\max} + 26,49$	0,34	0,001
33 °C	$2,56 \pm 0,42$	$V_{c\max} = 1,47J_{\max} + 34,86$	0,16	0,092
36 °C	$2,65 \pm 0,62$	$V_{c\max} = 0,02J_{\max} + 30,87$	0,02	0,887
39 °C	$2,76 \pm 0,79$	$V_{c\max} = 0,04J_{\max} + 26,30$	0,02	0,712
42 °C	$2,93 \pm 1,93$	$V_{c\max} = 0,14J_{\max} + 14,83$	0,19	0,103

As folhas de sombra, no entanto aumentaram os valores da razão $J_{\max}:V_{c\max}$ até a temperatura de 36 °C. A partir deste ponto para esta variável foi verificado um declínio de seus valores, conforme verifica-se na Tabela 8, mostrando que estes tipos de folhas nas temperaturas mais altas apresentam uma maior eficiência do uso de elétrons para a carboxilação.

Tabela 8. Razão ($J_{\max} \cdot V_{c\max}$), correlação da taxa de $J_{\max} \cdot V_{c\max}$, coeficiente de determinação (r^2) e probabilidade da equação de correlação nas diferentes temperaturas estudadas nas folhas de sombra

Temperatura foliar	$J_{\max} : V_{c\max}$	Equação de correlação	r^2	P > F
27 °C	$1,74 \pm 0,95$	$V_{c\max} = 0,14J_{\max} + 17,14$	0,14	0,370
30 °C	$2,10 \pm 0,65$	$V_{c\max} = 0,28J_{\max} + 9,490$	0,49	0,033
33 °C	$2,47 \pm 0,59$	$V_{c\max} = 0,29J_{\max} + 7,137$	0,61	0,004
36 °C	$2,58 \pm 0,67$	$V_{c\max} = 0,24J_{\max} + 9,257$	0,51	0,005
39 °C	$2,52 \pm 0,89$	$V_{c\max} = 0,17J_{\max} + 12,88$	0,32	0,026
42 °C	$2,28 \pm 1,28$	$V_{c\max} = 0,13J_{\max} + 14,60$	0,20	0,090

Outro aspecto é a inclinação das curvas geradas pela relação $J_{\max} \cdot V_{c\max}$ como se observa nos dados da Tabela 7 e 8, onde observa-se que nas temperaturas de 30 °C e 33 °C para as folhas de sol e sombra, respectivamente, verifica-se os maiores valores de coeficiente angular da reta, atrelados também aos maiores coeficientes de determinação, indicando que nesta temperatura as plantas estudadas são mais eficientes quando considerados os elétrons direcionados para a regeneração de RUBP ($J_{\max}$) e a fixação de CO_2 .

Outro aspecto importante a ser observado, e que também controla a assimilação de CO_2 pelas folhas é a abertura estomática (g_s). A Tabela 6 mostra os valores de g_s para cada indivíduo na temperatura ótima da fotossíntese, onde se verifica que as folhas de sol têm, em geral, maior abertura estomática que as folhas de sombra.

A resposta da g_s a variação da temperatura das folhas foi muito variável entre as espécies (Figura 16a e 16b), verificando-se que o aumento da temperatura até 36 °C não afetou a g_s , mas a partir desta temperatura foliar aumentos proporcionaram uma gradativa diminuição da g_s (Figura 16a e 16b).

Figura 16 – Curva de resposta da condutância estomática (gs) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{fol}), para folhas de sol (a) e sombra (b)

O efeito do aumento da T_{fol} sobre a g_s foi mais prejudicial para as folhas de sol que para as de sombra. Nas primeiras dentro do intervalo de temperatura estudado, verificou-se uma queda dos valores de g_s , exceto para *Capirona cf. decorticans*, *Pouteria williamii* e *Pouteria anomola* que mantiveram seus valores próximos aqueles verificados nas temperaturas de 36 °C (Figura 16a), já para o segundo grupo, o aumento da temperatura proporcionou uma queda dos valores de g_s de 27 a 30 °C, passando por uma manutenção dos valores até 36 °C, e depois deste ponto aumentos da T_{fol} acarretaram diminuições da condutância. Apenas a espécie *Pouteria anomola* manteve a abertura dos estômatos estáveis neste grupo de folhas (Figura 16b)

Partindo dos valores médios de condutância estomática a temperatura ótima as folhas de sol foi de 30,9 °C com o valor máximo de condutância estomática de 0,171 mol.m⁻².s⁻¹ e a partir desta T_{fol} qualquer aumento de temperatura acarretou em uma diminuição da g_s (Figura 17), sendo que a resposta média das folhas de sol podem ser descrita através da equação:

$$\text{Folhas de sol } g_s = 0,017(T_{fol})^3 - 2,99(T_{fol})^2 + 135,15(T_{fol}) - 1661,93 \quad \text{Eq. (16)}$$

Para as folhas de sombra foi verificada uma diminuição dos valores de g_s até 31,1 °C, quando a g_s apresenta o valor de 0,044 mol.m⁻².s⁻¹, desta temperatura até 36,9 °C a g_s passa um período de estabilização e posteriormente diminui seus valores (Figura 17). A resposta média da g_s nas folhas de sombra é descrita pela equação:

$$\text{Folhas de sombra } g_s = -0,176(T_{fol})^3 + 17,95(T_{fol})^2 - 606,93(T_{fol}) + 6839,1 \quad \text{Eq. (17)}$$

Figura 17 – Resposta da condutância estomática (gs) em média para folhas de sol (■) e sombra (●) da comunidade, em resposta à variação da temperatura foliar

