

# FOTOSÍNTESIS, RESPIRACIÓN Y FOTORRESPIRACIÓN EN HOJAS DE CAFÉ *Coffea* sp.

Lyda Patricia Mosquera-Sánchez\*; Néstor Miguel Riaño-Herrera\*\*;  
Jaime Arcila-Pulgarín\*\*; César A. Ponce-Dávila\*\*\*

---

## RESUMEN

MOSQUERA S., L.P.; RIAÑO H., N.M.; ARCILA P., J.; PONCE D., C.A. FOTOSÍNTESIS, respiración y fotorrespiración en hojas de café *Coffea* sp. *Cenicafé* 50(3): 215-221. 1999.

La fotorrespiración es considerada la principal vía competitiva de la fotosíntesis, debido a que se lleva a cabo en presencia de luz. Se ha estimado que entre el 25-50% del dióxido de carbono fijado es de nuevo liberado por este proceso a la atmósfera y se generan gastos adicionales de energía, agua y nitrógeno. Se comparó la actividad fotorrespiratoria de *Coffea arabica* L. cvs. Caturra, Colombia y el híbrido interespecífico Híbrido de Timor, con la del frijol común *Phaseolus vulgaris* L. (C<sub>3</sub>) y maíz, *Zea mays* L. (C<sub>4</sub>). En café, la mayor actividad fotosintética se obtuvo a los 25°C (11,7; 10,9 y 5,4  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) en las variedades Colombia, Caturra e H. de Timor, respectivamente. A 35°C la fotorrespiración fue mayor tanto en café y en frijol, mientras en maíz no hubo incremento en la fotorrespiración lo cual se tradujo en mayores tasas fotosintéticas al aumentar la temperatura. La respiración mitocondrial en presencia de luz se determinó con la ayuda del inhibidor fotosintético DCMU a 25°C. Valores similares se obtuvieron para café, e inferiores que para frijol y maíz. Los resultados indican que la fotosíntesis en las hojas del café presenta un comportamiento típico de plantas con metabolismo fotosintético C<sub>3</sub>.

**Palabras claves:** *Coffea arabica* L., fotosíntesis, fotorrespiración, Híbrido de Timor, respiración mitocondrial.

---

## ABSTRACT

Photorespiration is considered the main competitive pathway of photosynthesis because it occurs in the presence of light. It has been estimated that 25 to 50% of the CO<sub>2</sub> fixed is again released to the atmosphere by this process and an additional waste of energy, water, and nitrogen is caused. Photorespiratory activity for *Coffea arabica* L. cv. Caturra, Colombia and interspecific hybrid – Híbrido de Timor, was compared to that of common bean plants, *Phaseolus vulgaris* L. (C<sub>3</sub>), and maize, *Zea mays* L. (C<sub>4</sub>). In coffee, the highest photosynthetic activity was measured at 25°C in Caturra, Colombia and Híbrido de Timor [11.7, 10.9, and 5.4  $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]. At 35°C, photorespiration was higher in coffee and bean, whereas in maize there was no increase in photorespiration, which meant higher photosynthetic rates for higher temperatures. Dark respiration in the presence of light was determined with photosynthetic inhibitor DCMU at 25°C. Similar values were obtained for the coffee genotypes, but lower to those for bean and maize. Results indicate that photosynthesis in coffee leaves shows a typical behavior for plants with C<sub>3</sub> photosynthetic metabolism.

**Keywords:** *Coffea arabica* L., photosynthesis, photorespiration, Híbrido de Timor, dark respiration

---

\* Licenciada en Biología. Co-investigador Fisiología Vegetal, proyecto 2251-07-002-93 Colciencias–Cenicafé, hasta Diciembre de 1997.

\*\* Asistente de Investigación e Investigador Principal I, respectivamente. Fisiología Vegetal. Centro Nacional de Investigaciones de Café, Cenicafé. Chinchiná, Caldas, Colombia.

\*\*\* Licenciado en Biología y Química. Unidad de microscopía electrónica, Universidad del Cauca. Popayán, Cauca, Colombia.

