

Anais do I Seminário sobre Pesquisas com o Guaranazeiro na Amazônia



**I Seminário sobre Pesquisas com o
Guaranazeiro na Amazônia
6 e 7 de dezembro de 2005
Manaus - AM**

República Federativa do Brasil

Luiz Inácio Lula da Silva
Presidente

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento

Roberto Rodrigues
Ministro

Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Embrapa

Conselho de Administração

Luis Carlos Guedes Pinto
Presidente

Silvio Crestana
Vice-Presidente

Alexandre Kalil Pires
Cláudia Assunção dos Santos Viegas
Ernesto Paterniani
Hélio Tollini
Membros

Diretoria-Executiva da Embrapa

Silvio Crestana
Diretor-Presidente

José Geraldo Eugênio de França
Kepler Euclides Filho
Tatiana Deane de Abreu Sá
Diretores-Executivos

Embrapa Amazônia Ocidental

Aparecida das Graças Claret de Souza
Chefe-Geral

Sebastião Pereira
Chefe-Adjunto de Administração

José Jackson Bacelar Nunes Xavier
Chefe-Adjunto de Pesquisa e Desenvolvimento

Mirza Carla Normando Pereira
Chefe-Adjunto de Comunicação e Negócios

Anais do I Seminário sobre Pesquisas com o Guaranazeiro na Amazônia

José Clério Rezende Pereira
Mirza Carla Normando Pereira
Murilo Rodrigues de Arruda

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Amazônia Ocidental
Rodovia AM-010, km 29, Estrada Manaus/Itacoatiara
Caixa Postal 319, CEP 69011-970, Mauas - AM
Fone: (92) 3621-0300
Fax: (92) 3621-0322 / 3622-1100
www.cpa.embrapa.br
sac@cpaa.embrapa.br

Comissão organizadora:

Presidente:

José Clério Rezende Pereira

Membros:

Mirza Carla Normando Pereira

Murilo Rodrigues de Arruda

Diagramação e arte: Gleise Maria Teles de Oliveira

1ª edição

1ª impressão (2005): 1.000 exemplares

Todos os direitos reservados.

**A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte,
constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).**

**Cip-Brasil. Catalogação-na-publicação.
Embrapa Amazônia Ocidental.**

Seminário sobre Pesquisas com o Guaranazeiro na Amazônia
(1.:2005, Manaus).

Anais do I Seminário sobre Pesquisas com o
Guaranazeiro na Amazônia /editores José Clério Rezende
Pereira, Mirza Carla Normando Pereira e Murilo Rodrigues de
Arruda. - Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2005.
1 CD-ROM ; 4 ¾ pol. 242 p.

1.Guaraná. 2. Paullinia cupana. 3. Congresso. I. Pereira,
José Clério Rezende. II. Pereira, Mirza Carla Normando. III.
Arruda, Murilo Rodrigues de. IV. Título.

CDD 633.7

Editores

José Clério Rezende Pereira

D.Sc. em Fitopatologia, Eng. Agrôn.,
Embrapa Amazônia Ocidental.
Gasparotto@cpaa.embrapa.br

Mirza Carla Normando Pereira

M.Sc. em Produção Vegetal, Eng. Agrôn.,
Embrapa Amazônia Ocidental,
mirza@cpaa.embrapa.br

Murilo Rodrigues de Arruda

M.Sc. em Fertilidade do Solo e Nutrição
de Plantas, Eng. Agrôn., Embrapa
Amazônia Ocidental,
murilo@cpaa.embrapa.br

Fotossíntese e indicadores de estresse em dois clones de Guaraná (*Paullinia cupana* var. *sorbilis* (Mart.) Ducke) crescendo a pleno sol

José Francisco de Carvalho Gonçalves¹, Ulysses Moreira dos Santos Junior¹, José Ferreira da Silva², Murilo Rodrigues de Arruda³, Andréia Varmes Fernandes¹, Eva Maria Alves Cavalcanti Atroch¹

