

# Fotossíntese e fotoinibição em mogno e acariquara em função da luminosidade e temperatura foliar

Daniela Pereira Dias<sup>(1)</sup> e Ricardo Antonio Marengo<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup>Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Curso de Pós-graduação em Ciências de Florestas Tropicais, Caixa Postal 478, CEP 69011-970 Manaus, AM. E-mail: danidias@inpa.gov.br <sup>(2)</sup>INPA, Coordenação de Pesquisas em Silvicultura Tropical, E-mail: rmarengo@inpa.gov.br

Resumo – A fotoinibição pode ser intensificada por fatores de estresse como alta temperatura. O objetivo deste trabalho foi determinar os efeitos da luminosidade e temperatura na fotossíntese e na recuperação da fotoinibição sob baixa irradiância em mogno (*Swietenia macrophylla* King) e acariquara (*Minquartia guianensis* Aubl.). As plantas cresceram sob baixa irradiância: 0,20 (acariquara) e 1,43 mol m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup> (mogno). A fotossíntese líquida e as características da fluorescência foram avaliadas em duas irradiâncias, 1.000 e 1.700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, e duas temperaturas foliares, 32 e 38°C. A 32°C, a fotossíntese máxima (A<sub>max</sub>) foi maior em mogno do que em acariquara. Em mogno, a exposição a 38°C causou redução gradativa na fotossíntese, sendo a taxa fotossintética após 50 min similar à encontrada em acariquara. A 32°C, o aumento na irradiância, de 1.000 para 1.700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, intensificou a fotoinibição, mas A<sub>max</sub> não foi alterada. Em 1.700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, o aumento da temperatura, de 32 para 38°C, não afetou a fotoinibição. Após 72 horas em baixa irradiância, a recuperação da fotoinibição foi de 80% em acariquara e 89% em mogno. Não houve efeito da temperatura da folha na fotoinibição.

Termos para indexação: Amazônia, condutância estomática, eficiência fotoquímica, fluorescência, *Minquartia guianensis*, *Swietenia macrophylla*.

## Photosynthesis and photoinhibition in mahogany and acariquara as a function of irradiance and leaf temperature

Abstract – Photoinhibition may be exacerbated by stress factors such as high temperature. The aim of the work was to determine the effects of temperature and irradiance on photosynthesis and photoinhibition in mahogany (*Swietenia macrophylla* King) and acariquara (*Minquartia guianensis* Aubl.). Also to assess the effect of irradiance and temperature on the recovery from photoinhibition at low irradiance. Saplings were grown at low irradiance: 0.20 mol m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> (mahogany) and 1.43 mol m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup> (acariquara). Photosynthesis and fluorescence characteristics were assessed in plants subjected to two irradiances 1,000 and 1,700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, and two temperatures, 32 e 38°C. At 32°C, light saturated photosynthesis (A<sub>max</sub>) was greater in mahogany than in acariquara. Mahogany plants exposed to 38°C showed a consistent decline in carbon uptake, and after 50 min both species showed the same photosynthetic rates. In saplings exposed to 32°C, increase in irradiance, from 1,000 to 1,700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, exacerbated photoinhibition, but without reducing A<sub>max</sub> values. At 1,700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, the rise in temperature, from 32 to 38°C, did not increase photoinhibition. After 72 hours at low irradiance, recovery from photoinhibition was 80% in acariquara and 89% in mahogany. There was no effect of leaf temperature on photoinhibition.

Index terms: Amazonia, fluorescence, *Minquartia guianensis*, photochemical efficiency, stomatal conductance, *Swietenia macrophylla*.

### Introdução

A abertura repentina do dossel da floresta primária, decorrente da queda natural de árvores, expõe plantas do sub-bosque à irradiância plena, o que pode levar ao aumento da temperatura da folha, com possibilidades de promover a fotoinibição da fotossíntese (Houter & Pons, 2005).

Segundo Long et al. (1994), a fotoinibição é um processo fisiológico caracterizado pela redução lenta e reversível da fotossíntese como resultado da exposição à luz solar plena. A intensidade da fotoinibição pode ser avaliada pela redução na eficiência quântica do fotossistema II (relação F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>). Comumente, esta característica da fluorescência é usada como indicador

de estresse, quando fatores bióticos ou abióticos alteram a funcionalidade do fotossistema II (FSII).