La temperatura y la concentración de  $\text{CO}_2$  son factores ambientales que afectan procesos como la fotosíntesis, la fotorrespiración y la respiración mitocondrial (12, 26, 28). La fotosíntesis es el principal proceso en la producción de materia orgánica vegetal y paralelo a éste, ocurre el proceso respiratorio que afecta el balance de carbono y la acumulación de materia orgánica. La respiración consta de dos componentes: la respiración mitocondrial, proceso independiente de la luz y mediante la cual se libera la energía almacenada en los carbohidratos producidos durante la fotosíntesis, y la fotorrespiración, que es dependiente de la luz y compite con la fotosíntesis, provocando una disminución hasta de un 50% de los productos fotosintéticos. Esta última es utilizada para el crecimiento y mantenimiento de la planta (1, 2, 20, 25). La función de la fotorrespiración no es clara, sin embargo, actúa como un mecanismo protector liberando la energía fotoquímica para proteger a la hoja de la fotoxidación, (14, 25, 28).

Aunque los estudios pioneros de Decker & Tio (6) en café permitieron identificar el proceso respiratorio en presencia de luz (fotorrespiración), muy pocas investigaciones han cuantificado la magnitud de este proceso en café. Sondhal *et al.* (24), determinaron que el valor de fotorrespiración es cercano a  $2\text{mg}(\text{CO}_2).\text{dm}^{-2}\text{h}^{-1}$ . Debido a que los procesos respiratorios juegan un papel importante en la producción vegetal y que, la información sobre estos en café es limitada, se llevó a cabo una investigación para determinar la magnitud de la fotorrespiración y respiración mitocondrial en *Coffea arabica* L. cvs Colombia, Caturra e Híbrido de Timor, y su relación con la actividad fotosintética.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Localización.** Los experimentos se realizaron en las instalaciones del Centro Nacional de

Investigaciones de Café, Cenicafé, en Chinchiná, Caldas, ubicados a 1410 msnm, temperatura media de  $20,6^\circ\text{C}$ , una precipitación acumulada anual de 2530 mm y brillo solar acumulado anual de 1830 horas.

**Material vegetal.** Se utilizaron plantas de *Coffea arabica* L. cvs Caturra, Colombia y el híbrido natural interespecífico, Híbrido de Timor, de 6 meses de edad. Además, plantas de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) cv. ICA-cafetero, PVA 916 y de maíz (*Zea mays*) cv. ICA V305, de 45 días de edad, sembradas en materos individuales que contenían un sustrato de suelo+pulpa de café bien descompuesta, en proporción 3:1. Las tasas de intercambio gaseoso se obtuvieron con el equipo portátil de fotosíntesis Licor – 6200 (LI-COR, Lincoln, NE, U.S.A.) el cual consta de una bomba, un analizador infrarrojo de gases (IRGA), un colector de datos y una cámara en plexiglas transparente que permitía introducir las hojas sin desprenderlas de la planta. La capacidad de la cámara era de 4L de aire. Las temperaturas del aire y de la hoja ( $15^\circ\text{C}$ ,  $25^\circ\text{C}$  y  $35^\circ\text{C}$ ) dentro de la cámara, se mantuvieron mediante flujo de agua a través de un compartimento contiguo, con la ayuda de un baño recirculante JULABO J-10.

**Fotorrespiración.** Las mediciones se realizaron entre las 08:00 y las 12:00 horas, comenzando con una concentración de  $400\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{mol}^{-1}(\text{aire})$  y tomando valores de fotosíntesis cada vez que ocurría un cambio de  $50\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{mol}^{-1}(\text{aire})$ , hasta alcanzar el punto de compensación de  $\text{CO}_2$  ( $\Gamma\text{CO}_2$ ). Los valores de Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA) estuvieron cercanos y mayores a  $600\mu\text{mol}(\text{fotones})\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . La fotorrespiración se estimó con base en el modelo que relaciona la fotosíntesis neta y el  $\text{CO}_2$  interno (24). Se realizó una extrapolación con la fase lineal del modelo obtenido, de tal forma que el punto de interceptación de la línea recta con la ordenada corresponde a la tasa de fotorrespiración.