O aumento da temperatura foliar causou limitações da condutância ao CO₂ (gc) no mesofilo foliar. Entre os grupos de plantas observados o mais afetado na gc foi o de folhas de sombra apresentando uma limitação de condutância do CO₂ no mesofilo (Lgc) 123% maior na temperatura mais elevada que na menor, enquanto nas folhas de sol a Lgc aumentou da menor para maior temperatura em 40%. Em ambos os grupos observados foram verificados fortes correlações ($r^2 = 0,94$) que descrevem a variação da Lgc em função da temperatura foliar na comunidade, descritas através das funções:

$$\text{Folhas de sol } L_{gs} = 0,0115 T_{fol} + 0,1152 \quad \text{Eq. (18)}$$

$$\text{Folhas de sombra } L_{gs} = 0,0215 T_{fol} + 0,2603 \quad \text{Eq. (19)}$$

4.4 Respiração

Pensando no processo global de fixação do CO₂, outro fator que contribui para menores valores de assimilação do carbono é a resposta individual do processo de respiração da folha (Rd) que na temperatura ótima (T_{ot}) da fotossíntese apresentou valores com grande variação, com uma pequena tendência de ser mais alta nas T_{ot} mais elevadas (Tabela 6), contudo não foi verificada diferença estatística nas respostas de Rd na T_{ot} entre os dois grupos de folhas observados, sendo que folhas de sol apresentaram um Rd médio de $1,40 \pm 0,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e a taxa respiratória média para folhas de sombra foi de $1,25 \pm 0,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Figura 18).

Figura 18 – Taxa respiratória (Rd) média para folhas de sol e sombra na temperatura ótima (T_{ot}) para fotossíntese máxima

A resposta individual da respiração foliar em função da variação da temperatura foi em geral um gradativo aumento, contudo algumas espécies não apresentaram grandes aumentos. Este padrão de resposta foi verificado para plantas de folhas de sol e sombra, nas expostas à radiação solar observou-se as espécies *Jacaranda copaia*, *Licaria martiniana*, *Pouteria williamii* e *Peltogine excelsa* (Figura 19a), enquanto no grupo de folhas de sombra foi verificado para *Pouteria anomala*, *Coupea longipendula* e *Macherium sp* (Figura 19b).

Os maiores aumentos nas taxas de R_d em função da variação da T_{fol} foram verificados para as folhas de sombra, sendo que dentre estas as espécies *Ventanea paviflora*, *Eschweilera cf. micrantha*, *Protium sp* e *Eschweilera coriacea* apresentaram os maiores aumentos de R_d . Para as folhas de sol as espécies que responderam com maiores aumentos de R_d ao efeito do aquecimento foliar foram *Micropholis guyanensis spp duckeana*, *Tetracera amazonica* e *Capirona cf. decorticans* (Figuras 19a e 19b).

Observando a Figura 20 na resposta média de R_d das folhas de sombra da comunidade estudada à elevação a T_{fol} verificou-se que o coeficiente angular da reta que descreve a sua variação média foi maior que a verificada para as folhas de sol, sendo que dentro do intervalo de temperatura foliar estudada (27 °C e 42 °C), o primeiro grupo mais que dobrou a sua taxa respiratória, enquanto para as folhas de sol o acréscimo foi de 75 %.

Figura 19 – Curva de resposta da respiração foliar (R_d) de cada espécie em função da variação da temperatura foliar (T_{fol}) para folhas de sol (a) e sombra (b)

Como em todas as temperaturas estudadas as respostas de R_d foram semelhantes nos dois grupos de folhas então se utilizou um modelo para descrever o efeito da temperatura sobre R_d que pode ser descrito pela equação:

$$R_d = 0,071(T_{fol}) - 0,889 \quad \text{Eq. (21)}$$

Figura 20 – Resposta da respiração foliar (R_d) em média para folhas de sol (■), sombra (●), e o modelo médio dos grupos de folha (◇, —) da comunidade, em resposta a variação da temperatura foliar

Avaliando o efeito da temperatura no índice Q_{10} (aumento proporcional para cada 10 graus de aumento na temperatura) para a R_d , foi observado que o aumento da temperatura acarretou em diminuição do valor de Q_{10} , onde se verificou uma variação de 2,81 para 2,44 nas temperaturas foliares de 30 °C e

40 °C, isto verificando-se o efeito instantâneo do aumento de temperatura. No entanto quando se verifica o efeito da resposta a longo prazo, encontra-se que não há variação do Q_{10} que apesar de apresentar um alto valor absoluto foi constante em 5,06.

5 DISCUSSÃO

5.1 Temperatura Foliar

A temperatura foliar (T_{fol}) esteve na maior parte do tempo 6 °C acima da temperatura do ar (T_{ar}), no entanto muitas vezes como mostrado nas Tabelas 2, 3, 4 e 5 e nas Figuras 9 e 10, foi verificado que a T_{fol} foi superior a 35 °C, e que houveram diferenças entre T_{fol} e T_{ar} chegando a valores superiores a 10 °C como o verificado na Figura 8. Isto indica que as folhas do dossel da floresta tem trocado energia de forma adequada com o ambiente, no entanto para algumas folhas que apresentam a T_{fol} no limite da temperatura letal.

As diferenças entre as T_{fol} e T_{ar} podem ser substancialmente elevadas e estão relacionadas com a capacidade que as folhas têm de dissipar calor pela condução ou transpiração (Niinemet *et al.*, 1999). Em condições de estresse de déficit hídrico, o fechamento estomático determina um progressivo aumento da T_{fol} . Os valores da diferença entre T_{fol} e T_{ar} encontrados neste trabalho são elevados (Figura 8), porém Tarnopolsky e Seginer (1999) citam que esta diferença pode chegar a 20 °C, quando comparadas folhas expostas ao sol e sombreadas. Gates (1964) afirma que quando estas diferenças são grandes a transpiração não está sendo capaz de dissipar a energia da folha.

As características biofísicas dos indivíduos estudados estiveram pouco relacionadas com a temperatura foliar, no entanto quando se trata dos horários mais quentes do dia, onde verificaram-se os valores máximos de temperatura

foliar máxima, a altura em que a folha estava posicionada no dossel foi a melhor destas características para predizer a T_{fol} (Figura 7) Niinemets *et al.*, (1999), Raschke, (1960) e Gates, (1964) verificaram também, que maiores valores de T_{fol} estão melhores relacionados com a porção mais alta do dossel, assim folhas mais altas estão sujeitas aos maiores danos devido ao calor excessivo. Estas observações indicam que quanto mais exposta estiver a folha no dossel, maior será a interação da folha com as características que regem a variação da temperatura foliar.