A suscetibilidade à fotoinibição depende principalmente da espécie e do ambiente de luz de crescimento (Osmond, 1994). Assim, em comparação com espécies que requerem altos níveis de luz para crescer, como o mogno (*Swietenia macrophylla* King), as espécies tolerantes à sombra, como acariquara (*Minquartia guianensis* Aubl.), são mais susceptíveis à fotoinibição e possuem menor capacidade de aclimação à alta luminosidade (Kitao et al., 2000a; Dias & Marengo, 2006). O mogno é uma espécie intermediária na escala de sucessão, com baixa densidade na floresta natural, e cresce bem sob alta luminosidade (Marengo et al., 2001). A acariquara, apesar de ser uma espécie de dossel, é tolerante à sombra na fase juvenil e apresenta taxas respiratória e fotossintética baixas (Marengo & Vieira, 2005).

A exposição de plantas jovens à luz solar plena pode levar ao aumento significativo na temperatura foliar que, eventualmente, causa quedas drásticas no potencial hídrico da folha e intensifica os efeitos da fotoinibição (Valladares & Pearcy, 1997). As temperaturas consideradas moderadamente altas (35 a 42°C) podem causar danos diretos ao aparato fotossintético (Wise et al., 2004), por provocar mudanças na membrana do tilacóide e alterar as propriedades físico-químicas, e também a organização funcional dessas estruturas celulares (Berry & Björkman, 1980). Em elevadas temperaturas, a taxa máxima de assimilação de carbono pode ser inibida por diminuir a condutância estomática (Law & Crafts-Brandner, 1999). Além disso, altas temperaturas podem levar ao aumento da respiração mitocondrial e da fotorrespiração.

Vários fatores podem contribuir para a proteção contra a fotoinibição, incluindo mecanismos que diminuem a absorção de luz – movimento de folhas, pilosidade, reflectância –, a fotorrespiração, a redução do oxigênio no fotossistema I, que leva à formação de água (ciclo água-água), e a dissipação de energia por mecanismos não-fotoquímicos – perda de calor ou dissipação não radiativa. A fotorrespiração é mais efetiva na proteção contra a fotoinibição do que o transporte alternativo de elétrons para o oxigênio no ciclo água-água, pois a fotorrespiração dissipa o excesso de ATP e NADPH produzidos durante a fase fotoquímica da fotossíntese (Wu et al., 1991). A transferência de energia das clorofilas para alguns carotenóides do ciclo da

xantofila leva à dissipação de energia na forma de calor, que ocorre no complexo coletor de luz do FSII (Demmig-Adams & Adams, 1992).

Apesar de existirem estudos sobre fotoinibição da fotossíntese, pouco é o conhecimento sobre como os fatores de estresse (luz e temperatura) influenciam o grau de fotoinibição e, conseqüentemente, a assimilação de carbono em espécies arbóreas da Amazônia.

O objetivo deste trabalho foi determinar os efeitos da luminosidade e temperatura na fotossíntese e na recuperação da fotoinibição sob baixa irradiância em mogno (*Swietenia macrophylla* King) e acariquara (*Minquartia guianensis* Aubl.).

## Material e Métodos

O experimento foi realizado no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA - campus V8, 3°5'30"S; 59°59'35"O), Manaus, AM, em janeiro de 2005. Utilizaram-se plantas jovens de acariquara (*Minquartia guianensis* Aubl. – Olacaceae) e de mogno (*Swietenia macrophylla* King – Meliaceae), que cresceram em sacos de plástico de 3 L contendo solo da floresta (20 cm). As plantas foram selecionadas de acordo com o tamanho (30 cm de altura). Durante o crescimento, 1 e 3 anos para mogno e acariquara, respectivamente, as plantas foram acondicionadas, à sombra natural de árvores adultas, em uma pequena floresta. Os valores de irradiância foram obtidos com um sensor quântico (Li-191 SA, LiCor, EUA) conectado a um "datalogger". A fluência de fótons (irradiância diária) durante as condições de crescimento foi de 0,20 mol m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup> em acariquara e 1,43 mol m<sup>-2</sup> dia<sup>-1</sup> no mogno.

