

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

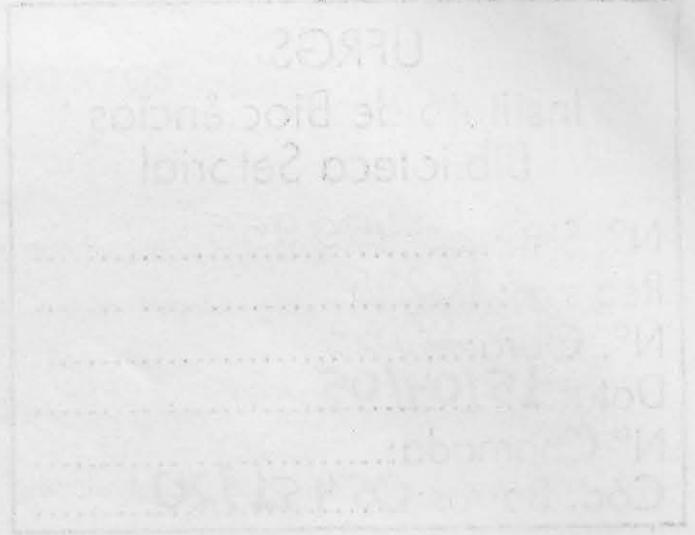
RESPOSTAS FOTOSSINTÉTICAS DE
ANDROPOGON LATERALIS NEES
SUBESPÉCIE *LATERALIS* (C₄) (POACEAE)
A DIFERENTES NÍVEIS DE ADUBAÇÃO NITROGENADA

Autora: Gabriela Farias Asmus

Orientador: Luis Mauro Gonçalves Rosa

Trabalho apresentado como um dos requisitos para obtenção do grau de
Bacharel no curso de Ciências Biológicas
Ênfase Ambiental

Julho de 2004



É interessante contemplar uma ribeira exuberante, atapetada com numerosas plantas pertencentes a numerosas espécies, abrigando aves que cantam nos galhos, insetos variados que saltitam aqui e acolá, vermes que rastejam na terra úmida, se se pensar que estas formas tão diferentemente conformadas, e dependentes umas das outras de uma maneira tão complicada, foram todas produzidas por leis que atuam ao nosso redor... Não há uma verdadeira grandeza nesta forma de considerar a vida, com seus poderes diversos atribuídos primitivamente pelo Criador a um pequeno número de formas, ou mesmo a uma só? Ora, enquanto nosso planeta, obedecendo à lei fixa da gravidade, continua a girar na sua órbita, uma quantidade infinita de belas e admiráveis formas, originadas de um começo tão simples, não cessou de se desenvolver e desenvolve-se ainda!

Charles Darwin.

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, pelos bons momentos, pela paciência e dedicação.

Às *guerreiras* do Laboratório de Ecofisiologia Vegetal, pelo companheirismo, amizade e confusões. Foi um período ótimo, não foi?

Aos amigos da biologia e vizinhos da CEFAV, por tantos momentos inesquecíveis juntos.

Ao CNPq pelo apoio financeiro, e aos pesquisadores que fazem bom uso deste investimento público.

Ao funcionamento da natureza, alvo de meus cuidados, por tornar possível tanto a minha existência quanto a minha extinção.

Ao Papai e à Mamãe, orientadores da minha vida, minha mais profunda admiração.

RESUMO

As formações campestres do Rio Grande do Sul abrangem cerca de 37% da superfície do Estado, onde *Andropogon lateralis* (popularmente conhecido como capim-caninha) fulgura entre as espécies de maior dominância deste ecossistema. O principal objetivo deste trabalho é caracterizar os parâmetros fotossintéticos de duas populações de *Andropogon lateralis*, C₄, frente a diferentes níveis de adubação nitrogenada. Para tal, mudas provenientes de São José dos Ausentes e Eldorado do Sul foram submetidas a três tratamentos de fertilizações semanais com soluções de 0, 1 e 10 mmolar de nitrato de amônia (NH₄NO₃). Os parâmetros fotossintéticos foram mensurados através do analisador de gases por infravermelho Li-Cor 6400 e posteriormente analisados através do modelo matemático desenvolvido por S. Von Caemmerer (2000). Apesar de compartilharem o mesmo mecanismo fotossintético C₄, os resultados apontam que as populações de *A. lateralis* diferenciam-se significativamente quanto aos seus parâmetros bioquímicos da fotossíntese, resultante de diferentes estratégias em alocar o nitrogênio assimilado. As possíveis respostas de *A. lateralis* frente aos recursos nutricionais presentes no ambiente constituem uma ferramenta de suma importância para seu manejo e preservação nas paisagens campestres do Rio Grande do Sul.

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO.....	9
1.1. O Mecanismo Fotossintético C ₄	10
1.2. O Efeito do Nitrogênio na Fotossíntese.....	12
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	14
2.1. Locais de Coleta.....	14
2.2. Plantio de Mudas.....	14
2.3. Condições de Cultivo.....	16
2.4. Delineamento Experimental e Tratamentos.....	17
2.5. Mensurações das Atividades Fotossintéticas.....	17
2.6 Análise das Curvas de Assimilação de CO ₂	18
3. RESULTADOS/ DISCUSSÃO.....	19
3.1. Variação entre as Populações para o Tratamentos N0.....	20
3.2. Variação entre as Populações para o Tratamento N1.....	20
3.3. Variação entre as Populações para o Tratamento N10.....	22
3.4. As Populações EEA e SJA frente aos Diferentes Níveis de Nitrogênio.....	27
4. CONCLUSÕES.....	28
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	29
6. ANEXOS.....	31
7. APÊNDICES.....	33

RELAÇÃO DE TABELAS

Tabela 1. Média e Erro Padrão da Média (EPM) dos parâmetros fotossintéticos calculados para as populações Estação Experimental Agronômica (EEA) e São José dos Ausentes (SJA) sob diferentes níveis de adubação nitrogenada. N0 corresponde aos controles, N1 corresponde à adubação com 1 mmolar de NH_4NO_3 e N10 corresponde à adubação com 10 mmolar de NH_4NO_3 . Dados analisados por ANOVA – Tukey.....20

RELAÇÃO DE FIGURAS

Figura 1. Expressão de *Andropogon lateralis* em diferentes Regiões Fisiográficas do Rio Grande do Sul, **(a)** nos Campos de Cima da Serra – população de São José dos Ausentes e **(b)** na Depressão Central – população de Eldorado do Sul.....15

Figura 2. Aspecto geral do experimento em casa de vegetação. Os vasos foram protegidos por uma cobertura de sombrite, a fim de amenizar a temperatura no interior da casa de vegetação durante o verão.....16

Figura 3. Curvas representativas de Resposta ao CO₂ para **(a)** população da Estação Experimental Agrônômica e **(b)** para a população de São José dos Ausentes. As trocas gasosas foram medidas através do Li-Cor 6400, sob temperatura de 25° C e radiação de 1500 $\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Os tratamentos N0, N1 e N10 correspondem, respectivamente, a adições de 0, 1 e 10 mmolar de NH₄NO₃.....19

Figura 4. Comparação entre SJA e EEA quanto à **(a)** Assimilação de CO₂ e **(b)** Assimilação máxima de CO₂. **N0** refere-se ao controle, **N1** refere-se ao tratamento 1mmolar de NH₄NO₃ e **N10** refere-se ao tratamento 10 mmolar de NH₄NO₃.....24

Figura 5. Comparação entre SJA e EEA quanto às atividades das enzimas PEP-carboxilase **(a)** e Rubisco **(b)**. **N0** refere-se ao controle, **N1** refere-se ao tratamento 1mmolar de NH₄NO₃ e **N10** refere-se ao tratamento 10 mmolar de NH₄NO₃.....25

Figura 6. Médias das atividades enzimáticas estimadas para as populações de **(a)** SJA e **(b)** EEA sob diferentes tratamentos: **N0** (controle), **N1** (1mmolar de NH₄NO₃) e **N10** (10 mmolar de NH₄NO₃).....26