A T_{fol} é determinada pela quantidade de energia que chega na folha, e os mecanismos fisiológicos ou morfológicos que a folha dispõe para dissipar o calor. Neste trabalho a T_{fol} esteve bem correlacionada com os aspectos climáticos estudados, verificando-se uma forte relação entre radiação fotossinteticamente ativa (RFA) e umidade relativa do ar (UR) com T_{fol} . A Eq. (10) encontrada através de uma regressão múltipla, determina o valor de T_{fol} com boa margem de segurança, e reflete o efeito da intensidade luminosa e da presença de água na atmosfera, como indicador das interações entre folhas e estas variáveis meteorológicas.

Aumentos na T_{fol} estiveram bem correlacionados com acréscimos da quantidade e tempo de RFA que chegava na superfície do dossel, o mesmo foi observado por Niinemets *et al.* (1999) que encontraram boas correlações entre a intensidade de radiação e T_{fol} potencial máxima.

Os aumentos da T_{fol} neste trabalho estiveram relacionados a diminuição da umidade relativa do ar (UR). Eamus (1999) descreve vários fatores que estão associados a diminuição da UR e contribuem diretamente para o aumento da T_{fol} . Para espécies não caducifólias, a ausência de chuva por períodos relativamente longos, leva a potenciais hídricos foliares mais negativos, o que ocasiona o fechamento estomático com conseqüente decréscimo da transpiração e um maior aquecimento foliar.

A diminuição da UR também proporciona o aumento do déficit de pressão de vapor (DPV) que tem sido freqüentemente relacionado ao padrão de

resposta estomática, mostrando que aumentos de DPV estão associados a redução na abertura dos estômatos (Eamus, 1999; e Niienemet *et al.*, 1999; Angelocci *et al.*, 2004), o que contribui para o aumento da temperatura foliar.

As menores temperaturas foliares foram verificadas nos horários com precipitação e noturnos, onde havia maior umidade relativa do ar (UR) e ausência de radiação, momentos em que as folhas tendem a ter temperatura foliar mais próxima as temperaturas do ambiente. As precipitações, mesmo que de apenas 1 mm por 15 minutos, foram responsáveis pela diminuição de 4 °C na temperatura foliar. Esta diminuição pode ser explicada pela diminuição de RFA com o céu encoberto por nuvens e pelo aumento de UR que são eventos que acompanham a chuva.

A variação da T_{fol} discutida neste trabalho foi grande, onde verificou-se que folhas mais expostas a luz e conseqüentemente a menores UR, apresentaram T_{fol} que podem chegar a valores superiores a 35 °C, e sob condições mais extremas foi verificado que temperaturas acima de 45 °C, valores estes que indicam que o dossel florestal na sua porção mais alta, tem sido sujeito a grandes estresses de temperatura. Para Bazzaz (1998) a maior causa de estresse para as florestas tropicais é o calor excessivo.

É preciso ressaltar ainda, que a diversidade de um dossel florestal é muito grande e que cada indivíduo deve possuir um mecanismo para lidar com essas altas temperaturas das folhas, no entanto são necessários estudos mais detalhados sobre as características biofísicas, estruturas morfológicas e processos fisiológicos envolvidos na absorção e dissipação de energia, para que se possa compreender melhor os mecanismos utilizados pelas plantas para passar por elevadas T_{fol} , ou se realmente eles existem, ou se o dossel está no limite dos aumentos de temperatura.

5.2 Fotossíntese

De acordo com o mostrado na Figura 11, a fotossíntese máxima ($A_{\max}$) e a temperatura ótima (T_{ot}) entre as espécies observadas, apresentaram grande variabilidade de valores, podendo $A_{\max}$ assumir valores de 3,21 a 11,87 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ e T_{ot} de 26,5 a 36,9 °C (Tabela 6). A mesma variação de valores foi encontrada para $A_{\max}$ e T_{ot} em folhas de espécies florestais em zonas temperadas (Medlyn *et al.*, 2002a; Medlyn *et al.*, 2002b). Assim para diminuir o efeito desta diversidade, as folhas estudadas foram agrupadas em folhas de sol e sombra (Tabela 6).

Após a classificação em folhas de sol e sombra, as características biofísicas de área específica foliar (AEF), razão isotópica do carbono 13 ($\delta^{13}\text{C}$) e a razão entre as concentrações de carbono e nitrogênio (C:N), apresentaram correlações com coeficientes de determinação (r^2) baixos, porém significativos com $A_{\max}$ das folhas dos dois grupos. Como pode-se notar na Figura 12 o efeito de aumento destas características biofísicas pouco muda a resposta de $A_{\max}$ dentro de um dado grupo, no entanto, nota-se uma nítida separação dos grupos com efeitos semelhantes, com exceção da relação com $\delta^{13}\text{C}$, em que o padrão de resposta de $A_{\max}$ difere entre os dois grupos. Estes resultados sugerem que o critério de folhas de sol e sombra é eficaz para determinar o agrupamento dos indivíduos estudados.

O padrão de respostas de $A_{\max}$ a variação de T_{fol} dependeu também do tipo de folha. Aquelas sempre expostas ao sol apresentaram maiores valores de $A_{\max}$ e T_{ot} (Figura 13), sendo menos sensíveis ao aumento da temperatura foliar, indicando que estas folhas estão mais aclimatadas ao calor que as folhas de sombra. No entanto T_{fol} maior que 36 °C causa a queda da taxa assimilatória para todos os indivíduos estudados. Estes resultados estão de acordos com os verificados por Leakey *et al.*, (2003) que trabalhando com plantas de *Shorea*

lepurosa, verificou que aquelas que se desenvolveram em maiores temperaturas eram menos afetadas pela elevação da temperatura.