A fotossíntese foi calculada com um sistema portátil de medição de trocas gasosas (Li-6400, LiCor, EUA). A concentração de CO<sub>2</sub> no fluxo de ar recebida na câmara foliar (CO<sub>2</sub> de referência) foi 380 µmol mol<sup>-1</sup>. As plantas de mogno e acariquara foram submetidas, durante 1 hora, a tratamentos de luz e temperatura da folha: 1 000 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a 32°C e 1.700 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a 32°C e 38°C. Foram selecionadas folhas maduras, totalmente expandidas e com bom aspecto fitossanitário, que se situavam no terço médio da planta. No início da coleta dos dados, a luminosidade e temperatura da folha foram gradativamente aumentadas até atingirem os valores descritos para os tratamentos, período de acondicionamento que durou 20 minutos.

A emissão da fluorescência da clorofila *a* do fotossistema II foi mensurada com um fluorômetro (PEA,

MK2, 9600, Hansatech, UK), após 15 min de adaptação ao escuro. Foram obtidos dados de fluorescência inicial ( $F_o$ ), fluorescência máxima ( $F_m$ ) e a relação  $F_v/F_m$  (eficiência quântica máxima do FSII), em que  $F_v$  (fluorescência variável) é a diferença entre  $F_m$  e  $F_o$ . Os valores de fluorescência foram mensurados no mesmo local da folha onde foi medida a fotossíntese. As características da fluorescência foram determinadas antes das plantas serem submetidas aos tratamentos de luminosidade e temperatura (controle) e durante a recuperação da fotoinibição. A recuperação foi acompanhada após 15 e 30 min e 1, 2, 3, 5, 24, 48 e 72 horas de exposição aos tratamentos de luz e temperatura, em baixa irradiância (menos de  $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

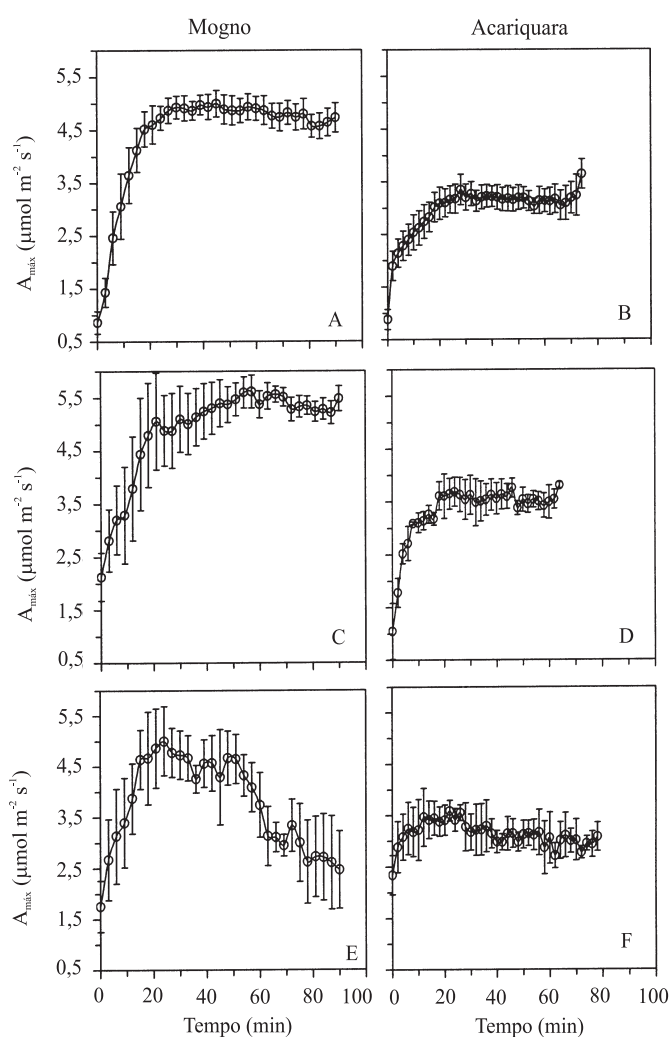
O delineamento experimental utilizado foi inteiramente casualizado, com três tratamentos por espécie e de três a seis plantas por tratamento (repetições). A diferença entre as médias ao longo do tempo de exposição aos tratamentos de luz e temperatura, bem como durante o tempo de recuperação da fluorescência, foi observada utilizando-se o erro-padrão da média.