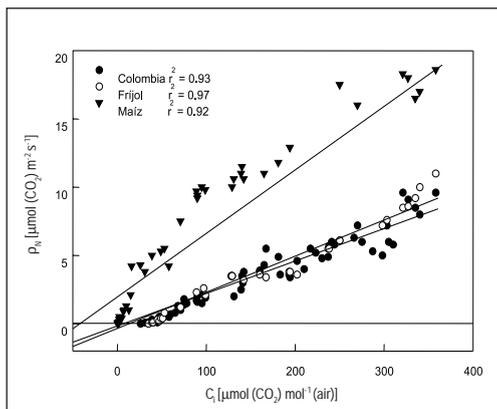
**Respiración mitocondrial ( $R_D$ ) y Fotosíntesis neta ( $P_N$ ) durante el día.** En un segundo experimento se tomaron cuatro plantas de cada uno de los genotipos a las cuales se aplicó vía radical 200ml del inhibidor fotosintético 3-(3,4-diclorofenil)-1,1-dimetil urea (DCMU) en una concentración de 12mg ml<sup>-1</sup> a las 06:00 horas. Se aplicaron 200ml de agua corriente a un número igual de plantas y se utilizaron como testigos. Para medir el intercambio gaseoso se tomaron dos hojas por planta y se utilizó aire ambiental en la concentración media 355μmol(CO<sub>2</sub>)mol<sup>-1</sup>(aire), entre las 08:00 y 18:00 horas del día con intervalos de dos horas. La fotosíntesis se registró cada cinco segundos y por cuatro veces.

Con los datos obtenidos se generó una curva para cada genotipo y tratamiento (con y sin aplicación del DCMU). Se ajustó un modelo de regresión, calculando posteriormente el área bajo la curva para cada tratamiento. Se estimó la tasa de respiración mitocondrial en presencia de luz durante el día con el valor de la diferencia entre las áreas obtenidas en presencia y ausencia del inhibidor.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

**Fotorrespiración.** Las hojas de café (*Coffea arabica* L.), de fríjol (*Phaseolus vulgaris* L.) y de maíz (*Zea mays* L.) presentaron un descenso en la tasa fotosintética que está relacionado con la disminución de la concentración interna de CO<sub>2</sub>. Al extrapolar la fase lineal de la fotosíntesis se obtuvo el valor de fotorrespiración correspondiente al punto donde se interceptan la línea recta con la ordenada (Figura 1).

En los genotipos de café la fotorrespiración se incrementó con la temperatura y el Híbrido de Timor presentó las mayores tasas en las tres temperaturas, lo que se relaciona directamente con la eficiencia fotosintética, de tal forma que



**Figura 1.** Fotosíntesis Neta ( $P_N$ ) a varias concentraciones de CO<sub>2</sub> interno ( $C_i$ ) en hojas de *Coffea arabica* L. cv. Colombia, de fríjol (*Phaseolus vulgaris* L.) y maíz (*Zea mays* L.)

las mayores tasas de fotosíntesis las presentan los genotipos Caturra y Colombia (Tabla 1).

En fríjol (*Phaseolus vulgaris* L.), planta con metabolismo fotosintético tipo C<sub>3</sub>, la fotorrespiración se incrementó con la temperatura de forma similar a lo ocurrido con el café, mientras en maíz (*Zea mays* L.), planta considerada C<sub>4</sub>, no se detectó el proceso bajo ninguna de las temperaturas estudiadas (Tabla 1).

Las tasas de fotorrespiración presentadas por *Coffea arabica* L. cvs. Caturra y Colombia son aproximadamente 2 veces menores a las registradas por Sondhal (24) para *Coffea arabica* L. a 25°C, 1,26μmol(CO<sub>2</sub>)m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>, mientras que la tasa para el fríjol fue aproximadamente 3 veces mayor que las de *Coffea arabica* L. cvs. Caturra y Colombia. A su vez, el Híbrido de Timor mostró valores cercanos al fríjol y similares a los publicados por dicho autor.