As espécies em que se verificaram os piores desempenhos de $A_{\max}$ em resposta ao aumento da T_{fol} foram: *Micropholis gyanensis* spp *duckeana* e *Brosimum parinarioides* spp *parinarioides* dentre as folhas de sol, e no grupo de sombra foram: *Licania octandra*, *Coupea longipendula*, *Caraipa grandiflora* e *Anisophyllea manauensis*, podendo-se esperar que se continuar o aquecimento da atmosfera, estas espécies serão as primeiras a perecer. Enquanto as que apresentaram os melhores desempenhos foram: *Pouteria anomola*, *Capirona* cf. *decorticans*, *Pouteria* cf. *erythrochrysa* e *Peltogine excelsa* no grupo de folhas de sol e *Macherium* sp e *Protium apiculatum* para as plantas observadas na sombra.

As variações interespecíficas não explicam o efeito do aumento da temperatura nos padrões de resposta da taxa assimilatória líquida (A) que pode ser limitada por fatores bioquímicos (conforme descrito na Eq. 1) e condutância ao nível dos estômatos e mesofilo foliar (Long e Bernacchi, 2003; Medlyn *et al.*, 1999; Niinemets *et al.*, 1999; e Wullschleger, 1993).

Conforme podemos verificar na Figura 14, a fotossíntese máxima ($A_{\max}$) para os dois grupos estudados foi diminuída pelo menos a metade, quando comparadas a temperatura ótima e a temperatura de 42 °C, indicando que a temperatura afetou um dos estágios do processo fotossintético. Resultados mostrando a fotossíntese sendo afetada pelo aumento da temperatura são conhecidamente descritos na literatura: afetando o processo bioquímico, podendo causar danos no aparato fotoquímico, desestruturando enzimas envolvidas na fixação e redução, diminuindo a difusão de CO₂ ao nível do mesofilo foliar e promovendo o aumento da resistência ao nível dos estômatos (Pons e Welschen, 2003; Medlyn *et al.*, 2002b; Medlyn *et al.*, 2002a; Bernacchi *et al.*, 2001; e Hikosaka, 1997).

Para a melhor compreensão dos efeitos do aumento da temperatura foliar é necessária a análise separada dos fatores que afetam a fotossíntese.

Quando se faz um estudo de curvas A-C_i, as limitações referentes a condutância estomática são eliminadas, fazendo com que o padrão de resposta da fotossíntese verificada seja causada por processos que ocorrem no mesófilo foliar (Long e Bernacchi, 2003; e Medlyn *et al.*, 1999), ou seja, o transporte de elétrons (P_J) e a capacidade de carboxilação (P_V).

Neste trabalho a capacidade máxima de transporte de elétrons destinada à regeneração de RUBP (J_{max}) foi afetada pelo aumento de temperatura. Entretanto, as temperaturas ótimas para J_{max} ou os pontos de máximas de Eq.(13) e Eq. (14), foram maiores que aqueles verificados para a fotossíntese (Figuras 14 e 15, e Eq. 11 e Eq. 12). A partir destes pontos de máxima indicados na Figura 15 o transporte de elétrons começa a declinar afetando a fotossíntese máxima. Padrão de resposta semelhante foi observado por Medlyn *et al.* (2002b), sugerindo que outros fatores podem estar influenciando na queda da taxa assimilatória líquida com o aumento da temperatura. Para Scharder *et al.* (2004), a diminuição de J_{max} em temperaturas mais altas, pode estar relacionada a uma maior fluidez da membrana, desestruturando o fotossistema II e a conseqüentemente menor absorção e melhor dissipação de energia luminosa.

A velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) foi pouco afetada pelo aumento da temperatura foliar, no que tange ao intervalo de T_{fol} estudado (Figura 15). Essa variável apresentou uma pequena convexidade quando comparada com J_{max} , o que sugere que o processo de carboxilação foi pouco afetado pela temperatura. Bernacchi *et al.* (2001), observaram aumento progressivo para V_{cmax} até a temperatura de 40 °C.

Os valores encontrados para J_{max} e V_{cmax} nas folhas de sol são maiores que os observados nas de sombra, no entanto comparando as folhas de sol e de sombra no desempenho de J_{max} e V_{cmax} , usando as derivadas das equações 13, 14, 15 e 16, percebe-se que altas temperaturas afetam os dois grupos diferentemente. As folhas de sombra são mais afetadas pelo transporte de elétrons que as folhas de sol, que por sua vez são mais afetadas na velocidade de

carboxilação que as de sombra. Estas mudanças na atividade de $J_{\max}$ e $V_{\max}$ em função da condição em que se desenvolveu a folha pode ser explicada pela formação de estruturas adaptativas ao ambiente como a AEF. De acordo com Tribuzy *et al.* (2003) trabalhando em floresta tropical a AEF é menor nas porções mais altas do dossel, indicando que as folhas mais altas apresentam maior quantidade de massa foliar por unidade de área, o que indica que estas modificações morfo-fisiológicas possam funcionar como um mecanismo para suportar as altas temperaturas nas regiões tropicais.

Avaliando a razão entre $J_{\max}:V_{\max}$ na Tabela 7 percebe-se que com o aumento da temperatura houve um progressivo aumento nesta relação para as folhas de sol, indicando que em temperaturas mais elevadas há uma maior necessidade de energia para que a mesma quantidade de CO_2 seja fixado. Esta energia produzida e não utilizada na carboxilação pode estar sendo redirecionada para um dreno alternativo dos elétrons, sendo a fotorespiração o principal (Scharder *et al.*, 2004). No grupo das folhas de sombra (Tabela 8) verifica-se também aumento da razão $J_{\max}:V_{\max}$, contudo até a temperatura de 36 °C quando os valores de $J_{\max}:V_{\max}$ diminuem com o acréscimo da temperatura foliar, isto se deve provavelmente a uma fotoinibição devido a desestruturação do fotossistema pela maior fluidez das membranas do cloroplasto.