## Resultados e Discussão

O aumento da irradiância de  $1.000$  para  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a  $32^\circ\text{C}$ , causou pouco efeito na fotossíntese máxima, independentemente da espécie (Figura 1). Os maiores valores de fotossíntese foram encontrados em mogno. A maior fixação de carbono em mogno provavelmente foi decorrente do fato do mogno ser uma espécie tolerante à luz (Marenco et al., 2001), bem como por ter recebido maior luminosidade durante o crescimento. A acariquara, espécie tolerante à sombra, apresenta naturalmente taxas fotossintéticas baixas e crescimento lento (Marenco & Vieira, 2005).

Com relação aos valores máximos observados no tratamento de  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32^\circ\text{C}$ , a fotossíntese do mogno diminuiu gradativamente nas plantas expostas a  $38^\circ\text{C}$ , até atingir  $2,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (redução de 50%) (Figura 1 E). Assim, ao final do experimento, a taxa fotossintética de mogno foi similar à observada em acariquara. Nesta espécie, o aumento da temperatura causou redução menor (18%) na fixação de carbono (Figura 1 F). O aumento da temperatura da folha também causou redução na condutância estomática ( $g_s$ ), e este efeito foi mais acentuado em mogno (Figura 2). A redução da taxa fotossintética em mogno com o tempo de exposição à luminosidade e temperatura altas pode ser atribuída a aumentos no deficit de pressão de vapor (DPV) (Park & Furukawa, 1999; Mohotti & Lawlor,

2002), sem descartar um eventual efeito da diminuição do potencial hídrico foliar no fechamento dos estômatos (Angelopoulos et al., 1996). Marenco et al. (2006) relataram que aumentos no DPV causam forte redução na condutância estomática e, conseqüentemente, na fotossíntese. Além disso, a temperatura pode reduzir a assimilação de carbono devido ao seu efeito em processos fotoquímicos ou pelo aumento na fotorrespiração (Ishida et al., 1999; Pons & Welschen, 2003).



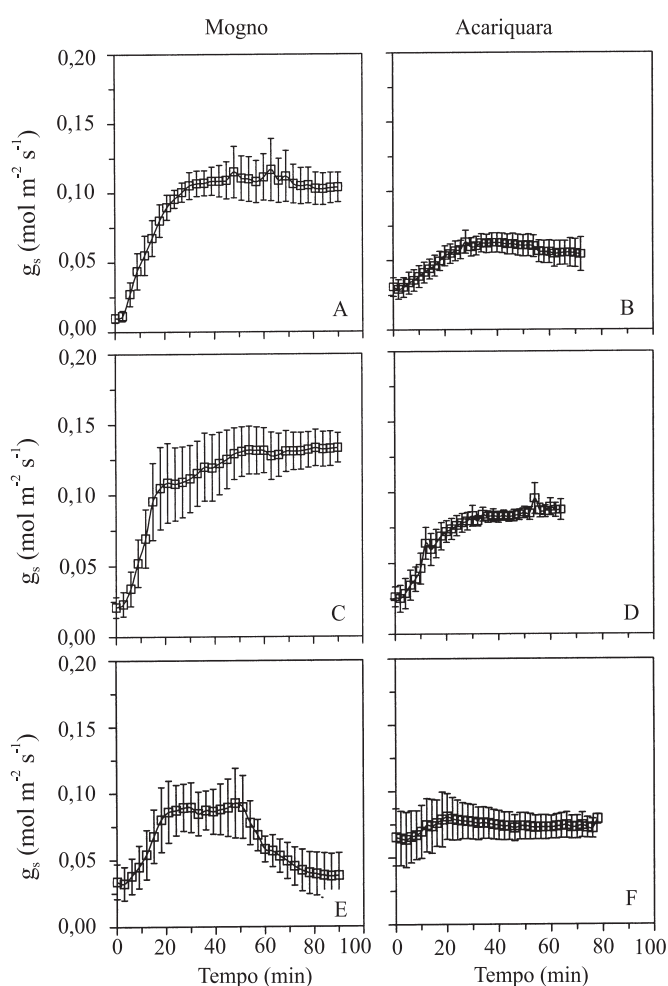
**Figura 1.** Fotossíntese máxima ( $A_{\text{máx}}$ ) em plantas jovens de mogno (A, C, E) e acariquara (B, D, F) submetidas a tratamentos de luz e temperatura da folha [ $1.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32^\circ\text{C}$  (A, B),  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32^\circ\text{C}$  (C, D) e  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $38^\circ\text{C}$  (E, F)] em função do tempo. Cada ponto representa média de três a seis plantas. A barra representa o erro-padrão da média.