LISTA DE SÍMBOLOS

- SJA** - População proveniente de São José dos Ausentes
EEA - População proveniente da Estação Experimental Agronômica da UFRGS
N0 - Tratamento controle – adição de 0 mmolar de NH_4NO_3
N1 - Tratamento nº 1 – adição de 1 mmolar de NH_4NO_3
N10 - Tratamento nº 2 – adição de 10 mmolar de NH_4NO_3
C_i - Pressão parcial interna de CO_2
A_c - Assimilação total de CO_2 pela planta
A_{CO2} - Assimilação de CO_2 a concentrações de $400 \mu\text{mol mol}^{-1}$
A_{MAX} - Assimilação de CO_2 a concentrações de $800 \mu\text{mol mol}^{-1}$
V_{PMAX} - Atividade enzimática da PEP-carboxilase
V_{CMAX} - Atividade enzimática da Rubisco

1. INTRODUÇÃO

As pastagens nativas do Rio Grande do Sul podem ser definidas como um extenso manto verde, cobrindo aproximadamente 10.500 milhões de ha da área do Estado. (Boldrini, 1993). Este ecossistema campestre engloba formações de mata e de vegetação herbácea, tanto em campo limpo como em associação com espécies subarborescentes, caracterizando um ecossistema muito rico em termos de diversidade e complexidade de relações interespecíficas e de dinâmica de populações (Azzarini, 2001). No estrato rasteiro que domina esta paisagem encontram-se cerca de 800 espécies de gramíneas, seguida de cerca de 200 espécies de leguminosas contribuintes para a diversidade deste ecossistema. (Maraschin, 1998). A flora apresenta características peculiares refletidas na associação de espécies C₃, de crescimento no inverno, com a predominância de espécies C₄, de crescimento durante a estação quente do ano. É esta vegetação de pequeno porte que oferece suporte a uma das principais atividades econômicas de nosso Estado, a pecuária.

Apesar de sua importância intrínseca como ecossistema, ainda são poucos os estudos desenvolvidos no sentido de preservar e melhor manejar as pastagens dos campos sulinos, cuja pressão antrópica tem acarretado consideráveis mudanças tanto nos limites como na composição florística desta formação (Boldrini, 1997).

Para que se possa compreender a dinâmica do campo nativo e estabelecer práticas adequadas de manejo para as pastagens naturais, torna-se necessário o estudo da fisiologia básica das espécies componentes dessa comunidade vegetal.

Dentre as características fisiológicas de uma planta, a rota fotossintética é a de maior importância, já que é através da fotossíntese que a planta adquire energia para todos os seus processos metabólicos vitais. Dependendo de sua eficiência fotossintética, alteram-se as características de eficiência no uso da água, utilização da energia luminosa e eficiência no uso do nitrogênio que, dentre outras, determinam a distribuição geográfica e temporal das espécies (Chapin et al, 1987).

O capim-caninha destaca-se entre as principais gramíneas C₄ de nosso Estado, distribuindo-se amplamente por todas as regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul. As condições ambientais de cada uma destas regiões de ocorrência geraram uma grande diversidade morfológica e fisiológica, sugerindo uma possível variação ecotípica para a

espécie (Silva et al, 2004 a e b).

A compreensão das diferentes estratégias de *Andropogon lateralis* em utilizar os recursos do ambiente pode contribuir para o conhecimento a respeito da dinâmica da vegetação campestre do Rio Grande do Sul, fornecendo-nos dados que permitam um manejo adequado deste ecossistema.

1.1. O mecanismo Fotossintético C₄

Estima-se que a fotossíntese C₄ esteja presente em cerca de 7500 espécies vegetais, representando cerca de 3% da biodiversidade de plantas terrestres. As gramíneas destacam-se neste total, onde 4500 espécies contribuem com cerca de um quarto da produtividade primária do planeta (Sage, 2004).

A rota metabólica C₄ pode ser entendida como uma etapa auxiliar do Ciclo de Calvin-Benson (C₃), que é o processo metabólico de assimilação de CO₂ onipresente em todos os organismos fotossintetizantes (Taiz & Zeiger, 2004). Nele, o primeiro composto estável formado é um composto com três carbonos (ácido fosfoglicérico), que é convertido a uma forma mais energética (triose-fosfato), utilizando a energia do ATP e do NADPH₂ gerados na cadeia transportadora de elétrons. Todo o processo de assimilação do CO₂ acontece nas células do mesófilo, onde se encontram os cloroplastos. A principal enzima envolvida é a Rubisco, uma enzima bifuncional com interações competitivas por seu substrato, que pode ser tanto o oxigênio como o gás carbônico.

Bem diferente das plantas que fotossintetizam somente via o ciclo de Calvin - Benson (C₃), uma planta típica C₄ caracteriza-se por um mecanismo fotossintético mais complexo, onde especializações tanto anatômicas como bioquímicas proporcionam, associado a uma grande eficiência na assimilação de CO₂, a capacidade de colonizar habitats limitantes para a sobrevivência de outras espécies como as do grupo C₃.

A rota metabólica C₄ pode ser entendida como uma etapa fotossintética de assimilação de carbono *anterior* ao ciclo de Calvin-Benson, acrescentando novas enzimas e diferenciações morfológicas no processo. Uma das principais características que diferencia uma planta C₄ de uma C₃ é a presença da anatomia Kranz, um arranjo celular concêntrico de células do mesófilo ao redor das células da bainha vascular. A anatomia Kranz propicia a separação espacial da atividade das enzimas PEP-carboxilase e da Rubisco, que

funcionam coordenadamente, acarretando no aumento da eficiência fotossintética nas plantas C_4 (Larcher, 1995).

A rota C_4 inicia-se nas *células do mesófilo*, onde o CO_2 atmosférico é convertido a HCO_3^- e fixado pela Fosfoenolpiruvato (PEP) carboxilase para formar um ácido C_4 , que no caso de *Andropogon lateralis*, trata-se do Malato. Este ácido C_4 será transportado para as *células da bainha vascular*, onde será descarboxilado a CO_2 . Três subgrupos de plantas C_4 podem ser descritos quanto a sua enzima atuante na descarboxilação do ácido C_4 : Nos tipos NAD-ME, a descarboxilação do ácido ocorre na mitocôndria; nos tipos PCK, a descarboxilação ocorre predominantemente no citosol. Nos tipos NADP-ME, ocorrente em *Andropogon lateralis*, a descarboxilação ocorre no cloroplasto (von Caemmerer e Furbank, 2003).

O CO_2 resultante da descarboxilação concentra-se, então, ao redor da Rubisco, onde será reduzido via ciclo de Calvin. Dentro da célula da bainha, o CO_2 é retido com muita eficiência, já que as propriedades inerentes da parede celular da bainha dificultam o vazamento do CO_2 de volta para o mesófilo. Estima-se que a difusão de CO_2 da bainha para o mesófilo seja 25 vezes menor do que a difusão equivalente do cloroplasto de uma planta C_3 para a superfície (von Caemmerer e Furbank, 2003). Este mecanismo concentrador de CO_2 nas células do mesófilo faz com que a Rubisco trabalhe muito próxima ao seu nível de saturação, driblando, assim, as perdas pela fotorrespiração. Somando este fato ao metabolismo mais acelerado, conferido por uma maior cinética das enzimas Rubisco e PEP-carboxilase, caracteriza-se a eficiência fotossintética nas espécies C_4 .

Outras características fisiológicas também conferem vantagens às plantas de rota fotossintética C_4 . Em relação à abertura estomática, por exemplo, podem operar com os estômatos mais fechados do que as C_3 , sem prejudicar o processo de fixação de CO_2 , que já se encontra concentrado no interior das folhas. As plantas do tipo C_3 , sem o mecanismo de concentração de CO_2 , necessitam manter os estômatos relativamente mais abertos, a fim de possibilitar a entrada de CO_2 . Como consequência disso, temos maiores perdas de água, via estômatos, nas plantas de rota fotossintética C_3 do que nas plantas C_4 para uma mesma taxa de fixação de CO_2 , o que torna as plantas C_4 mais eficientes no uso da água do que as de metabolismo C_3 . Também graças a este eficiente mecanismo de concentração de CO_2 , as plantas do tipo C_4 não necessitam investir tanto nitrogênio absorvido em enzimas e

substratos ligados ao processo de fotossíntese quanto as plantas C_3 . Devido a todas estas características, as plantas C_4 possuem mais altas taxas fotossintéticas em plena luz solar, têm vantagem potencial em termos de crescimento e produção de matéria seca e são ditas mais eficientes tanto no uso da água quanto do nitrogênio em ambientes com temperaturas mais elevadas, favorecendo a dominância destas plantas em condições ambientais limitantes para a sobrevivência de outras espécies.