Outro aspecto que esta relação leva a sugerir, é que com o aumento de temperatura a planta deve criar mecanismos de desativação da atividade da Ribulose 1,5 bis-fosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), para evitar a atividade oxigenase e o progressivo aumento de composto tóxico da fotorespiração (Husic *et al.*, 2002; Scharder *et al.*, 2004) e ainda segundo estes autores a diminuição da quantidade de energia disponível para atividade da Rubisco, ou ainda, que há um redirecionamento da energia que são importantes para o desenvolvimento de outros processos.

Apesar destes fatores ($J_{\max}$ e $V_{\max}$) estarem contribuindo para a redução da fotossíntese em altas temperaturas, o fator que parece estar mais bem

relacionado a redução das taxas de $A_{\max}$ é a condutância estomática (gs) (Figura 16 e Figura 17). Medlyn *et al.* (2002a) assumem que parte da diminuição na fotossíntese em temperaturas altas é devido a limitação pelo fechamento estomático.

O padrão de resposta da gs foi muito variado na temperatura ótima para a fotossíntese (T_{ot}) entre as espécies, no entanto, foi observado que as folhas de sol apresentaram valores superiores aqueles das folhas de sombra (Tabela 6). Trabalhando com *Eucalyptus globulus ssp globulus provenances* James e Bell (2000) verificaram que folhas menos expostas a luz apresentam menores aberturas estomáticas.

Para as temperaturas menores que 36 °C algumas espécies apresentaram aumentos dos valores de gs, e a partir desta T_{fol} todas as plantas apresentaram decréscimos nos valores desta variável. As folhas de sol apresentaram na T_{fol} de 30,9 °C valores mais que duas vezes aqueles das folhas de sombra, sendo estatisticamente semelhantes na temperatura mais elevada. Nas folhas de sombra a gs se manteve nos níveis da T_{fol} mais baixa até 36,9 °C. Quando a T_{fol} foi maior que este valor estas folhas aumentaram a resistência a perda de água pelos estômatos (Figura 17, Eq. 16 e Eq. 17).

Um fato que chama atenção neste trabalho e indica o nível de estresse dos estômatos nas folhas de sol e que as folhas da sombra mantêm por mais tempo a abertura estomática é a composição isotópica do carbono ($\delta^{13}C$) das folhas destes grupos. Observando a relação entre $A_{\max}$ e $\delta^{13}C$ (Figura 12b) verifica-se que as folhas sombreadas apresentam valores mais negativos de $\delta^{13}C$. Indicando que este grupo discrimina mais o carbono 13 por que os estômatos estão mais próximos a sua abertura máxima, enquanto as folhas de sol por enfrentarem temperaturas mais elevadas, têm os estômatos fechados por mais tempo e por isso com valores de $\delta^{13}C$ menos negativos.

Essa supressão da condutância estomática está, em geral, relacionada a fatores climáticos como luz, temperatura e déficit de pressão de vapor no ar (Pons e Welschen, 2003; e Pitman, 1996). Trabalhando com lima ácida

Angelocci *et al.* (2004) mostraram que quando fixado o intervalo de temperatura, a condutância estomática é afetada pelo aumento do déficit de pressão de vapor. Outro fator que corrobora para o fechamento estomático é (Nepstad *et al.*, 2002) o baixo potencial hídrico das folhas, nos horários próximos ao meio dia na floresta.

Tomando como base as curvas $A-C_i$ em diversas temperaturas desenvolvidas neste estudo, pode-se notar que valores maiores T_{fol} acarretaram maior limitação estomática do CO_2 no mesofilo (L_{gc}). A L_{gc} das folhas de sombras foi a mais afetada pelo aumento da T_{fol} como pode ser verificado derivando as Eq. 18 e Eq. 19. Dentro do intervalo de temperatura estudado a porcentagem de aumento da L_{gs} para folhas de sol foi 3 vezes maior que a de sombra. Resposta semelhante foi verificada por James e Bell (2000), que mostraram folhas de sombra com maiores resistências ao fluxo de carbono no mesofilo foliar. Pons e Welschen (2003) trabalhando com *Eperua grandiflora* afirmaram que a abertura estomática diminui com um aumento da T_{fol} e que isto acarreta em diminuição da fotossíntese.

5.3 Respiração

Assumindo que a fotossíntese tem o papel de assimilação de CO_2 e a respiração foliar (R_d) tem o papel contrário e que ambas não podem ser quantificadas isoladamente na folha nas horas que há presença de luz, pois os processos acontecem ao mesmo tempo na folha, a resposta R_d aos gradativos aumentos da temperatura foliar, foi a maior liberação de carbono fixado por este processo, afetando o balanço de assimilação de CO_2 dos indivíduos (Long e Bernacchi, 2003; Medlyn *et al.*, 2002; Bernacchi *et al.*, 2001; e Hikosaka, 1997).

Na temperatura ótima da fotossíntese a R_d apresentou grande amplitude de valores com tendência de ser maior nas T_{ot} mais elevadas. Observando a

Figura 18 verifica-se que não foram encontradas diferenças estatísticas entre as respirações das folhas de sol e de sombra. A Figura 19 mostra que R_d não apresentou diferenças entre os grupos de folhas nas diferentes T_{fol} , no entanto, apresenta diferença com a variação de T_{fol} dobrando seu valor entre a menor e maior temperatura de estudo. Trabalhando com florestas tropicais Chambers *et al.*, (2004) afirmaram que a respiração de folha apresenta boa correlação com a T_{fol} .

A respiração foliar é sensível aos aumentos da temperatura tornando-se, um sumidouro do CO_2 assimilado pela fotossíntese. Neste trabalho foi verificado um padrão linear de resposta da R_d à variação de T_{fol} (Figura 20), no entanto, é importante ressaltar que esta é uma resposta comum da respiração a rápida variação da temperatura. Estes resultados são concordantes com aqueles descritos por Pons e Welschen, (2003) e Meir *et al.*, (2001).