En las plantas de café y de fríjol la fotorrespiración se incrementó con la temperatura, debido a que se reduce la afinidad de la enzima Ribulosa 1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa (Rubisco) por el CO<sub>2</sub> y aumenta la tasa de difusión y la afinidad por el oxígeno (4,

**TABLA 1.** Valores de fotorrespiración y fotosíntesis neta ( $P_N$ ) [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ], en *Coffea arabica* L. cvs. Caturra, Colombia, Híbrido de Timor, en fríjol (*Phaseolus vulgaris* L.) y en maíz (*Zea mays*), Cenicafé 1997.

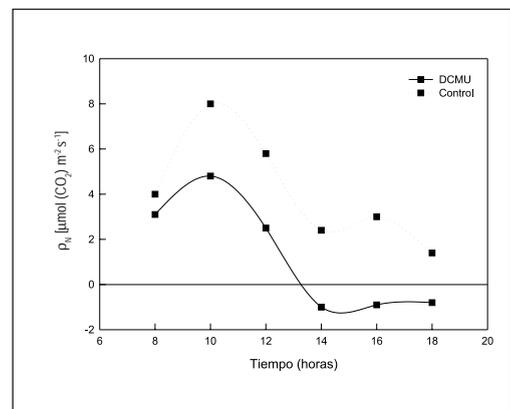
Genotipo	Fotorrespiración [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]			Fotosíntesis Neta ( $P_N$ ) [ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]		
	15°C	25°C	35°C	15°C	25°C	35°C
Caturra	0,27±0,13	0,88±0,15	1,54±0,50	5,2±0,4	10,9±0,5	5,2±0,2
H. Timor	1,30±0,15	1,42±0,11	1,93±0,44	5,0±0,5	5,4±0,3	4,9±0,7
Colombia	0,29±0,19	0,63±0,13	0,93±0,33	5,3±0,4	11,7±0,6	5,5±0,5
Fríjol	1,23±0,42	1,64±0,39	2,76±0,17	10,6±0,4	11,0±1,0	12,8±1,5
Maíz	0,10±0,13	0,10±0,23	0,10±0,24	5,3±1,1	18,6±0,4	23,5±1,0

20, 25, 27, 28). Las temperaturas elevadas también provocan aumento en la pérdida de agua, cierre de estomas y reducción en la disponibilidad de  $\text{CO}_2$  (12). En el caso del maíz no se detectó el proceso de fotorrespiración, debido a que el  $\text{CO}_2$  producido mediante este proceso en las células de los haces vasculares tiende a difundirse a través del mesófilo para llegar al exterior; entonces el  $\text{CO}_2$  es fijado nuevamente por la enzima Fosfoenol piruvato carboxilasa (PEPC) y es trasladado de nuevo a las mismas células (4, 7, 9), donde se produce un incremento en la concentración de  $\text{CO}_2$  sin competencia del  $\text{O}_2$ , lo cual favorece la actividad carboxilasa de Rubisco que implica una reducción de la fotorrespiración en este tipo de plantas (5, 20, 25, 27, 28).

**Fotosíntesis ( $P_N$ ) y Respiración mitocondrial ( $R_d$ ) durante el día.** En plantas de café en ausencia de DCMU la fotosíntesis fue mayor en horas de la mañana (Figura 2). La mayor tasa de fotosíntesis se presentó hacia las 10:00 horas, con un valor promedio entre 8 y  $10\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  entre las 13:00 y 14:00 horas la actividad disminuyó hasta  $2,5\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; luego hacia las 16:00 horas aumentó hasta 3 y  $4\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Este comportamiento bimodal es similar al encontrado en otros estudios por Riaño (21, 22). La disminución en las tasas, al medio día, está asociada con

un aumento en el déficit de presión de vapor de aire (VPD) y la temperatura de la hoja que ocasiona el cierre de los estomas y el incremento en la resistencia estomatal (8, 19, 22).