Termos para indexação: características fotossintéticas, eficiência fotoquímica do fotossistema II, taxa de transporte de elétrons, taxa de carboxilação, fotorrespiração

Introdução

O guaraná (*Paullinia cupana* var. *sorbilis* (Mart.) Ducke), pertencente a família Sapindaceae, é uma cultura com reconhecido potencial econômico para a região Amazônica, a qual contribui com 18% da produção nacional de sementes secas. As sementes são o produto de interesse nesta cultura uma vez que sua composição química apresenta propriedades medicinais e estimulantes, com destaque para a presença da cafeína (Henman, 1986). Os teores de cafeína das sementes de *Paullinia cupana* podem variar de 2,7 a 5,8%, superior em até três vezes aos teores encontrados em *Coffea* sp. Além da cafeína, as sementes de *Paullinia cupana* também são uma importante fonte de teobromina (substância vasodilatadora) e teofilina (broncodilatadora) (Henman, 1982; Henman, 1986).

O mercado atual do guaraná é composto de uma variedade de produtos e entre esses destacam-se refrigerantes gaseificados, extratos fluidos e secos, xarope, guaraná em pó, bastão de guaraná, bebidas energéticas entre outros, para os quais existe elevada demanda tanto no mercado nacional quanto internacional (Atroch, 2001; Atroch, 2002). Desta forma, justificam-se os esforços dedicados aos programas de melhoramento de clones no sentido de desenvolver variedades mais produtivas.

A produtividade, enquanto característica geneticamente determinada está também sob o controle de fatores abióticos (água, CO₂, irradiância, temperatura, nutrientes), de forma que, no campo, a interação entre estes fatores pode influenciar as respostas fotossintéticas limitando a assimilação de carbono e o crescimento da planta. Portanto este trabalho teve como objetivo analisar as características fotossintéticas e a eficiência fotoquímica do fotossistema II de plantas jovens de dois clones de guaraná (BRS-CG611 de ramo longo e BRS-CG372 de ramo curto) crescendo a pleno sol.

¹Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. Laboratório de Fisiologia e Bioquímica Vegetal. Caixa Postal 478, CEP 69011-970 Manaus, Amazonas, Brazil. E-mail: jfc@inpa.gov.br., Tel: +55 092 3643-1938, Fax 55 092 3643-1838

²Universidade Federal do Amazonas. Faculdade de Ciências Agrárias. DPAV. Campus Universitário. CEP 69077-000 Manaus, Amazonas, Brasil. E-mail: jfsilva@ufam.edu.br

³Embrapa Amazônia Ocidental, Caixa Postal 319, CEP 69011-970 Manaus, Amazonas, Brasil. E-mail: murilo@cpaa.embrapa.br

Materiais e Métodos

Este estudo foi realizado na área experimental do Campus do V-8, no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) em Manaus-AM-Brasil (3°8'S, 59°52'W), sob condições semi-controladas de casa de vegetação. O experimento foi instalado utilizando-se plantas jovens de dois clones de guaraná (*Paullinia cupana* (Mart.) Ducke) com oito meses de idade, crescidas a pleno sol. Os clones utilizados foram BRS-CG611 de ramo longo e BRS-CG372 de ramo curto. As plantas foram produzidas a partir de estacas de plantas de guaraná provenientes da Embrapa, localizada no Km 24 da rodovia AM-10, Manaus-Itacoatiara. Após assepsia, as estacas foram enraizadas com AIB (5g / L talco), colocadas em sacos plásticos de 5 kg, tendo areia como substrato. Em seguida foram submetidas à nebulização intermitente. Após o período de enraizamento, as plantas foram selecionadas e submetidas a um período de aclimação as condições de alta irradiância. Durante o experimento, as plantas receberam irrigação sempre que necessário para manter a capacidade de campo. Após o período de aclimação foram realizadas as análises fisiológicas dos clones de guaraná.