Observando o valor do índice Q_{10} (aumento proporcional da respiração para cada dez graus de aumento na temperatura) quando calculado em função dos aumentos instantâneos da T_{fol} verificou-se que os valores deste índice diminuíram, indicando que as folhas são sensíveis e respondem com aumentos para nova situação de maior calor, mas quando se observa a resposta deste índice a adaptação para alta temperatura esta variável não apresenta variação dentro do intervalo de T_{fol} estudado. Este tipo de adaptação é também descrito nos trabalhos de Loveys *et al.* (2003), Griffin *et al.* (2002) e Atkin *et al.*, (2000) que sugerem que estes fatos ocorrem devido as enzimas do processo de respiração estarem aclimatadas a altas temperaturas.

5.4 Variação da temperatura foliar e assimilação de CO_2

A variação da temperatura foliar foi grande apresentando nos horários mais quentes temperaturas que variaram entre 33 a 52 °C. Considerando as equações (Eq. 11 e 12) de respostas da fotossíntese e sua temperatura ótima

(T_{ot}) para folhas de sol e sombra chega-se aos valores de 15,1 e 12,1 $\text{tonC.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$, respectivamente. Estes valores Assimilação estão próximos daquele verificado por Goulden *et al.* (2004) no período chuvoso na floresta amazônica.

É possível ainda considerar que a T_{fol} atinja 36 °C na média, o que não está distante da temperatura atual na época seca, nesta temperatura a produção diminui em 18 % para folhas de sol e 14 % para as folhas de sombra. Quando a T_{fol} for a 42 °C a fotossíntese será apenas 32 % e 30 % dos valores verificados na T_{ot} , para as folhas de sol e sombra, respectivamente. Goulden *et al.* (2004) verificou para períodos secos valores na metade dos verificados dos que encontrou para períodos chuvosos.

As repostas de R_d indicam que nas temperaturas mais elevadas do dia há uma grande perda de CO_2 . Trabalhando da mesma forma os dados na T_{ot} a liberação de CO_2 devido a R_d fica em torno de 2,5 $\text{tonC.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$ e a cada 3 °C que se elevar a T_{fol} serão liberados 0,4 $\text{tonC.ha}^{-1}.\text{ano}^{-1}$ a mais para atmosfera somente devido ao processo de respiração foliar. Para Griffin *et al.* (2002) o seqüestro de carbono ao meio dia é afetado substancialmente pela respiração dos tecidos autotróficos, principalmente as folhas devido ao aumento da temperatura. Para Chambers *et al.* (2004) a respiração foliar não apresenta um padrão de respostas ao horário do dia, encontrando correlação apenas com a temperatura foliar.

6 CONCLUSÃO

A temperatura foliar apresentou boa correlação com as variações da radiação fotossinteticamente ativa e a umidade relativa do ar, o mesmo não foi verificado para as características biofísicas das plantas observadas.

A temperatura foliar mínima é igual nos dois períodos sazonais e está mais correlacionada às condições de altas umidades e sem radiação, nas horas que precedem o amanhecer, quando há uma tendência da temperatura do ar e foliar se igualarem.

A temperatura foliar máxima e as maiores diferenças entre temperaturas da folha e do ar estão correlacionadas com os eventos climáticos de alta radiação e baixa umidade.

A variação da temperatura foliar causou mudanças no padrão de resposta da taxa assimilatória de CO_2 . E os fatores primeiros a causar diminuição da fotossíntese máxima após a temperatura ótima são a condutância estomática e do mesófilo, adicionada a aumentos na taxa respiratória.

A temperatura ótima da fotossíntese foi de $31,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ onde a comunidade apresentou uma taxa de assimilação de CO_2 de $7,6\text{ }\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, e a partir desta temperatura houve uma diminuição da fotossíntese máxima.

A capacidade máxima de transporte de elétrons destinada a regeneração de RUBP (J_{max}), apresentou relação negativa com a temperatura foliar a partir de $35,7\text{ }^{\circ}\text{C}$. A velocidade máxima de carboxilação V_{cmax} foi pouco afetada pela elevação da T_{fol} e mostrou relação negativa depois de $34,0\text{ }^{\circ}\text{C}$.

A condutância estomática foi negativamente relacionada com acréscimo de T_{fol} , dentro do intervalo de temperatura estudado, indicando que a limitação estomática pode ser o fator que mais afeta a fotossíntese.

A respiração (R_d), como consumidor de fotoassimilados, contribuiu para que o balanço de carbono foliar se torne menor com o aumento da T_{fol} , pois R_d está relacionada positivamente com a temperatura foliar.

O aumento de 3 °C na temperatura foliar após a temperatura ótima da fotossíntese causa na taxa assimilatória uma diminuição de 1,3 e 07 tonC.ha⁻¹.ano⁻¹ para folhas de sol e sombra respectivamente.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANGELOCCI, L. R.; MARIN, F. R.; OLIVEIRA, R. F.; RIGHI, E. Z. Transpiration, leaf diffusive conductance, and atmospheric water demand relationship in a irrigated acid lime orchard. **Brasilian Journal Plant Physiology**, v.16, n.1, p.53-64, 2004.

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

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**, v.79, n.2/3, p.173-184, 2002.

BEDRETDINOV ZM, GAISIN FM, DAUTOV GY, SEMICHEV AY, KRIVONOSOVA EI, MUKHAMADIYAROV KG. Some properties of a glow-discharge in a transverse flow of air. **High Temperature**, v.16, n.2, p.227-230, 1978.