Em condições de DPV elevado, pode ocorrer redução na fotossíntese e aumento na fotorrespiração, provavelmente pelo efeito do DPV no fechamento dos estômatos, o que leva à diminuição do carbono interno. Pesquisas recentes confirmam os resultados obtidos, em que, após 10 min de exposição a 38°C houve 30% de redução na taxa líquida da fotossíntese em *Quercus pubescens* L. (Haldimann & Feller, 2004). Sob baixa umidade do ar (alto DPV), a eficiência quântica e a condutância estomática foram menores em plantas de *Heteromeles arbustifolia*, indicando que houve redução no ganho de carbono para conservação hídrica e fotoproteção (Valladares

& Pearcy, 1997). Alta temperatura inibe a assimilação de CO<sub>2</sub> em condição de luz saturante, primeiramente pelo decréscimo do estado de ativação da Rubisco via inibição da Rubisco ativase (Law & Crafts-Brandner, 1999) ou pela limitação no transporte de elétrons e redução na capacidade de regeneração da ribulose 1,5 bifosfato (Wise et al., 2004).

Em relação aos valores obtidos sob baixa irradiância (controle), F<sub>o</sub> aumentou 11% em mogno e 15% em acariquara após exposição das plantas a 1.000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e 32°C, enquanto F<sub>o</sub> diminuiu 8% em mogno e 5% em acariquara em plantas expostas a 1.700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e 38°C (Figura 3 A e B). Em ambas as espécies, os valores de F<sub>o</sub> permaneceram constantes nas plantas expostas a 1.700 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e 32°C. Resultados similares foram encontrados por Bertamini & Nedunchezian (2002), que observaram aumentos de F<sub>o</sub> em folhas de *Vitis berlandieri*; porém, F<sub>o</sub> permaneceu constante ao longo do dia em *Vitis rupestris*. O aumento em F<sub>o</sub> pode ser atribuído à inibição da transferência de elétrons da plastoquinona A (Q<sub>A</sub>) para a plastoquinona B (Q<sub>B</sub>), o que indica que houve dano na proteína D<sub>1</sub> do centro de reação do FSII (Dias & Marengo, 2006). Os decréscimos em F<sub>o</sub> provavelmente envolvem, além de danos à proteína D<sub>1</sub>, danos irreversíveis a subunidades do complexo de evolução do oxigênio (Barber & Anderson, 1992; Bertamini et al., 2004).

Os valores de fluorescência máxima (F<sub>m</sub>) apresentaram tendência similar entre as espécies (Figura 3 C e D). Em relação ao controle, sob baixa irradiância, F<sub>m</sub> decresceu cerca de 40% nas plantas expostas a 1.000 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> e 32°C, em ambas as espécies. Entretanto, o aumento da luminosidade fez com que os valores de F<sub>m</sub> reduzissem mais de 50% nas duas espécies estudadas. A redução de F<sub>m</sub> tem sido atribuída à dissipação não-fotoquímica principalmente por meio do ciclo da xantofila, em que a violaxantina é convertida em zeaxantina (Demmig-Adams & Adams, 1992). Dessa forma, o excesso de energia absorvida pela folha é drenado para carotenóides do ciclo da xantofila que a dissipa na forma de calor, o que protege o fotossistema II contra possíveis danos oxidativos causados pela radiação solar plena.