La fotosíntesis, en presencia del DCMU, presentó un comportamiento similar en cada uno de los genotipos incrementándose hasta  $4\text{--}5\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$  a las 10:00 horas y disminuyendo luego por efecto del inhibidor. El fríjol, planta  $\text{C}_3$ , presentó un comportamiento similar al café tanto en las plantas que no fueron tratadas con el inhibidor como en las que se aplicó el DCMU, mientras que para el maíz,  $\text{C}_4$ ,



**Figura 2.** Fotosíntesis Neta ( $P_N$ ) en hojas de café (*Coffea arabica* L.) cv. Colombia, con y sin el inhibidor fotosintético DCMU.

la mayor tasa fotosintética para las plantas, con y sin aplicación del inhibidor, se registró a las 08:00 horas.

Los modelos obtenidos para cada genotipo y cada tratamiento permitieron obtener los valores de integración diaria tanto de fotosíntesis neta, respiración mitocondrial y fotosíntesis bruta (Tabla 2). En los diferentes genotipos de *Coffea arabica* L. las tasas de fotosíntesis bruta y neta durante el día estuvieron entre 0,14 – 0,21 mol(CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup> y 0,09 – 0,16 mol(CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup>. El menor valor se presentó en el Híbrido de Timor (Tabla 2).

Los valores de tasas de respiración mitocondrial durante el día fueron similares para los tres genotipos de café, alrededor de 0,047 mol(CO<sub>2</sub>) m<sup>-2</sup>h<sup>-1</sup> y el genotipo que presentó los mayores gastos porcentuales de CO<sub>2</sub> por respiración fue el Híbrido de Timor, mientras que las variedades Colombia y Caturra presentaron valores más bajos.

Es posible que las diferencias respiratorias entre los genotipos sean consecuencia de los diferentes niveles de azúcar y almidón producidos durante la fotosíntesis (22).

La tasa de respiración mitocondrial en la oscuridad no fue afectada por la presencia del DCMU, ya que este sólo interrumpe la forma-

ción de ATP y NAD(P)H necesarios para el proceso de reducción del CO<sub>2</sub> en carbohidratos (11, 13). La tasa de respiración mitocondrial ( $R_D$ ) en la oscuridad para todos los genotipos estudiados fue menor que la  $R_D$  en la luz, lo cual puede deberse a un retraso en el efecto del DCMU que genera una sobre-estimación de los valores de  $R_D$  en luz, o a que en la oscuridad disminuye el sustrato disponible como el almidón. También, por una disminución de la tasa de procesos que requieren energía (2, 7).

En general, la tasa de fotorrespiración independiente del genotipo, está estrechamente relacionada con la temperatura y se observa amplia variabilidad entre los genotipos de café estudiados. Esto sugiere que su eficiencia fotosintética depende en gran medida de la actividad fotorrespiratoria y las condiciones ambientales en las cuales se encuentre la planta, principalmente la temperatura.

La planta de café por tanto y de acuerdo a los resultados presentados, puede incluirse dentro de las plantas con metabolismo fotosintético C<sub>3</sub>.

El efecto de la temperatura sobre la fotosíntesis en plantas se puede contrarrestar aumentando la concentración atmosférica de CO<sub>2</sub> (26), debido a que disminuye la reacción

**TABLA 2.** Tasa de Fotosíntesis Bruta ( $P_G$ ) Fotosíntesis Neta ( $P_N$ ) y Respiración mitocondrial ( $R_D$ ) en presencia de luz y oscuridad, a 25°C, en café (*Coffea arabica* L.) cvs. Caturra, Colombia, Híbrido de Timor, en frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) y en maíz (*Zea mays*). Cenicafé 1997.