A fotossíntese ($A'_{\text{máx}}$) e a respiração no escuro (R_d) foram determinadas por meio de um analisador de gás infravermelho (IRGA) modelo LI-COR 6400. As medições foram realizadas no horário entre as 9:00 e 13:00 horas, em folhas completamente expandidas, situadas no terço médio da

planta e que apresentaram estado fitossanitário adequado. Para cada clone foram realizadas 10 repetições. Os dados de trocas gasosas foram obtidos com câmara foliar de equipamento ajustada para executar análise com concentrações de CO_2 , e de vapor de H_2O de $385 \pm 10 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ e $21 \pm 1 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$, respectivamente. A temperatura foi controlada para $31 \pm 1^\circ\text{C}$. A curva de resposta fotossintética à intensidade luminosa para cada planta foi ajustada pelo modelo da hipérbole não retangular conforme Lieth & Reynolds (1987):

$$A = \left\{ \left[(I_a + A'_{\text{máx}} + R_d) - \left((I_a + A'_{\text{máx}} + R_d)^2 - 4 I_a \theta (A'_{\text{máx}} + R_d) \right)^{0.5} \right] / 2\theta \right\} - R_d \quad (\text{Eq. 1})$$

Nesta equação A representa a taxa de fotossíntese líquida [$\mu\text{mol} (\text{CO}_2) \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$], $A'_{\text{máx}}$ representa a taxa fotossintética máxima sob condições de luz saturante, a representa o rendimento quântico aparente [$\text{mol} (\text{CO}_2) \text{ mol}^{-1}$ (quanta)], I representa a intensidade luminosa e θ representa o fator de curvatura da regressão (inclinação da curva). A variável a foi estimada por meio de uma regressão linear da porção inicial da curva, situada entre 0 e $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Os valores de $A'_{\text{máx}}$ e de θ foram estimados utilizando-se a regressão da hipérbole não retangular, por meio do programa Statistica 6.0 versão Windows (StatSoft, Inc., Tulsa, USA). O valor de $A'_{\text{máx}}$ foi estimado a partir do ajuste da curva, correspondendo ao valor de A no ponto de PPFD igual a $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. A irradiância de compensação de luz foi calculado pela fórmula $I_c = R_d / a$. A fotorrespiração (P_r) foi calculada como a metade da taxa de oxigenação (V_o), de acordo com metodologia descrita por Sharkey (1988):

$$V_o = (A + R_d) / [(1/\Phi) - 0,5], \quad (\text{Eq. } ^2)$$

em que Φ é uma combinação de parâmetros encontrado pela equação (Sharkey, 1988):

$$\Phi = 2P[42,7 + 1,68(t-25) + 0,0012(t-25)^2] / C_i, \quad (\text{Eq. } ^3)$$

em que t é a temperatura ($^{\circ}\text{C}$) e P é a pressão atmosférica (bar).

A taxa de carboxilação (V_c) foi calculada pela equação:

$$V_c = A + 0,5V_o + R_d \quad (\text{Eq. } ^4)$$

A taxa de transporte de elétrons (J) foi calculada de acordo com Farquhar & Von Caemmerer (1982):

$$J = 4(V_c + V_o). \quad (\text{Eq. } ^5)$$

A fluorescência da clorofila a foi determinada por meio de um fluorímetro portátil (Plant Efficiency Analyzer-PEA, MK2-9600-Hansatech, Norfolk, UK), entre 9:00 e 11:00 horas, em folhas situadas no terço médio das plantas. De cada tratamento foram escolhidas duas folhas (subamostras) para compor as repetições. As folhas dos clones de guaraná foram submetidas a um período de 30 minutos de adaptação ao escuro e em seguida expostas a um pulso de luz saturante de $2250 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, realizando-se a medição da fluorescência da clorofila a conforme Gonçalves *et al.* (2001). A partir da cinética rápida de indução da fluorescência foram obtidas as fluorescências inicial (F_0), máxima (F_m) e variável ($F_v = F_m - F_0$) e a

eficiência fotoquímica do FS II por meio das razões F_v/F_m e F_v/F_0 .