1.2. O Efeito do Nitrogênio na Fotossíntese

Em conjunto com os fatores limitantes para o estabelecimento das plantas no ambiente, a condição nutricional desempenha um papel fundamental na sua habilidade de ocupar o ambiente, especialmente quando a sua deficiência ou excesso interfere no rendimento fotossintético.

O nitrogênio destaca-se entre os principais macronutrientes essenciais à planta, estando integrado aos aminoácidos que compõem todas as suas proteínas. Faz parte também da molécula de clorofila, das aminas, amidas, enzimas, alcalóides e hormônios (Camargo e de Sá, 2004), exercendo influência direta no crescimento, morfogênese e metabolismo do carbono associado à fotossíntese. Apenas elementos como o oxigênio, o carbono e o hidrogênio são mais abundantes nas plantas que o nitrogênio, que contribui com cerca de 2-4% da biomassa total da folha. (Larcher, 1995).

Além de influenciar a taxa de expressão foliar da planta, o nitrogênio, como componente estrutural de proteínas e enzimas, pode ser considerado como um fator limitante para o processo da fotossíntese. A fotossíntese precisa de uma grande quantidade de proteínas para formar o seu complexo de absorção de luz, para possibilitar a fotofosforilação e para reduzir enzimaticamente o CO_2 a carboidrato. De fato, a capacidade fotossintética da planta correlaciona-se positivamente com o seu conteúdo de nitrogênio (Evans, 1989), e uma diminuição deste acarretaria em deficiências na síntese de proteínas e enzimas da fotossíntese, além de alterar a eficiência do fluxo de elétrons no fotossistema II (Lu & Zhang, 2000). Já no que diz respeito à morfogênese e ao desenvolvimento da planta, uma deficiência de nitrogênio resultaria na formação de folhas pequenas com estômatos pouco funcionais, enquanto que seu excesso causaria excessiva respiração, reduzindo, assim, o rendimento líquido da fotossíntese (Larcher, 1995).

O modo como a planta investe o nitrogênio em seu aparato fotossintético varia de acordo com a radiação luminosa e com a eficiência de seu processo de assimilação de CO₂. A baixas radiações, a tendência é que a planta invista no seu sistema de pigmentos, tornando-se mais eficiente na absorção de luz, e, conseqüentemente, obtendo um maior ganho de carbono. Já sob alta luminosidade, o nitrogênio seria mais bem destinado na incorporação de enzimas como a PEP-carboxilase, Rubisco, e as demais enzimas do ciclo de Calvin (Chapin, 1987). Assim, o investimento do nitrogênio pela planta seria um dilema entre a eficiência na captura da luz e a sua performance em altas radiações (Evans, 1989).

Este trabalho teve por objetivo específico o estudo das respostas fotossintéticas quanto à adubação nitrogenada de uma espécie de gramínea nativa no Rio Grande do Sul, *Andropogon lateralis*.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Locais de Coleta

As populações de *Andropogon lateralis* utilizadas neste experimento são provenientes de duas diferentes regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul, a saber, Depressão Central e Campos de Cima da Serra. As coletas foram realizadas em Janeiro de 2003 na Estação Agronômica Experimental da UFRGS (EEA), localizada no município de Eldorado do Sul; e a na região de São José dos Ausentes (SJA), onde *Andropogon lateralis* fulgura entre a vegetação dominante das pastagens naturais dos Campos de Cima da Serra (Boldrini, 1997) (Figura 1).

A região dos Campos de Cima da Serra está localizada na parte nordeste do Estado, onde altas altitudes somadas ao clima temperado caracterizam a região como sendo a mais fria do Estado, atingindo temperaturas de até $-8\text{ }^{\circ}\text{C}$ no inverno (Boldrini, 1997). Seus solos são muito ácidos e com altos teores de Al^{+3} (Anexo 1). Já a Depressão Central, localizada na parte central do Estado, caracteriza-se pelo clima subtropical úmido com verões quentes, com temperatura média anual de $19,3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Seus solos são rasos e imperfeitamente drenados, ácidos e com baixos níveis de matéria orgânica (Moreno, 1961) (ver Anexo 1).

A partir das touceiras coletadas confeccionaram-se mudas, que logo foram transferidas para canteiros didáticos localizados no Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia da Faculdade de Agronomia da UFRGS, no município de Porto Alegre. Após o crescimento das plantas no canteiro, novas mudas foram confeccionadas e, finalmente, destinadas aos vasos.

2.2. Plantio de Mudanças

As mudas foram padronizadas contendo dois a três afilhos e tamanho inicial de sete centímetros de parte aérea.

O cultivo foi feito em vasos plásticos com capacidade aproximada de 2 litros (25 cm de altura e 9,8 cm de diâmetro). O substrato para plantio consistiu de uma mistura de areia previamente lavada e solo proveniente da Estação Experimental Agronômica, numa proporção de 2 : 1 (areia : solo). O peso inicial dos vasos foi padronizado em 2340g da mistura de solo, além do peso do vaso e do peso inicial da planta.



Figura 1. Expressão de *Andropogon lateralis* em diferentes regiões fisiográficas do Rio Grande do Sul, (a) nos Campos de Cima da Serra – população de São José dos Ausentes e (b) na Depressão Central – população de Eldorado do Sul.

A análise do solo utilizado no experimento, assim como a análise das amostras de solo aderido às raízes das plantas de ambas as localidades, foi realizada no Laboratório de Análises de Solo da Faculdade de Agronomia da UFRGS. O resultado da análise é apresentado no Anexo 1.

2.3. Condições de Cultivo

O experimento foi mantido em casa de vegetação do Departamento de Plantas Forrageiras e Agrometeorologia, onde as plantas permaneceram sobre bancada de madeira entre o período de 14 de agosto de 2003 a 28 de janeiro de 2004, totalizando 168 dias de experimento (Figura 2). Os vasos foram encapados com papel Kraft a fim de evitar a proliferação de fungos.

Para garantir a todas as plantas condições similares de cultivo, a posição dos vasos na bancada era alterada a cada três semanas, evitando respostas diferenciadas quanto à temperatura e incidência de luz no interior da casa de vegetação.



Figura 2. Aspecto geral do experimento em casa de vegetação. Os vasos foram protegidos por uma cobertura de sombrite, a fim de amenizar a temperatura no interior da casa de vegetação durante o verão.

2.4. Delineamento Experimental e Tratamentos

O delineamento experimental foi o completamente casualizado com os tratamentos organizados em um fatorial 2 x 3 (duas populações e três níveis de nitrogênio) com dez (10) repetições por tratamento, num total de sessenta (60) plantas. Os níveis de nitrogênio correspondem a N0 = plantas controle, N1= adição de 1 mmolar de NH_4NO_3 e N10= adição de 10 mmolar de NH_4NO_3 .

Os tratamentos foram aplicados semanalmente entre o período de 24 de outubro de 2003 a 09 de janeiro de 2004, totalizando 11 aplicações. A solução era diluída no momento da aplicação a partir de uma solução estoque de um (01) Molar de NH_4NO_3 , e cada planta recebia 450 ml de solução, valor estabelecido a partir do teste de capacidade de vaso. Nas três primeiras aplicações, o valor médio encontrado para o pH das soluções (5,6) descartou a necessidade de correção das soluções antes das fertilizações. O pH das soluções foi medido com auxílio do medidor portátil de pH *Waterproof pH Testr 2 Double Junction* (Oakton Instruments).

Nos demais dias, as plantas foram irrigadas diariamente até que fosse atingida a capacidade de campo, não havendo restrição hídrica durante o experimento.

2.5. Mensurações da Atividade Fotossintética

Ao final do tratamento, os vasos foram trazidos ao Laboratório de Ecofisiologia Vegetal para efetuarem-se as mensurações.