**Figura 2.** Condutância estomática ( $g_s$ ) em plantas jovens de mogno (A, C, E) e acariquara (B, D, F) submetidas a tratamentos de luz e temperatura da folha [1.000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e 32°C (A, B), 1.700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e 32°C (C, D) e 1.700  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e 38°C (E, F)] em função do tempo. Cada ponto representa média de três a seis plantas. A barra representa o erro-padrão da média.

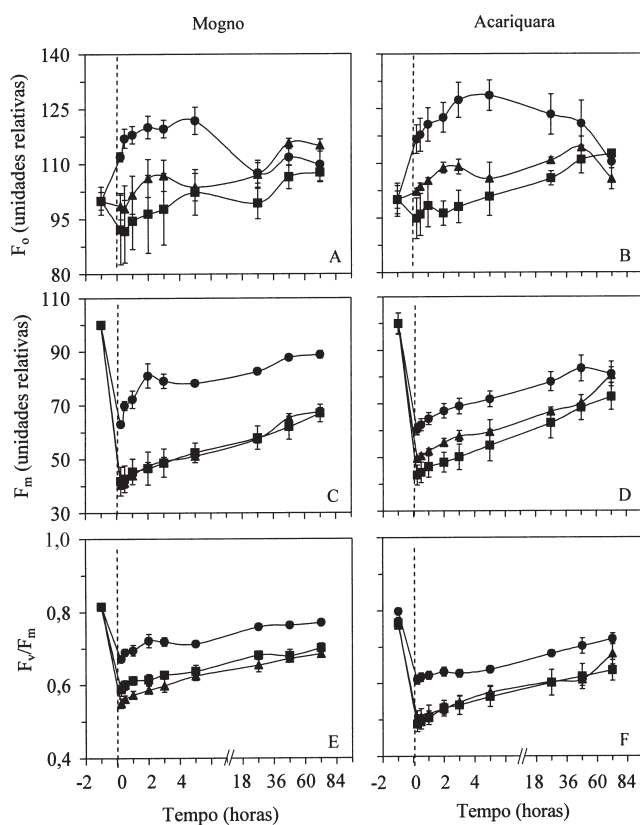
Com relação ao controle, sob baixa irradiância, a exposição das plantas a  $1.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32^\circ\text{C}$  causou decréscimo na relação  $F_v/F_m$ , de 18% em mogno e 24% em acariquara. O aumento da luminosidade de  $1.000$  para  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a  $32^\circ\text{C}$  aumentou a fotoinibição, pois houve decréscimo na relação  $F_v/F_m$ , de 31% em mogno e de 37% em acariquara. Entretanto, plantas expostas a  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32$  ou  $38^\circ\text{C}$  apresentaram pouca variação na eficiência quântica do FSII, independentemente da espécie (Figura 3 E e F). O aumento da luminosidade causou maior fotoinibição, tanto em mogno quanto em acariquara, pois o que determina a fotoinativação do FSII é a fluência de fótons que chega até a folha (Anderson et al., 1997). Não foi

observado efeito da temperatura na eficiência quântica do fotossistema II, apesar de alta temperatura intensificar o efeito da fotoinibição em algumas circunstâncias (Powles, 1984).

Durante a fase de recuperação sob baixa irradiância ( $<20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), os valores de  $F_0$  aumentaram nas plantas submetidas a  $1.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32^\circ\text{C}$ , em ambas as espécies (Figura 3 A e B). O aumento de  $F_0$  pode ser atribuído à redução não-fotoquímica da  $Q_A$  no escuro pelo NAD(P)H disponível no cloroplasto, processo conhecido como clororrespiração (Peltier & Cournac, 2002). Por sua vez, nos tratamentos com alta luminosidade, os valores de  $F_0$  apresentaram pouca variação ao longo do tempo de recuperação, independentemente da temperatura, o que sugere que houve danos severos na proteína  $D_1$  do FSII (Dias & Marengo, 2006). Pode-se observar na Figura 3 A e B que após 24, 48 e 72 horas de recuperação, os valores de  $F_0$  foram semelhantes nas duas espécies, independentemente do tratamento de luminosidade e temperatura.