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado, com dois tratamentos e 10 repetições, sendo os dados submetidos à análise da variância e as médias, comparadas pelo teste de Tukey ($p \leq 0,05$). Adicionalmente, para os ajustes das curvas de luz foram aplicadas análises de regressão. Nas análises estatísticas foi utilizado o programas STATISTICA (versão 6.0).

Resultados e Discussão

A taxa fotossintética encontrada no clone BRS-CG372 de ramo curto foi 27% maior quando comparado com o valor exibido pelo clone BRS-CG611 de ramo longo. Para R_d não houve diferença entre os clones. Contudo, comparando-se com outras espécies tropicais pode-se observar que os clones apresentaram valores elevados (Baker et al., 1997; Reich et al., 1998) possivelmente devido à associação da alta irradiância com altas temperaturas encontradas nas regiões tropicais (Marenco et al., 2001). Quanto às características fotossintéticas, verificou-se que o valor de a encontrado para BRS-CG372 foi 24% maior que o encontrado para BRS-CG611, indicando um melhor rendimento na utilização da irradiância incidente para a redução de CO_2 . Quanto à irradiância de compensação, os resultados demonstram que a diferença de 18% entre os valores médios de I_c encontrados para BRS-CG611 e BRS-CG372 foram mais influenciados por a que por R_d . Os valores de P_r e V_c exibidos por BRS-CG372 foram 29 e 21% maior que

os valores exibidos em BRS-CG611. Embora o processo fotorrespiratório prejudique o acúmulo de biomassa, poderá ser útil para dissipar o excesso de energia, evitando a fotoinibição. Como resultado dos maiores valores de Pr e Vc, BRS-CG372 apresentou valores referentes à taxa de transporte de elétrons (J), 23% maiores que BRS-CG611 (Tabela1).

Tabela 1. Trocas gasosas e características fotossintéticas em plantas jovens de dois clones de *Paullinia cupana* crescendo a pleno sol. Fotossíntese (A_{max} ; $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Respiração no escuro (R_d ; $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Fotorrespiração (P_r ; $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Taxa de carboxilação (V_c ; $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Taxa de transporte de elétrons (J; $\mu\text{mol}(e)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Condutância estomática (g_s ; $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), Resistência estomática (R_s ; $\text{m}^2\text{s}^{-1}\mu\text{mol}^{-1}(\text{H}_2\text{O})$) e Eficiência no uso da água (E.U.A.; $\text{mmol}(\text{CO}_2)\text{mol}^{-1}(\text{H}_2\text{O})$).

Variável	BRS-CG611	BRS-CG372
Fotossíntese	4,32 ± 0,69 B	5,49 ± 0,69 A
Respiração no escuro	1,78 ± 0,15 A	1,84 ± 0,19 A
Fotorrespiração	1,06 ± 0,15 B	1,37 ± 0,04 A
Taxa de carboxilação	7,16 ± 0,99 B	8,70 ± 0,91 A
Taxa de transporte de elétrons	37,14 ± 5,13 B	45,74 ± 3,83 A

Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Desta forma, pode-se sugerir que plantas com altas taxas de carboxilação associadas a altas taxas de fotorrespiração podem apresentar melhor desempenho quanto ao acúmulo de carbono sob alta irradiância. Adicionalmente observou-se que BRS-CG611 apresentou valores de transpiração e condutância estomática cerca de 80 e 174% superiores que BRS-CG372, respectivamente. Os valores da E.U.A em BRS-CG372 foi 134% maior que BRS-CG611. Para a concentração interna de CO_2 e razão Ci/C_a não foi observado diferença entre clones estudados (Tabela 2).

Tabela 2. Rendimento quântico aparente (ϕ_a ; $\text{mol}(\text{CO}_2)\text{mol}^{-1}$ (quanta)), fator de convexidade (θ , dimensionless), irradiância de compensação (I_c ; $\mu\text{mol}(\text{photons})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concentração interna de CO_2 (Ci , $\mu\text{mol}\text{mol}^{-1}$) e razão Ci/Ca em plantas jovens de dois clones de guaraná crescendo a pleno sol.