As trocas gasosas foram medidas na folha jovem e completamente expandida através do analisador de gases por infravermelho Li-Cor 6400 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA), sob temperatura de 25° C e radiação de 1500 $\mu\text{mol quanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Foram coletados nove pontos por planta, com concentrações de CO_2 variando entre 400 e 800 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectivamente: 400, 300, 200, 100, 50, 400, 400, 600 e 800 $\mu\text{mol mol}^{-1}$. Confeccionou-se, assim, uma curva de resposta à concentração de CO_2 por unidade amostral. Após cada medição, tomava-se nota da área do afilho que fora inserido dentro da câmara, de forma a obtermos parâmetros fotossintéticos em função da área foliar.

Dos parâmetros obtidos pelo LICOR, foram utilizados: Pressão parcial interna de CO_2 (C_i), Assimilação de CO_2 a concentrações de 400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (A_{CO_2}), Assimilação de CO_2 a concentrações de 800 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ (A_{max}) e Assimilação total de CO_2 pela planta (A_c).

2.6. Análise das Curvas de Assimilação de CO₂

Para que se possa analisar e caracterizar fielmente os padrões fotossintéticos de uma planta, é indispensável a utilização de um mecanismo representativo do funcionamento estrutural e bioquímico de seu aparato fotossintético. Assim, as respostas fotossintéticas de *Andropogon lateralis* foram interpretadas com base no modelo matemático de von Caemmerer, 2000.

Segundo o modelo de von Caemmerer, muitas das características fotossintéticas da planta podem ser examinadas a partir de suas limitações enzimáticas, ou seja, a partir das atividades da PEP carboxilase no mesófilo e da Rubisco na bainha vascular. Ela desenvolveu, então, uma série de equações para representar a fotossíntese sob este aspecto, decifrando a assimilação (**A**) do CO₂ em função das pressões parciais no mesófilo (O_m e C_m), ou seja, a partir da atividade da Rubisco (C_s) e da PEP carboxilase (V_{pmax}). Para obter a assimilação total do CO₂ (**A_c**), von Caemmerer combinou três equações resultantes numa única expressão quadrática, a seguir:

$$\boxed{A_c = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}} \quad \Rightarrow \quad \boxed{A_c = \frac{C_m V_{pmax}}{C_m + K_p} - R_m + g_s C_m}$$

Onde

$$a = 1 - \frac{\alpha}{0,047} \frac{K_c}{K_o}$$

$$b = - \left\{ (V_p - R_m + g_s C_m) + (V_{cmax} - R_d) + g_s (K_c (1 + O_m/K_o) + \left(\frac{\alpha}{0,047} (\gamma^* V_{cmax} + R_d K_c / K_o) \right) \right\}$$

$$c = (V_{cmax} - R_d) (V_p - R_m + g_s C_m) - (V_{cmax} g_s \gamma^* O_m + R_d g_s K_c (1 + O_m/K_o))$$

A representação gráfica de seu modelo serviu de base para derivarmos, a partir de nossos dados, a taxa de atividade das enzimas PEP-carboxilase, responsável pela carboxilação inicial nas células do mesófilo; e Rubisco, responsável pela carboxilação nas células da bainha.

3. RESULTADOS/ DISCUSSÃO

A figura 3 apresenta uma simulação da resposta da fotossíntese em função da concentração interna de CO_2 da folha sob diferentes níveis de adubação nitrogenada. As curvas apresentadas são resultantes do modelo de von Caemmerer (2000) utilizando-se dados reais de fotossíntese obtidos através de medições em laboratório.

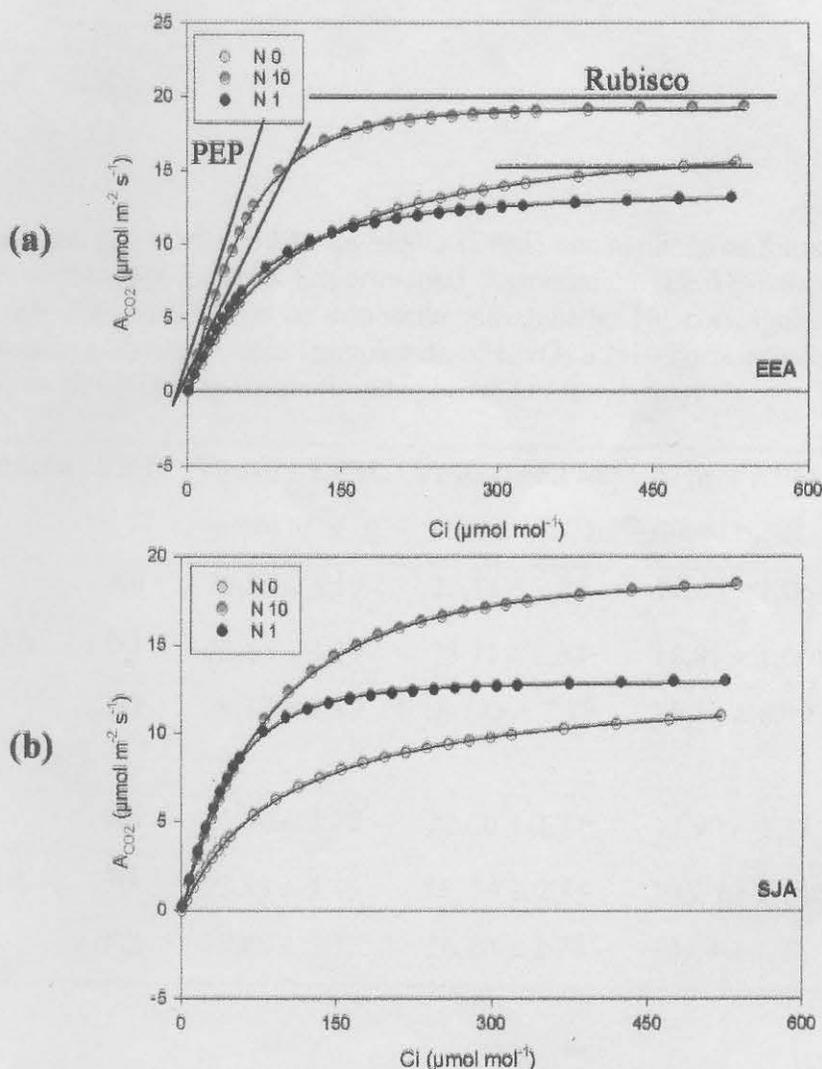


Figura 3. Curvas representativas de Resposta ao CO_2 para (a) população da Estação Experimental Agrônômica e (b) para a população de São José dos Ausentes. As trocas gasosas foram medidas através do Li-Cor 6400, sob temperatura de 25°C e radiação de $1500 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Os tratamentos N0, N1 e N10 correspondem, respectivamente, a adições de 0, 1 e 10 mmolar de NH_4NO_3 .

Nestas curvas, a porção inicial (PEP) está relacionada à velocidade máxima de reação da enzima PEP-carboxilase, enquanto a fase final (Rubisco) está relacionada à atividade da enzima Rubisco. Assim, com base nos dados obtidos no laboratório, foi possível estimar os parâmetros bioquímicos destas duas enzimas ($V_{P_{MAX}}$ e $V_{C_{MAX}}$) a partir do modelo de von Caemmerer (2000).

Os dados (Apêndice 1) foram analisados estatisticamente por ANOVA seguido do teste de Tukey, estabelecendo-se $\alpha = 0,05$. A tabela 1, a seguir, ilustra as médias obtidas para os parâmetros fotossintéticos analisados neste experimento.

Tabela 1. Média e Erro Padrão da Média (EPM) dos parâmetros fotossintéticos calculados para as populações Estação Experimental Agronômica (EEA) e São José dos Ausentes (SJA) sob diferentes níveis de adubação nitrogenada. N0 corresponde aos controles, N1 corresponde à adubação com 1mmolar de NH_4NO_3 e N10 corresponde à adubação com 10 mmolar de NH_4NO_3 . Dados analisados por ANOVA – Tukey.