A recuperação dos valores de  $F_m$  foi gradual ao longo das 72 horas de monitoramento em baixa irradiância (Figura 3 C e D). Em relação ao controle, a recuperação dos valores de  $F_m$  após 72 horas foi de 76 a 89% em mogno, e de 74 a 80% em acariquara e a recuperação da relação  $F_v/F_m$  seguiu esta mesma tendência (Figura 3 E e F). Após 72 horas, a recuperação da fotoinibição foi similar entre as espécies, e a máxima recuperação foi observada nas plantas expostas à irradiância e temperaturas moderadas, 93% em mogno e 90% em acariquara. A recuperação da fotoinibição, medida pela relação  $F_v/F_m$ , foi similar nas duas espécies expostas aos tratamentos com alta irradiância, independentemente da temperatura (Figura 3 E e F). Kitao et al. (2000b) também encontraram que o aumento da temperatura tem pouco efeito na recuperação da fotoinibição (relação  $F_v/F_m$ ) em *Shorea platyclados* e *Dipterocarpus oblongifolius* após exposição por 2 horas à luminosidade fotoinibitória ( $1.600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

A temperatura causou declínio na taxa fotossintética, principalmente em mogno, entretanto não intensificou a fotoinibição. Desse modo, a abertura repentina do dossel, como consequência da queda natural de árvores ou do desmatamento seletivo, pode num primeiro momento diminuir a fotossíntese e aumentar a mortalidade das plantas jovens. Entretanto, a longo prazo a exposição à luz solar plena não parece afetar a fixação de carbono e o crescimento de espécies arbóreas como o mogno (Grogan et al., 2003).



**Figura 3.** Recuperação da fluorescência inicial ( $F_0$ ) e máxima ( $F_m$ ) e da relação  $F_v/F_m$  após a exposição de plantas jovens de mogno (A, C, E) e acariquara (B, D, F) a  $1.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32^\circ\text{C}$  (●),  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $32^\circ\text{C}$  (▲) e  $1.700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  e  $38^\circ\text{C}$  (■). Os pontos à esquerda da linha tracejada correspondem ao controle (valores obtidos em baixa irradiância). Cada ponto representa a média de três a seis plantas. A barra representa o erro-padrão da média, mostrada quando maior que o símbolo.

## Conclusões

1. Uma hora de exposição à alta temperatura (38°C) e alta irradiância causa diminuição na taxa de assimilação de carbono, sobretudo em mogno, em parte, em razão da diminuição da condutância estomática.

2. Em temperaturas de até 38°C, a alta irradiância é o fator determinante na severidade da fotoinibição da fotossíntese.

3. A exposição à luz solar plena causa variações na fluorescência inicial da clorofila.

4. Ocorre aumentos nos valores de  $F_0$  em irradiâncias e temperaturas moderadas durante a recuperação da fotoinibição, o que está associado à recuperação mais rápida da fotoinibição.

## Agradecimentos

Ao Ministério de Ciência e Tecnologia e à Fapeam, pelo apoio financeiro; à Capes e ao CNPq, pelas bolsas concedidas.