Variável	BRS-CG611	BRS-CG372
Rendimento quântico aparente	0,034 ± 0,001 B	0,042 ± 0,005 A
Fator de convexidade	0,95 ± 0,01 A	0,91 ± 0,01 B
Irradiância de compensação	53 ± 3 A	45 ± 10 B
Concentração interna de CO_2	359 ± 1 A	338 ± 30 A
Ci/Ca	0,90 ± 0,00 A	0,84 ± 0,07 A

Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Quanto as variáveis de fluorescência da clorofila a observou-se que os maiores valores de F_0 , F_v , F_m , F_v/F_m e F_v/F_0 foram encontrados em BRS-CG372 (Tabela 3). Adicionalmente observou-se que os valores de F_0 , F_v e F_m exibidos por BRS-CG372 foram cerca de 18, 85 e 60% maiores que os valores encontrados em BRS-CG611. Quanto à eficiência fotoquímica do FS II pode-se observar que os dois clones estudados apresentaram indicativos de fotoinibição por excesso de irradiância. Comparando-se os valores de F_v/F_m exibidos pelos dois clones de guaraná nesse estudo com os valores relatados por Bjorkman & Demmig-Adams (1987) para plantas fora de condição de estresse ($F_v/F_m = 0,83$), pode-se observar que o clone BRS-CG372 sofreu uma fotoinibição de 14% no FS II enquanto BRS-CG611 apresentou uma inibição proporcional da ordem de 27%. A fotoinibição é definida como a inibição da fotossíntese pelo excesso de luz. Quando as folhas estão expostas a uma quantidade maior de luz do que elas podem utilizar na fotossíntese, o excesso de energia luminosa absorvida pode direcionar a produção de espécies reativas de oxigênio e promover danos ao aparato fotossintético (Quiles & López, 2004).

A eficiência quântica do FS II de uma planta pode ser reduzida (fotoinibição) quando ela esta exposta ao excesso de energia luminosa. O excesso de luz induz a fotoinibição da fotossíntese, determinada pela razão F_v/F_m (Krause & Weis, 1991), e é o resultado líquido do complexo conjunto de interações celulares e dos processos em nível de folha (Demmig-Adams & Adams, 1992; Bjorkman & Demmig-Adams, 1994). A fotoinibição ocorre em nível de tilacóides, particularmente no FS II (Cleland et al., 1986). Isso pode ocorrer devido à degradação da proteína D1 (Rintamaki et al., 1995) inativação fotoquímica do centro de reação do FS II (Aro et al., 1996), no qual converte a energia de excitação em calor. Desta forma, os resultados de fluorescência da clorofila *a* demonstram que os dois clones apresentaram fotoinibição quando submetidos a alta irradiância, tendo o clone BRS-CG372 apresentado maior eficiência fotoquímica do FS II quando comparado com o clone BRS-CG611, provavelmente devido a uma maior utilização do excesso de energia nos processos fotoquímicos.

Tabela 3. Fluorescência da clorofila *a* em plantas jovens de dois clones de *Paullinia cupana* submetidos à alta irradiância.

Variáveis	BRS-CG611	BRS-CG372
Fluorescência inicial (F_o)	520 ± 58 B	615 ± 21 A
Fluorescência máxima (F_m)	1380 ± 270 B	2203 ± 384 A
Fluorescência variável (F_v)	860 ± 264 B	1588 ± 377 A
F_v/F_m	0,61 ± 0,07 B	0,71 ± 0,05 A

Médias seguidas pela mesma letra não diferem pelo teste de Tukey ($P \leq 0,05$).