População	TRT	$V_{P_{MAX}} \pm EPM$ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	$V_{C_{MAX}} \pm EPM$ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	$A_{CO_2} \pm EPM$ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	$A_{MAX} \pm EPM$ ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)
EEA	N0	23,85 \pm 3,19	21,14 \pm 2,34	11,60 \pm 1,06	13,36 \pm 1,17
	N1	32,85 \pm 3,19	25,71 \pm 2,34	14,81 \pm 1,06	16,63 \pm 1,17
	N2	39,37 \pm 2,99	18,375 \pm 2,19	15,14 \pm 0,99	17,57 \pm 1,10
SJA	N0	25,80 \pm 3,77	22,20 \pm 2,77	12,90 \pm 1,25	14,14 \pm 1,387
	N1	23,83 \pm 3,45	16,33 \pm 2,53	10,20 \pm 1,14	12,20 \pm 1,27
	N2	28,80 \pm 3,77	20,80 \pm 2,77	14,64 \pm 1,25	15,62 \pm 1,39

Dentre as expectativas para o experimento, esperava-se que a adubação nitrogenada induzisse a um incremento da cinética enzimática da planta, refletindo, conseqüentemente, num incremento de sua atividade fotossintética.

Numa primeira observação, constatou-se que as respostas fotossintéticas de *A. lateralis* foram muito abaixo dos padrões esperados para uma espécie C₄, ainda mais em se tratando de um experimento de adubação nitrogenada.

Em um experimento com milho (C₄) cultivado ao ar livre, Lu and Zhang (1999) reportaram taxas de assimilação de CO₂ (A_{CO_2}) de cerca de 30 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas tratadas com baixos teores de nitrogênio e de cerca de 40 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para plantas fertilizadas com altos teores de nitrogênio. No nosso experimento, as maiores médias reportadas foram de 17 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (plantas da EEA, tratamento N10), o equivalente a quase metade dos valores estimados por Lu and Zhang (1999). Esta diferença foi atribuída às condições de cultivo de nosso experimento, que ao contrário do citado anteriormente, foi mantido em casa de vegetação sob sombrite. A restrição luminosa pode ter gerado um comportamento de “plantas de sombra” para o capim-caninha. Segundo Larcher (1995), algumas das características das plantas aclimatadas à sombra são a redução da atividade nos fotossistemas, a redução da atividade da enzima Rubisco-carboxilase e uma menor capacidade fotossintética.

Outro fator responsável pelas baixas taxas fotossintéticas pode ter sido o estresse causado pela limitação do vaso, que se tornou pequeno (ao longo do experimento) para comportar as raízes em crescimento.

Além da atividade fotossintética da planta sob fertilização nitrogenada, o experimento buscou revelar *como* o nitrogênio assimilado era investido pelo capim-caninha; mais exatamente, se fora destinado para incrementar a ação enzimática da PEP-carboxilase ou da Rubisco.

Sendo o *Andropogon lateralis* uma espécie amplamente distribuída no nosso Estado, esperava-se que populações provindas de diferentes regiões fisiográficas trouxessem resultados diferentes, tornando sua comparação interessante.

Assim, os resultados foram apresentados de forma a contemplar as diferenças intrapopulacionais e entre as populações quanto ao efeito do nitrogênio em seus diferentes níveis de aplicação.

3.1. Variação entre as Populações para o Tratamento N0

Nos controles (adição de 0 mmolar de NH_4NO_3), as plantas de São José dos Ausentes apresentaram atividade fotossintética ligeiramente mais elevada do que as plantas da Estação, sugerindo que as populações das diferentes regiões fisiográficas do Estado possuam variações em seu potencial plástico quanto às respostas ambientais.

Para as plantas EEA, os valores médios de A_{CO_2} e A_{MAX} foram, respectivamente, $11,60 \pm 1,06$ e $13,36 \pm 1,17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto que as plantas SJA apresentaram médias de $12,90 \pm 1,25$ e $14,14 \pm 1,387 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tabela 1, e Figura 4a e 4b). Quanto às atividades enzimáticas $V_{\text{P}_{\text{MAX}}}$ e $V_{\text{C}_{\text{MAX}}}$, os valores médios para EEA foram, respectivamente, $23,85 \pm 3,19$ e $21,14 \pm 2,34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com valores equivalentes de $25,80 \pm 3,77$ e $22,20 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para SJA. (Tabela 1, e Figura 5a e 5b).

Apesar da população de São José dos Ausentes ter apresentado médias ligeiramente mais altas do que o observado para Eldorado do Sul, a estatística indicou que estas diferenças não foram significativas. Assim, sob as mesmas condições de cultivo, constatou-se que as populações controle SJA e EEA não se diferenciam quanto à partição do nitrogênio no seu aparato fotossintético.

3.2. Variação entre as Populações para o Tratamento N1

Com a adição de uma solução 1 mmolar de NH_4NO_3 (tratamento N1), observou-se que as populações SJA e EEA fizeram um uso diferenciado quanto ao nitrogênio assimilado, apresentando diferenças estatisticamente significativas quanto aos parâmetros A_{CO_2} ($P = 0,006$), A_{MAX} ($P = 0,015$) e $V_{\text{C}_{\text{MAX}}}$ ($P = 0,011$), não descartando-se o parâmetro $V_{\text{P}_{\text{MAX}}}$, com $P = 0,064$.

Quanto aos valores de A_{CO_2} , correspondentes aos pontos mensurados no ponto 400 de saturação, as médias foram $10,20 \pm 1,14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para SJA e $14,81 \pm 1,06 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para EEA ($P = 0,006$) (Tabela 1 e Figura 4a). No ponto 800 (saturação máxima), A_{MAX} foi calculado $12,20 \pm 1,27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para SJA e $16,63 \pm 1,17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para EEA ($P = 0,015$) (Tabela 1 e Figura 4b). Quanto à atividade da enzima PEP-carboxilase ($V_{\text{P}_{\text{MAX}}}$), os valores médios de Ausentes ($23,83 \pm 3,45$) foram menores do que os valores de Eldorado ($32,85 \pm 3,19$) ($P = 0,064$). Apesar do valor acima do nível de significância, não se descartou a sua relevância neste experimento. As atividades da enzima Rubisco ($V_{\text{C}_{\text{MAX}}}$)

para São José dos Ausentes e para Eldorado do Sul foram, respectivamente, $16,33 \pm 2,53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e $25,71 \pm 2,34 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($P=0,011$) (tabela 1, e Figura 5b).

Nota-se que a adição de 1 mmolar de NH_4NO_3 induziu uma resposta diferente nas populações, sendo que as plantas de Eldorado do Sul apresentaram médias significativamente maiores do que as plantas de São José dos Ausentes. Com base nestes resultados, acredita-se que EEA tenha investido o nitrogênio assimilado incrementando o seu aparato fotossintético, ao passo em que as plantas de SJA parecem não ter destinado o nitrogênio assimilado para este fim.

3.3. Variação entre as Populações para o Tratamento N10

Com a adição de 10 mmolar de NH_4NO_3 , sugere-se que a população da EEA prefere destinar o nitrogênio assimilado ao incremento de seu mecanismo fotossintético, ao passo em que a população de SJA parece ter investido este nitrogênio na expressão de sua área foliar.

O único parâmetro fotossintético que diferiu estatisticamente entre as plantas do tratamento N10 mmolar foi a cinética da PEP-carboxilase (V_{PMAX}), com médias de $28,80 \pm 3,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para São José dos Ausentes e $39,37 \pm 2,99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para Eldorado do Sul ($P = 0,035$). As atividades médias da Rubisco para SJA e EEA foram, respectivamente, $18,375 \pm 2,19 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e $20,80 \pm 2,77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Tabela 1, e Figura 5). Para as plantas EEA, os valores médios de A_{CO_2} e A_{MAX} foram, respectivamente, $15,14 \pm 0,99$ e $17,57 \pm 1,10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto que as plantas SJA apresentaram médias de $14,64 \pm 1,25$ e $15,62 \pm 1,39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. (Tabela 1, e Figura 4). Uma consideração a ser ressaltada para o tratamento N10 foi a expansão foliar observada para a população de São José dos Ausentes, muito contrastante com as pequenas áreas observadas para a população de Eldorado do Sul. Este resultado sugere que o nitrogênio assimilado por SJA tenha sido destinado à expressão da área foliar ao invés de um incremento na atividade fotossintética. Em experimento semelhante de adubação nitrogenada com gramíneas C_4 do subtipo NADP-ME, Taub and Lerda (2000) observaram que a adição de 1 mmolar de NH_4NO_3 não era uma concentração suficiente para induzir a um aumento no conteúdo de nitrogênio na folha (área foliar), ao passo em que 10 mmolar de NH_4NO_3 foram suficientes para