BALDOCCHI, D.D.; MEYERS, T.P. Traces gas exchange above the floor of deciduous forest,1, Evaporation and CO₂ efflux. **Geophys**, v.96, p.7271-7285, 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**, v.4, n.3, p.593-603, 1994.
- BAZZAZ, F.A. Tropical forest in future climate: changes in biological diversity and impact on the global carbon cycle. **Climatic Change**, v.39, p.317-336, 1998.
- BERNACCHI C. J.; SINGSAAS E, L.; PIMENTEL C.; PORTIS, A. R.; LONG, S.P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant Cell and Environment**, v.24, n.2, p.253-259, 2001.
- BERRY, J. A.; E BJÖRKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.31, p.491-453, 1980.
- CANNELL, M. G. R.; THORNLEY, J. H. M. Modelling the components of plant respiration: Some guiding principles. **Annals of Botany**, v.85, p.45-54, 2000.
- CARNEIRO, V.M.C. Composição florística e análise estrutural da floresta primária de terra firme na bacia do rio Cuieiras Manaus (AM). Manaus-AM, 2004. 77p. Dissertação de (M.S.) Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia/Universidade do Amazonas.
- CHAMBERS, J.Q.; HIGUCHI N.; TRIBUZY, E.S.; TRUMBORE, S.E. Carbon sink for a century. **Nature**, v.410, n.6827, p.429-429, 2001.

CHAMBERS, J. Q.; TRIBUZY, E. S.; TOLEDO, L. C.; CRISPIN, B. F.; HIGUCHI, N.; SANTOS J. DOS; ARAÚJO, A. C.; KRUIJT, B; NOBRE, A. D.; TRUMBORE, S. E. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecology Application**, v.14, n.4 (supl.), p.s72-s88, 2004.

CHAUVEL, A. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos, dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. **Acta Amazonica**, v.12, n.3, p.47–60, 1982.

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

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**, v.100, n.10, p.5852-5857, 2003.

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

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**, v.20, p.537-557, 1997.

EAMUS, D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. **Tree**, v.14, p.11-16, 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. cap.8, p.117-135.
- FARQUHAR, G. D.; SHARKEY, T. D. Stomatal conductance and photosynthesis. **Annual Review of Plant Physiology**, v.33, p.317-345, 1982.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v.149, p.78-90, 1980.
- FERGUSON, H.; ESLICK, R.F.; AASE, J.K. canopy temperatures of barley as influenced by morphological characteristics **Agronomy Journal**, v.65, n.3, p.425-428, 1973.
- FERRAZ, J.; OHTA, S.; SALLES, P.C. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de Manaus (AM). in: HIGUCHI, N.; CAMPOS, M.A.A.; SAMPAIO, P.T.B.; SANTOS, J. (Ed.). **Pesquisas Florestais para Conservação da Floresta e Reabilitação de Áreas Degradadas da Amazônia**. 1998. p.111-143.
- FIELD, C.B.; BEHRENFELD, M.J.; RANDERSON, J.T.; FALKOWSKI, P. Primary production of the biosphere: Integrating terrestrial and oceanic components. **Science**, v.281, n.5374, p.237-240, 1998.
- FRA FAO. Forest resources assessment food and agriculture organization of the United Nation 2000: tropical countries. Rome, 2001, p.287-291. (FAO Forestry Paper, 140).

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

GOULDEN, M.L.; MILLER, S.D.; DA ROCHA, H.R.; MENTON, M.C.; DE FREITAS, H.C.; FIGUEIRA, A.M.E.S.; DE SOUSA, C.A.D. Diel and seasonal patterns of tropical forest CO₂ exchange. **Ecological Applications**, v.14 n.4 (Supl.), s42-s54, 2004.

GRACE, J. Understanding and managing the global carbon cycle. **Journal of Ecology**, v.92, n.2, p.189-202, 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**. 2001. p.401-426.

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

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**, v.15, p.271-282, 1992.

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

- HIGUCHI, N.; SANTOS, J. DOS; RIBEIRO, R.J.; FREITAS, J.V.; VIEIRA, G.; CÖIC, A.; MINETTE, L.J. Crescimento e Incremento de uma Floresta Amazônica de Terra-Firme Manejada Experimentalmente In: **Biomassa de Nutrientes Florestais**. INPA/DFID. 1997. 89-132p.
- HIKOSAKA, K. Modelling optimal temperature acclimation of photosynthetic apparatus in C₃ plants with respect to nitrogen use. **Annals of Botany**, v.80, p.721-730, 1997.
- HUSIC, D.W.; HUSIC, H.D.; TOLBERT, N.E. The oxidative photosynthetic carbon-cycle or c2 cycle. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v.5, n.1, p.45-100, 2002.
- ISHIDA, A.; TOMA, T.; MARJENAH, A. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. **Tree Physiology**, v.19, p.467-473, 1999.
- JAMES, S.A.; BELL, D.T. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp *globulus* provenances. **Tree Physiology**, v.20, n.15, p.1007-1018, 2000.
- 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**, v.23, p.1313-1328, 2000.
- KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v.98, p.419-428, 1994.

- 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**, v.109, p.284-290, 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**, v.14, p.347-360, 1994.
- LAURANCE, W.F.; WILLIAMSON, G.B. Positive feedbacks among forest fragmentation, drought, and climate change in the Amazon. **Conservation Biology**, v.15 n.6, p.1529-1535, 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**, v.25, n.12, p.1701-1714, 2002.
- LIETH, J. H.; REYNOLDS, J. F. The nonrectangular hyperbola as a photosynthetic light response model: geometrical interpretation and estimation of the parameter θ . **Photosynthetica**, v.21, p.363-366, 1987.
- 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**, v.54, n.392, p.2393-2401, 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**, v.9, n.6, p.895-910, 2003.

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**, v.359, n.1443, p311-329, 2004.

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 Amazon Basin**, New York: Oxford University Press, 2001. p.17-41.

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**, v.22, p.1475-1495, 1999.

MEDLYN, B. E.; LOUSTAU, D.; DELZON S. Temperature responses of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). **Plant Cell and Environment**, v.25, n.9, p.1155-1165, 2002a.