Genotipo	( $P_G$ ) [mol(CO <sub>2</sub> )m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ]	%	( $P_N$ ) [mol(CO <sub>2</sub> )m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ]	%	( $R_D$ ) Luz [mol(CO <sub>2</sub> )m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ]	%	( $R_D$ ) oscuridad [mol(CO <sub>2</sub> )m <sup>-2</sup> h <sup>-1</sup> ]
Caturra	0,192	100	0,144	75,0	0,048	25,0	0,0078
H. de Timor	0,141	100	0,092	65,2	0,049	34,8	0,011
Colombia	0,21	100	0,162	78,6	0,044	21,4	0,0065
Frijol	0,269	100	0,2	74,4	0,069	25,6	0,038
Maíz	0,718	100	0,452	63,0	0,266	37,0	0,045

oxigenasa de Rubisco y por consiguiente, la pérdida de CO<sub>2</sub> por fotorrespiración (3, 16). El grado en el cual el enriquecimiento de CO<sub>2</sub> beneficia la fotosíntesis de las plantas C<sub>3</sub> depende de la temperatura óptima para el crecimiento y fotosíntesis de la planta (10, 26). Cuando los niveles de CO<sub>2</sub> se incrementan hasta aproximadamente 900 μmol(CO<sub>2</sub>)mol<sup>-1</sup>(aire), la temperatura óptima para la fotosíntesis se incrementa (12, 18, 29) hasta un rango entre 30 y 40°C (3). El aumento simultáneo en la concentración de CO<sub>2</sub> y en la temperatura, estimula más la fotosíntesis que con altas concentraciones de CO<sub>2</sub> a temperatura ambiente (15); también la actividad de Rubisco se incrementa hasta en un 35% con CO<sub>2</sub> elevado (17).

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación se llevó a cabo en el marco del proyecto 2251-07-002-93 patrocinado por COLCIENCIAS y la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. Los autores agradecen al Dr. Yamel López F. por la revisión del texto y sus valiosas sugerencias.

## LITERATURA CITADA

- AMTHOR, J.S. Respiration and crop productivity. Berlin, Springer Verlag, 1989. p. 31-36.
- AZCON B., J. Relationships between photosynthesis and respiration in the dark in plants. *In*: BARBER, J.; GUERRERO, M.G.; MEDRANO, H. (eds.) Trends in photosynthesis research. Andover, Intercept, 1992. p. 241 - 253.
- BOWES, G. Growth at elevated CO<sub>2</sub>: Photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant Cell and Environment* 14: 785 - 796. 1991.
- CANVIN, D.T. Photorespiration: comparison between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> *In*: GIBBS, M.; LATZO, E. (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 6. Berlin, Springer Verlag, 1979. p. 368-398.
- DAI, Z.; KU, M.S.B.; EDWARDS, G.E. C<sub>4</sub> Photosynthesis. The CO<sub>2</sub> concentrating mechanism and photorespiration. *Plant Physiology* 103 (1): 83 - 90. 1993.
- DECKER, J.P.; TIO, M.A. Photosynthetic surges in coffee seedlings. *Journal of Agriculture of University of Puerto Rico*. 43: 50 - 55. 1959.
- EL-SHARKAWY, M.A.; LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. Apparent re-assimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. *Physiologia Plantarum* 20: 171-186. 1967.
- FANJUL, L.R.; ARREOLA, R.R.; MENDEZ, C.M.P. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. *Experimental Agriculture* 21: 249 - 258. 1985.
- GRAHAM, D.; CHAPMAN, E.E. Factors influencing CO<sub>2</sub> assimilation. Interactions between photosynthesis and respiration in higher plants. *In*: GIBBS, M.; LATZO, E. (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 6. Berlin, Springer Verlag, 1979. p. 150-160.
- HOGAN, K. P.; SMITH, A. P.; ZISKA, L. H. Potential effects of elevated CO<sub>2</sub> and changes in temperature on tropical plants. *Plant Cell and Environment* 14: 763 - 778. 1991.
- IZAWA., S. Inhibitors of electron transport. Photosynthesis I. *In*: GIBBS, M.; LATZO, E. (eds.) Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 5. Berlin, Springer Verlag, 1979. p. 226-252.
- JERGERSCOLD, C.; STYRING, S. Photoinhibition of Cl<sup>-</sup>-depleted thylakoid membranes; effects of illumination under anaerobic conditions. *In*: BARBER, J.; GUERRERO, M.G.; MEDRANO, H. (eds.) Trends in photosynthesis research. Andover, Intercept, 1992. p. 59 - 69.
- JIAO, J.; GRODZINSKI, B. The effect of leaf temperature and photorespiratory conditions on export of sugars during steady - state photosynthesis in *Salvia splendens*. *Plant Physiology* 111: 169 -178. 1996.
- KOSAKI, A.; TAKEBA, G. Photorespiration protects C<sub>3</sub> Plants from photooxidation. *Nature* 384: 557-560. 1996.
- LIN, W.; ZISKA, L.H.; NAMUCO, O.S.; BAI, K. Interaction of high temperature and elevated CO<sub>2</sub> on photosynthetic acclimation of single leaves of rice in situ. *Physiologia Plantarum* 99: 178-184. 1997.