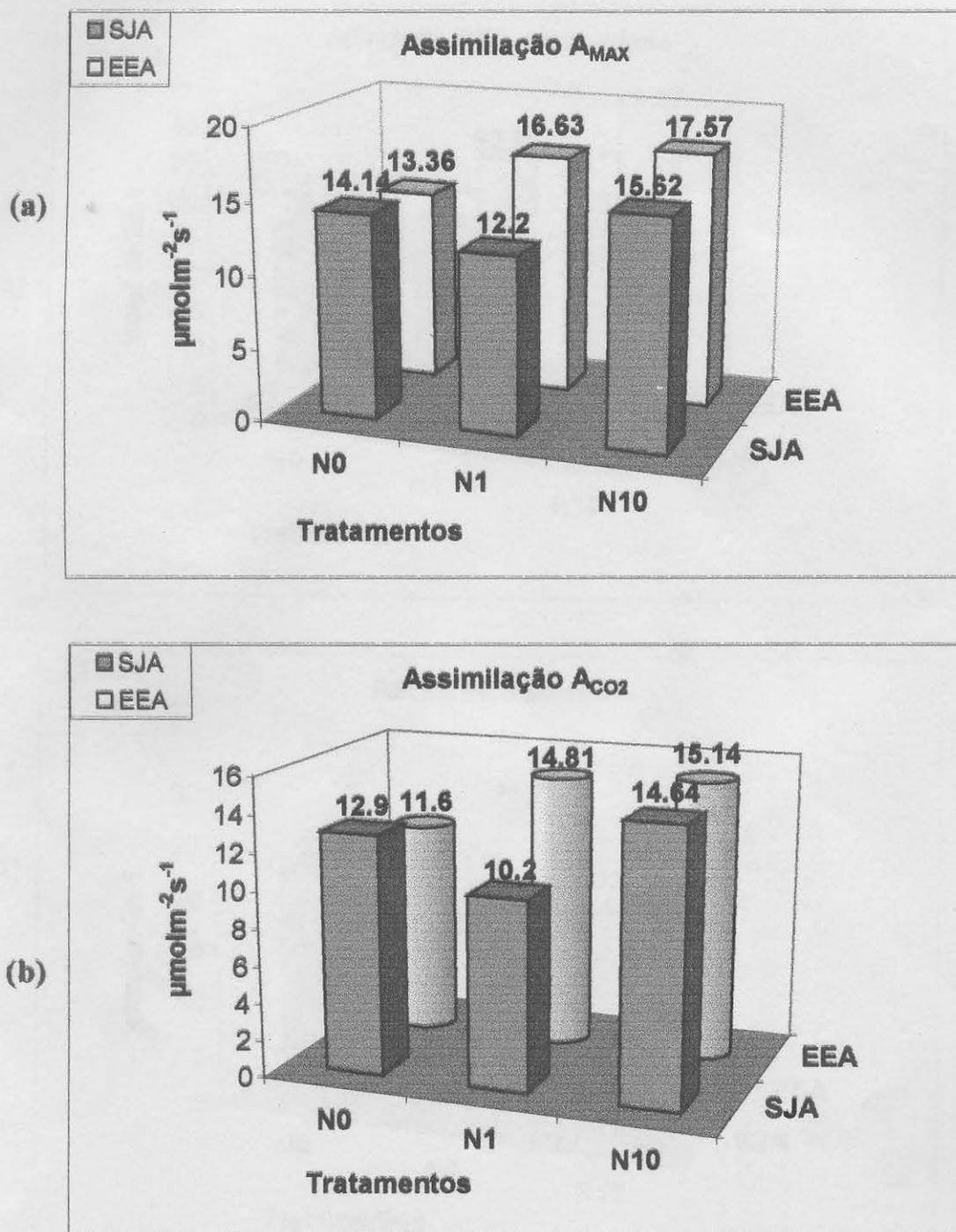


Figura 4. Comparação entre SJA e EEA quanto a (a) Assimilação de CO_2 (ponto 400) e (b) Assimilação máxima de CO_2 (ponto 800). N0 refere-se ao controle, N1 refere-se ao tratamento 1mmolar de NH_4NO_3 e N10 refere-se ao tratamento 10 mmolar de NH_4NO_3 .

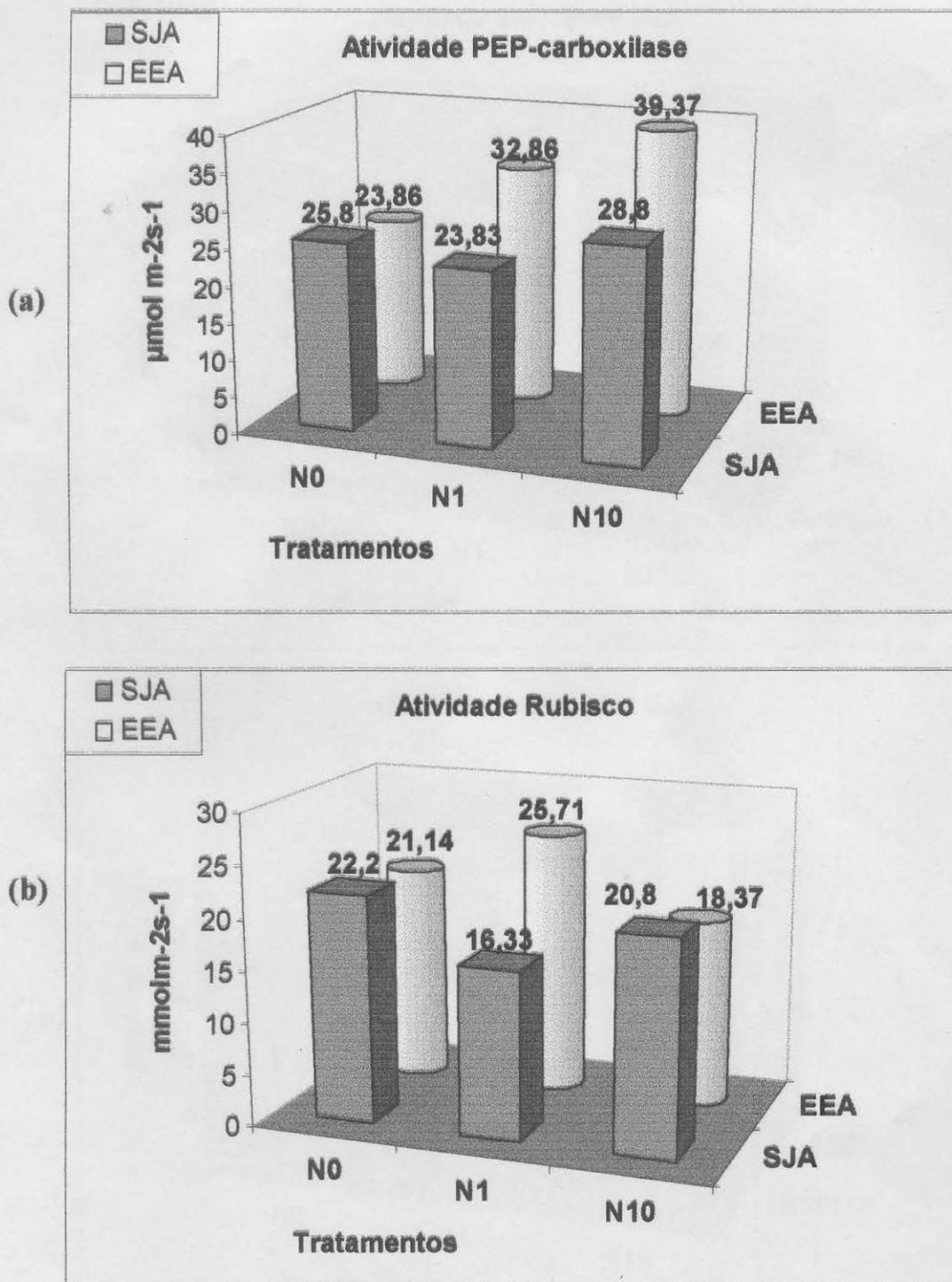


Figura 5. Comparação entre SJA e EEA quanto às atividades das enzimas PEP-carboxilase (a) Rubisco (b). N0 refere-se ao controle, N1 refere-se ao tratamento 1mmolar (b) de NH_4NO_3 e N10 refere-se ao tratamento 10 mmolar de NH_4NO_3 .