Conclusão

A maior atividade dos processos fotoquímicos no clone BRS-CG372 de ramo curto pode ter contribuído para a diminuição

do grau de fotoinibição, quando comparado com o clone BRS-CG611 de ramo longo. Adicionalmente, plantas com altas taxas de carboxilação podem apresentar melhor desempenho quanto ao acúmulo de carbono sob alta irradiância.

Agradecimentos

Agradecemos a Embrapa Amazônia Ocidental pelo suporte na disponibilização de plantas jovens de *P. cupana* (Clones BRS CG372 e BRS CG611).

Referências bibliográficas

- ARO, E.M.; VIRGIN, I; ANDERSON, B. Photoinhibition of photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover. **Biochemical and Biophysical Acta**, v.1143, p.113-134, 1993.
- ATROCH, A.L. Situação da cultura do guaraná no Estado do Amazonas. In: ATROCH, A.L. (Ed). REUNIÃO TÉCNICA DA CULTURA DO GUARANÁ, 1., Manaus, AM, 6 a 9 de novembro, 2000. **Anais**. Manaus: Embrapa Amazônia Ocidental, 2001. (Embrapa Amazônia Ocidental. Documentos, 16).
- ATROCH, A.L. Aspectos gerais da cultura do guaraná. **Foods and Food Ingredients Journal of Japan**, Osaka, n.204, p.53-59, 2002.

BAKER, M.G.; PRESS, M.C.; BROWN, N.D. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: a base for niche partitioning? **Oecologia**, v.112, p.453-463, 1997.

BJORKMAN, O.; DEMMIG-ADAMS, B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. **Planta**, v. 170, p.489-504, 1987.

BJORKMAN, O.; DEMMIG-ADAMS, B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. **Ecological Studies**, v.100, p.49-70, 1994.

CLELAND, R.E.; MELIS, A.; NEALE, P.J. Mechanism of photoinhibition: photochemical reaction center inactivation in system II chloroplast. **Photosynthesis Research**, v.9, p.79-88, 1986.

DEMMIG-ADAMS, B.; ADAMS, 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.

FARQUHAR, G.D.; VON CAEMMERER, S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. In LANGE, O.L.; NOBEL, P.S.; OSMOND, C.B.; ZIEGLER, H. (Eds.). **Encyclopedia of plant physiology**. New Series, Vol.12B, Springer-Verlag, Berlin, p. 549-587, 1982.

GONÇALVES, J.F.C.; MARENCO, R.A.; VIEIRA, G. Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v.13, p.149-157, 2001.

HENMAN, A.R. Guaraná (*Paullinia cupana* var. *sorbilis*) ecological and social perspective on an economic plant of the Central Amazon basin. **Journal of Ethnopharmacology**, v.6, p. 311-338, 1982.

HENMAN, A.R. **Vida Natural O Guaraná: Sua cultura, propriedades, formas de preparação e uso**. 2nd. Global/Ground, São Paulo, Brazil, p.77, 1986.

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

LIETH, J.H.; REYNOLDS, J.F. The non-retangular hyperbola as a photosynthetic light response model: geometrical interpretation and estimation of the parameter θ . **Photosynthetica**, v.21, p. 363-366, 1987.

MARENCO, R.A.; GONÇALVES, J.F.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.

QUILES, M. J.; LÓPEZ, N. I. Photoinhibition of photosystems I and II induced by exposure to high light intensity during oat plant growth. Effects on the chloroplast NADH dehydrogenase complex. **Plant Science**, v.166, p. 815-823, 2004.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S.; VOSE, J.M.; VOLIN, J.C.; GRESHAM, C; BOWMAN, W.D. Relationships of dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional

groups. **Oecologia**, v.114, p.477-482, 1998.

RINTAMAKI, E.; SALO, R.; LEHTONEN, E.; ARO, E.M. Regulation of D1 protein degradation during photoinhibition of photosystem II in vivo: phosphorylation of D1 in various plant groups. **Planta**, v.195, p.379-386, 1995.

SHARKEY, T.D. Estimating the rate of photorespiration in leaves. **Physiologia Plantarum**, v.73, p.666-680, 1988.