## Referências

- ANDERSON, J.M.; PARK, Y.-I.; CHOW, W.S. Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. **Physiologia Plantarum**, v.100, p.214-223, 1997.
- ANGELOPOULOS, K.; DICHIO, B.; XILOYANNIS, C. Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewetting. **Journal of Experimental Botany**, v.47, p.1093-1100, 1996.
- BARBER, J.; ANDERSSON, B. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in Biochemical Sciences**, v.17, p.61-66, 1992.
- BERRY, J.; BJÖRKMANN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v.31, p.491-543, 1980.
- BERTAMINI, M.; MUTHUCHELIAN, K.; NEDUNCHEZHIAN, N. Photoinhibition of photosynthesis in sun and shade grown leaves of grapevine (*Vitis vinifera* L.). **Photosynthetica**, v.42, p.7-14, 2004.
- BERTAMINI, M.; NEDUNCHEZHIAN, N. Photoinhibition of photosynthesis in *Vitis berlandieri* and *Vitis rupestris* leaves under field conditions. **Photosynthetica**, v.40, p.597-603, 2002.
- DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS III, W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.43, p.599-626, 1992.
- DIAS, D.P.; MARENCO, R.A. Photoinhibition of photosynthesis in *Miconia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. **Photosynthetica**, v.44, p.235-240, 2006.
- GROGAN, J.; ASHTON, M.S.; GALVÃO, J. Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) seedling survival and growth across a topographic gradient in southeast Pará, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.186, p.311-326, 2003.
- HALDIMANN, P.; FELLER, U. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant, Cell and Environment**, v.27, p.1169-1183, 2004.
- HOUTER, N.C.; PONS, T.L. Gap size effects on photoinhibition in understory saplings in tropical rainforest. **Plant Ecology**, v.179, p.43-51, 2005.
- ISHIDA, A.; NAKANO, T.; MATSUMOTO, Y.; SAKODA, M.; ANG, L.-H. Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements. **Ecological Research**, v.14, p.77-88, 1999.
- KITAO, M.; LEI, T.T.; KOIKE, T.; TOBITA, H.; MARUYAMA, Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. **Plant, Cell and Environment**, v.23, p.81-89, 2000a.
- 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, 2000b.
- LAW, R.D.; CRAFTS-BRANDNER, S.J. Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. **Plant Physiology**, v.120, p.173-182, 1999.
- LONG, S.P.; HUMPHRIES, S.; FALKOWSKI, P.G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v.45, p.633-662, 1994.
- MARENCO, R.A.; GONÇALVES, J.F. de C.; VIEIRA, G. Leaf gas exchange and carbohydrates in tropical trees differing in successional status in two light environments in central Amazonia. **Tree Physiology**, v.21, p.1311-1318, 2001.
- MARENCO, R.A.; SIEBKE, K.; FARQUHAR, G.D.; BALL, M.C. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. **Functional Plant Biology**, v.33, p.1103-1113, 2006.
- MARENCO, R.A.; VIEIRA, G. Specific leaf area and photosynthetic parameters of tree species in the forest understorey as a function of the microsite light environment in central Amazonia. **Journal of Tropical Forest Science**, v.17, p.265-278, 2005.
- MOHOTTI, A.J.; LAWLOR, D.W. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. **Journal of Experimental Botany**, v.53, p.313-322, 2002.
- OSMOND, C.B. What is photoinhibition? Some insights from comparison of shade and sun plants. In: BAKER, R.R.; BOWYER, J.R. (Ed.). **Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field**. Oxford: Bios Scientific Publ., 1994. p.1-24.

- PARK, S.-Y.; FURUKAWA, A. Photosynthetic and stomatal responses of two tropical and two temperate trees to atmospheric humidity. **Photosynthetica**, v.36, p.181-186, 1999.
- PELTIER, G.; CURNAC, L. Chlororespiration. **Annual Review of Plant Biology**, v.53, p.523-550, 2002.
- 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, p.937-947, 2003.
- POWLES, S.B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. **Annual Review of Plant Physiology**, v.35, p.15-44, 1984.
- VALLADARES, F.; PEARCY, R.W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. **Plant, Cell and Environment**, v.20, p.25-36, 1997.
- WISE, R.R.; OLSON, A.J.; SCHRADER, S.M.; SHARKEY, T.D. Electron transport is the functional limitation of photosynthesis in field-grown *Pima cotton* plants at high temperature. **Plant, Cell and Environment**, v.27, p.717-724, 2004.
- WU, J.; NEIMANIS, S.; HEBER, U. Photorespiration is more effective than the Mehler reaction in protecting the photosynthetic apparatus against photoinhibition. **Botanica Acta**, v.104, p.283-291, 1991.

---

Recebido em 4 de agosto de 2006 e aprovado em 7 de dezembro de 2006