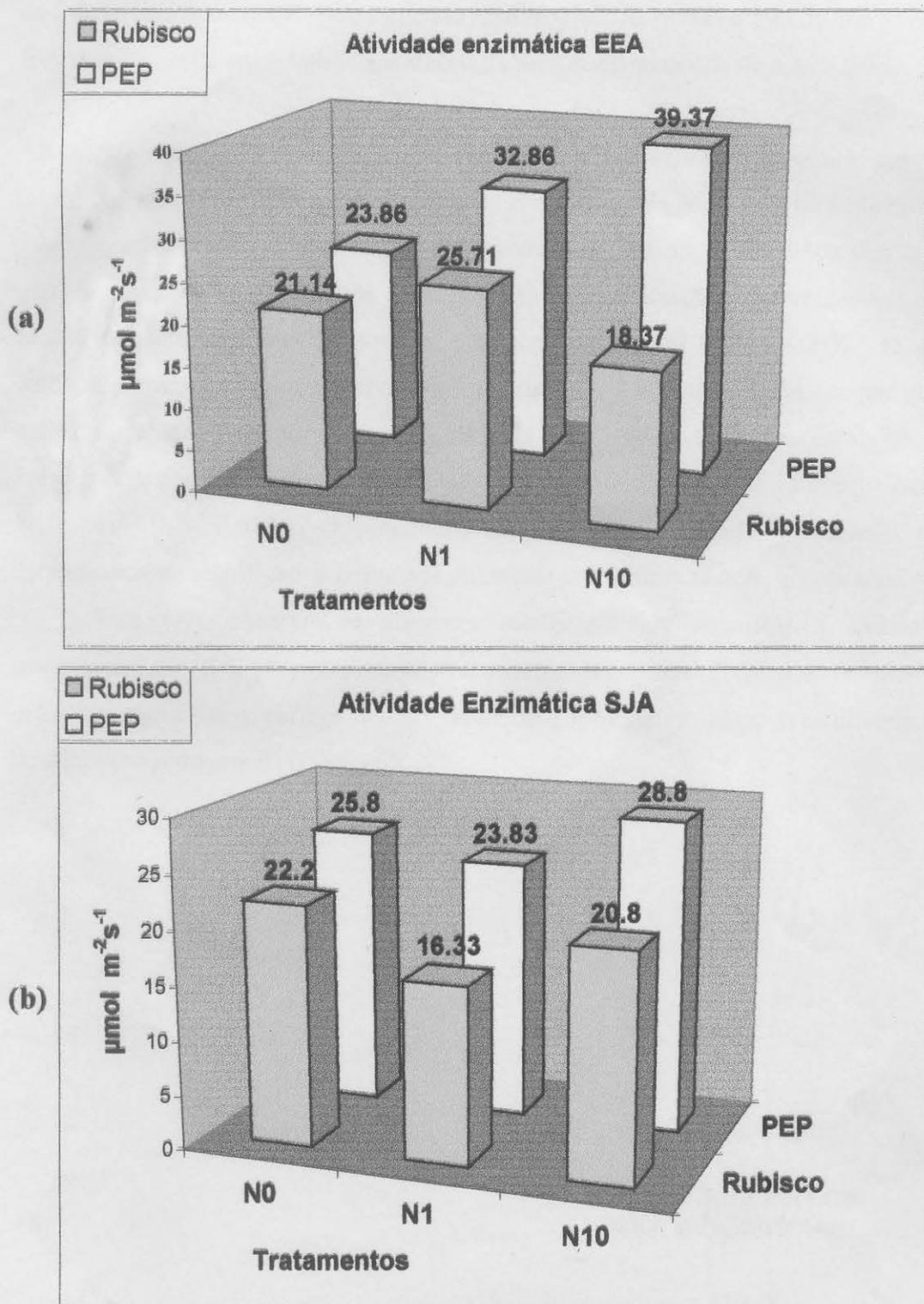


Figura 6. Médias das atividades enzimáticas estimadas para as populações de (a) SJA e (b) EEA sob diferentes tratamentos: N0 (controle), N1 (1mmolar de NH_4NO_3) e N10 (10 mmolar de NH_4NO_3).

aumentar em quase 5 vezes este conteúdo. Apesar de não se ter quantificado a matéria seca da folha a fim de analisar o seu conteúdo de nitrogênio, é visível o fato de que as plantas de SJA tenham destinado a fertilização recebida para o seu conteúdo de massa foliar.

3.4. As Populações EEA e SJA frente aos Diferentes Níveis de Nitrogênio

A Figura 6(a) representa as respostas enzimáticas da população de **Eldorado do Sul** nos três tratamentos de adubação nitrogenada. A enzima PEP-carboxilase aumentou gradualmente a sua atividade em resposta à fertilização, detectando-se diferença estatisticamente significativa entre os tratamentos N0 e N10 ($P = 0,003$). Já a enzima Rubisco permaneceu relativamente estável. Este fato já era esperado, já que nas plantas C_4 a enzima trabalhe geralmente saturada frente às altas concentrações de CO_2 aprisionadas na bacia. A assimilação máxima (A_{MAX}) de CO_2 em N0 também diferiu estatisticamente de N10, com $P = 0,034$. O parâmetro fotossintético A_{CO_2} não apresentou diferença estatisticamente significativa frente aos diferentes níveis de adubação nitrogenada.

Para SJA, observou-se diferença estatisticamente significativa apenas para a assimilação de CO_2 (A_{CO_2}) entre os tratamentos N1 e N10 ($P = 0,035$), não havendo diferença significativa para os demais parâmetros fotossintéticos entre os diferentes níveis de adubação nitrogenada (Figura 6b).

4. CONCLUSÕES

Apesar de compartilharem o mesmo mecanismo fotossintético C_4 , os resultados apontam que *A. lateralis* diferencia-se quanto aos seus parâmetros bioquímicos da fotossíntese, não só apenas comparando-se as populações EEA x SJA, mas também fazendo-se comparações intrapopulacionais quanto à partição do nitrogênio nas plantas.

Sob as mesmas condições de cultivo, a adubação nitrogenada induziu as populações a diferentes estratégias quanto à destinação do nitrogênio disponível, resultando em diferenças tanto na cinética enzimática como na performance fotossintética como um todo. Essas diferenças refletiram no parâmetro V_{PMAX} ($P = 0,042$) e no parâmetro A_{MAX} ($P = 0,077$), que apesar de não apresentar diferença estatisticamente significativa ($\alpha = 0,05$), não foi excluído de relevância.

A enzima PEP-carboxilase, catalisadora da primeira reação de carboxilação da fotossíntese C_4 , é o parâmetro fotossintético de maior potencial plástico para responder às mudanças nutricionais disponíveis no solo. A partir de sua atividade, aumenta-se a atividade fotossintética da planta. Em contrapartida, a enzima Rubisco permaneceu constante e praticamente inalterada frente aos diferentes tratamentos.