16. LONG, S. P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations: Has its importance been underestimated Plant Cell and Environment 14: 739 - 736. 1991.
17. MAJEAU, N.; COLEMAN, J.R. Effect of CO<sub>2</sub> concentration on carbonic anhydrase and ribulosa -1,5 biphosphate carboxilase / oxygenase expression in pea. Plant Physiology 112 : 569-574. 1996.
18. MAKINO, A.; NAKANO, H.; MAE, T. Effects of growth temperature on the response of ribulose-1,5 biphosphate carboxilase, electron transport components and sucrose synthesis enzymes to leaf nitrogen in rice and their relationships to photosynthesis. Plant Physiology 105 : 1231-1238. 1994.
19. NUTMAN, F.J. Studies of the physiology of *Coffea arabica* L. I. Photosynthesis of coffee leaves under natural conditions. Annals of Botany 1: 353 – 367. 1937.
20. OGREN, W.L. Photorespiration: Pathways, regulation and modification. Annual Review of Plant Physiology 35: 415 - 442. 1984.
21. RIAÑO, N.M. Fotosíntesis en hojas de café. In: CENTRONACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ. Cenicafé. Informe anual de labores de la Disciplina Fisiología Vegetal 1991 - 1992. Chinchiná, Cenicafé, 1992. p. 39 - 49.
22. RIAÑO, N.M. Fotosíntesis en hojas de café. In: CENTRONACIONAL DE INVESTIGACIONES DE CAFÉ. Cenicafé. Informe anual de labores de la Disciplina Fisiología Vegetal 1992 - 1993. Chinchiná, Cenicafé, 1993. p. 26 - 46.
23. SALISBURY, F. B.; ROSS, C.W. Fisiología Vegetal. Mexico, Grupo Editorial Iberoamérica, 1992. 759p.
24. SONDHAL, M.R.; CROCOMO, O.J.; SODEK, L. Measurements of <sup>14</sup>C incorporation by illuminated intact leaves of coffe plants from gas mixtures containing <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>. Journal of Experimental Botany 27: 1187-1195. 1976.
25. TOLBERT, N.E. Glicolate metabolism by higher plants and algae. In: GIBBS, M.; LATZO, E. (eds). Encyclopedia of Plant Physiology. Vol. 9. Berlin, Springer Verlag, 1980. p. 338-351
26. VU, J. C. V.; ALLEN, L. H.; BOOTE, K.J.; BOWES, G. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and temperature on photosynthesis and rubisco in rice and soybean. Plant Cell and Environment 20 : 68- 76. 1997.
27. ZELITCH, I. Photosintesis, photorespiration and plant productivity. New York , Academic Press, 1979. 184 p.
28. ZELITCH, I. Control of plant productivity by regulation of photorespiration. Bioscience 42 : 510-517. 1992.
29. ZISKA, L.H.; BUNCE, J.A. Growth and photosynthetic response of three soybean cultivars to simultaneous increases in growth temperature and CO<sub>2</sub>. Physiologia Plantarum 94: 575 - 584. 1995.