- MEDLYN, B. E.; DREYER, E.; ELLSWORTH, D.; FORSTREUTER, M.; HARLEY, P. C.; KIRSCHBAUM, M. U. F.; LE ROUX, X.; MONTPIED, P.; STRASSEMAYER, J.; WALCROFT, A.; WANG, K.; LOUSTAU, D. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. **Plant Cell and Environment**, v.25, n.9, p.1167-1179, 2002b.
- 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**, v.15, n.3, p.378-387, 2001.
- MULKEY, S.S.; KITAJIMA, K.; WRIGHT, S.J. Plant physiological ecology of tropical forest canopies. **Trends in Ecology & Evolution**, v.11, n.10, p.408-412, 1996.
- NEPSTAD, D. C.; MOUTINHO, P.; DIAS, M. B.; DAVIDSON, E.; CARDINOT, G.; MARKEWITZ, D.; FIGUEIREDO, R.; VIANNA, N.; CHAMBERS, J.; RAY, D.; GUERREIROS, J. B.; LEFEBVRE, P.; STERNBERG, L.; MOREIRA, M.; BARROS, L.; ISHIDA, 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**, v.107, n.D20, p.1-18, 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**, v.22, n.12, p.1497-1513, 1999.
- OGREN, E.; OQUIST, G. Photoinhibition of photosynthesis in *lemna-gibba* as induced by the interaction between light and temperature 2. Photosynthetic electron-transport. **Physiologia Plantarum**, v.62 n.2, p.187-192, 1984.
- PACALA, S. W.; 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**, v.66, p.1-43, 1996.
- 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.; LORIUS, C.; PEPIN, L.; RITZ, C.; SALTZMAN, E.; STIEVENARD, M. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. **Nature**, v.399, n.6735, p.429-436, 1999.
- 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**, v.33, n.6, p.1366-1378, 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**, v.23, n.14, p.937-947, 2003.

- RADAM-BRASIL. **Programa de Integração Nacional**. Levantamento de Recursos Naturais. v.18 (Manaus) – RADAM (projeto) DNPM, Ministério das Minas e Energia. Brasil. 626 p, 1978.
- RASCHKE, K. Heat transfer between the plant and the environment. **Annual Review Of Plant Physiology And Plant Molecular Biology**, v.11, p.111-126, 1960.
- REICH, P. B.; WALTERS, M. B.; ELLSWORTH, D. S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v.94, p.13730-13734, 1997.
- RIJKERS, T.; PONS, T. L.; BONGERS, F. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neo-tropical species differing in shade tolerance. **Functional Ecology**, v.14, p.77-86, 2000.
- RYAN, M. G.; HUBBARD, R. M.; CLARK, D. A.; SANFORD JUNIOR, R. L. Woody-tissue respiration for *Simarouba amara* and *Miconia guianensis*, two tropical wet forest trees with different growth habits. **Oecologia**, v.100, p.213-220, 1994.
- SAXE, H.; CANNELL, M.G.R.; JOHNSEN, B.; RYAN, M.G.; VOURLITIS, G. Tree and forest functioning in response to global warming. **New Phytologist**, v.149, n.3, p.369-399, 2001.
- SCHRADER, S.M.; WISE, R. R.; WACHOLTZ, W. F.; ORT, D. R.; SHARKEY, T. D. Thylakoid membrane responses to moderately high leaf temperature in Pima cotton. **Plant Cell and Environment**, v.27, n.6, p.725-735, 2004.

- 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 Nino-Southern Oscillation effect. **Global Change Biology**, v.10, n.5, p.683-692, 2004.
- SENTELHAS, P.C.; PEREIRA, A.R.; ANGELOCCI, L.R.; ALFONSI, R.R.; CARAMORI, P.H.; SWARTS S. BHBRASIL - Balanços hídricos climatológicos de 500 localidades brasileiras. <http://www.lce.esalq.usp.br/bhbrasil/amazonas/manuel.xls>. (2005).
- 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**, v.29, n.12, p.1377-1385, 2002.
- SOMBROEK, W. Spatial and temporal patterns of Amazon rainfall. **Ambio**, v.30, p.388-396, 2001.
- SWAINE, M.D. Rainfall and soil fertility as factors limiting forest species distributions in Ghana. **Journal of Ecology**, v.84, n.3, p.419-428, 1996.
- TARNOPOLSKY, M.; SEGINER, I. Leaf temperature error from heat conduction along thermocouple wires. **Agricultural and Forest Meteorology**, v.93, p.185-194, 1999.
- TJOELKER, M. G.; OLEKSYN, J.; REICH, P.B. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q(10). **Global Change Biology**, n.7, v.2, p.223-230, 2001.

- TRIBUZY, E. S.; TEIXEIRA, L. M; CHAMBERS, J. Q.; REIS, T. S.; TRUMBORE, S.; CAMARGO, P.; SILVA, R. P.; HIGUCHI, N. Physiological Responses of Tree Species Growing under Different Site Conditions in the Central Amazon. In: LBA-ECO SCIENCE TEAM BUSINESS MEETING, 7., Fortaleza-CE-Brazil, 2003. **LBA annual book of congress**, Fortaleza: LBA/INPA/NASA-AM, 2003. p.94.
- UDDLING, J.; PLEIJEL, H.; KARLSSON, P.E. Measuring and modelling leaf diffusive conductance in juvenile silver birch, *Betula pendula*. **Trees**, v.18, n.8, p.686-695, 2004.
- VARGAS-LUNA, M.; MADUENO, L.; GUTIERREZ-JUAREZ, G.; BERNAL-ALVARADO, 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**, v.74, n.1, p.706-708, 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**, v.122, p.79-85, 2004.
- 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 of Botany**, v.44, n.262, p.907-920. 1993.
- ZOTZ, G.; WINTER, K. Short-term photosynthesis measurements predict leaf carbon balance in tropical rainforest canopy plants. **Planta**, v.191, p.409-412. 1993.

ZOTZ, G.; WINTER, K. Dial patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants. in: MULKEY, S. S.; CHAZDON, R. L.; SMITH, A. P. (Ed.). **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. New York: Chapman Hall, 1996. cap.8, p.89-113.