Almeja-se que as informações fisiológicas acerca da espécie possam contribuir para estudos destinados ao manejo e conservação das pastagens naturais do Rio Grande do Sul.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AZZARINI, L. N. **Respostas ecofisiológicas de *Paspalum urvillei* (Steud) e *Piptochaetium montevidense* (Spreng) a diferentes doses de nitrogênio e à sazonalidade na Região da Depressão Central do Rio Grande do Sul.** Porto Alegre: UFRGS, 2001. 87p. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Zootecnia. UFRGS, 2001
- BOLDRINI, I. I. **Dinâmica de Vegetação de uma pastagem natural sob diferentes níveis de oferta de forragem e tipos de solos, Depressão Central, RS.** Porto Alegre: UFRGS, 1993. 262p. Tese (Doutorado em Agronomia-Zootecnia) – Programa de Pós-Graduação em Agronomia. UFRGS, 1993.
- BOLDRINI, I. I. 1997. **Campos do Rio Grande do Sul: caracterização fisionômica e problemática ocupacional.** Boletim do Instituto de Biociências da UFRGS, 56. Porto Alegre, 33p.
- CAMARGO, F. A. O., e de SÁ, E. L. S. Nitrogênios e Adubos Nitrogenados. In: BISSANI, C. A. et al. **Fertilidade dos Solos e Manejo da Adubação de Culturas.** Gênese, Porto Alegre, 2004.
- CHAPIN, F. S. et al. Plant responses to multiple environmental resources control plant growth. *Bioscience* 37 (1): 49-57, 1987.
- EVANS, J. R. Photosynthesis – The dependence on nitrogen partitioning. In: H Lambers, et al., **Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants.** SPB Academic, 1989
- LARCHER, W. **Physiological Plant Ecology.** 3. ed. Springer, Austria, 1995. 506p.
- LU, C; ZHANG, J. Photosynthetic assimilation, chlorophyll fluorescence and photoinhibition as affected by nitrogen deficiency in maize plants. *Plant Science* 151: 135 - 143, 2000.
- MARASCHIN, G. E. Manejo de pastagens nativas, produtividade animal e dinâmica da vegetação em pastagens nativas do Rio Grande do Sul. In: XVII REUNIÃO DO GRUPO TÉCNICO EM FORRAGEIRAS DO CONE SUL – ZONA CAMPOS, 1998, Lages, SC. *Anais...* Lages, SC: Epagri, UDESC, AEASC, Secretaria da Agricultura e Abastecimento, 1998. p.47-53.
- MORENO, J. A. **Clima do Rio Grande do Sul.** Porto Alegre. Secretaria da Agricultura. 1961. 41p.
- SAGE, R. F. The evolution of C₄ photosynthesis. *New Phytologist* 161: 341-370, 2004

SILVA, A. P. M. da; PORTO, C. B.; ASMUS, G. F.; FERREIRA, P. S. C., ROSA, L. M. G. (a) Efeitos do Tratamento com Nitrogênio sobre a Área Foliar de Indivíduos de duas populações de *Andropogon lateralis* Nees subsp. *lateralis* (POACEAE). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE BOTÂNICA, 55., 2004, Viçosa. **Resumos...** Viçosa:2004.

SILVA, A. P. M. da; PORTO, C. B.; ASMUS, G. F.; FERREIRA, P. S. C., ROSA, L. M. G. (b) Comportamento da Floração de duas populações de *Andropogon lateralis* Nees subsp. *lateralis* (POACEAE) em casa de vegetação. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE BOTÂNICA, 55., 2004, Viçosa. **Resumos...** Viçosa:2004.

TAIZ, L. & ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. Artmed, Porto Alegre, 2004.

TAUB, D. R. AND LERDAU, M. T. Relationship between leaf nitrogen and photosynthetic rate for three NAD-ME and three NADP-ME C₄ grasses. *American Journal of Botany* 87(3): 412-417, 2000.

von CAEMMERER, S. Modelling C₄ photosynthesis in Biochemical Models of leaf photosynthesis. In: von Caemmerer, S. **Biochemical models of photosynthesis**. Csiro Publishing, Austrália, 2000. 165 p.

von CAEMMERER, S. & FURBANK, R. T. The C₄ pathway: an efficient CO₂ pump. *Photosynthesis Research* 77: 191-207, 2003.

6. ANEXOS

ANEXO 1 – Análise realizada pelo Laboratório de Análises de Solos da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

PARÂMETRO	São José dos Ausentes	Eldorado do Sul	Mistura experimento Nitrogênio
Argila (%)	32	22	6
pH H ₂ O	4.5	5.4	7.4
Índice SMP	4.3	6.1	7.5
P (mg L ⁻¹)	3.0	2.7	50
K (mg L ⁻¹)	157	321	64
M. O. (%)	5.5	4.1	2.3
Al _{troc.} (cmol _c L ⁻¹)	6.8	0.5	0.0
Ca _{troc.} (cmol _c L ⁻¹)	0.9	1.8	5.7
Mg _{troc.} (cmol _c L ⁻¹)	0.6	1.5	0.9
Al + H (cmol _c L ⁻¹)	16.5	3.3	0.9
CTC (cmol _c L ⁻¹)	18.5	7.4	7.7
% SAT da CTC – Bases	10	56	88
% SAT da CTC – Al	36.8	6.8	0.0
Relação Ca/Mg	1.5	1.2	6
Relação Ca/K	2.2	2.2	35
Relação Mg/K	1.5	1.8	5
S (mg L ⁻¹)	5.3	7.9	8.0
Zn (mg L ⁻¹)	3.6	3.2	4.8
Cu (mg L ⁻¹)	1.1	0.9	1.0
B (mg L ⁻¹)	0.2	0.6	0.5
Mn (mg L ⁻¹)	30	13	1

ANEXO 2 – Parâmetros fotossintéticos usados no modelo matemático de von Caemmerer, 2000.

	Valor	Descrição
V_{cmax}	$60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou variável	Atividade máxima da Rubisco
K_c	650 μbar	Constante de Michaelis da Rubisco para CO_2
K_0	450 mbar	Constante de Michaelis da Rubisco para O_2
Γ^*	0,000193 (0,5/2590)	0,5/ ($S_{c/o}$), metade do recíproco da especificidade da Rubisco
V_{pmax}	$120 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou variável	Atividade máxima da PEP carboxilase para CO_2
V_{pr}	$80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou variável	Taxa de regeneração da PEP carboxilase
K_p	80 μbar	Constante de Michaelis da PEP carboxilase para CO_2
g_s	$3 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ou variável	Condutância da bainha ao CO_2
g_o	0,047 g_s	Condutância da bainha ao O_2
R_d	0,01 V_{cmax}	Respiração mitocondrial da folha
R_m	0,5 R_d	Respiração mitocondrial no mesófilo

Valores calculados por von Caemmerer, 2000.

7. APÊNDICES

APENDICE 1. Dados brutos calculados para duas populações de *Andropogon lateralis* provenientes de São José dos Ausentes e Eldorado do Sul frente a diferentes níveis de adubação nitrogenada. EEA0 e SJA0 correspondem aos controles; EEA1 e SJA1 correspondem a adições de 1 mmolar de NH_4NO_3 ; EEA2 e SJA2 correspondem a adições de 10 mmolar de NH_4NO_3

TRT	Vaso	PEP	RUB	A_{CO_2} (400)	A_{MAX} (800)
EEA0	V01	22	15	10,1	9,82
EEA0	V02	22	35	14,6	16
EEA0	V03	21	29	11,1	15,3
EEA0	V04	20	17	9,54	10,6
EEA0	V05	22	14	9,63	13,6
EEA0	V06	31	18	12,5	14,2
EEA0	V07	29	20	13,7	14
EEA1	V08	47	26	17,2	19,7
EEA1	V09	28	21	14,6	14,7
EEA1	V10	27	17	12,8	12,2
EEA1	V11	29	28	16,7	18,5
EEA1	V12	28	42	17,1	17,8
EEA1	V13	27	33	15,2	21,6
EEA1	V14	44	13	10,1	11,9
EEA2	V16	41	15	12	14,3
EEA2	V17	51	22	18,6	18,4
EEA2	V18	30	15	11,6	18,7
EEA2	V19	49	21	20,2	20,6
EEA2	V202	47	24	19,1	21,5
EEA2	V21	38	17	14,6	19,9
EEA2	V22	22	17	12	13
EEA2	V23	37	16	13	14,2
SJA0	V24	25	15	10,4	10,7
SJA0	V25	18	25	11,2	12
SJA0	V26	15	22	10,1	16,4
SJA0	V27	28	25	15,6	15,6
SJA0	V29	43	24	17,2	16
SJA1	V30	18	17	8,8	13,7
SJA1	V313	26	16	8,74	9,98
SJA1	V32	39	15	13,2	17,1
SJA1	V332	22	12	7,62	7,52
SJA1	V34	23	22	13	13,7
SJA1	V35	15	16	9,86	11,2
SJA2	V36	17	16	13,5	14
SJA2	V37	31	25	18,3	20,7
SJA2	V38	30	18	11,6	14,2
SJA2	V39	30	25	14,4	14,5
SJA2	V40	36	20	15,4	14,7