

**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA  
UNIVERSIDADE DO ESTADO DO AMAZONAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CLIMA E AMBIENTE**

**EMISSÃO DE ISOPRENO EM FUNÇÃO DA FENOLOGIA FOLIAR DE *Eschweilera coriacea*  
(DC.) S.A.Mori SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUZ E DE TEMPERATURA EM  
FLORESTA PRIMÁRIA DA AMAZÔNIA CENTRAL**

**ELIANE GOMES ALVES**

**Manaus, Amazonas**

**Março, 2011**

ELIANE GOMES ALVES

**EMISSÃO DE ISOPRENO EM FUNÇÃO DA FENOLOGIA FOLIAR DE *Eschweilera coriacea*  
(DC.) S.A.Mori SOB DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUZ E DE TEMPERATURA EM  
FLORESTA PRIMÁRIA DA AMAZÔNIA CENTRAL**

ORIENTADOR: Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves

CO-ORIENTADOR: Dr. Peter Harley

Dissertação apresentada ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Universidade do Estado do Amazonas como parte dos requisitos para obtenção do título e Mestre em Clima e Ambiente.

**Manaus, Amazonas**

**Março, 2011**

## Relação da Banca Julgadora

---

Dr. José Oscar W. Veja Bustillos

Membro externo

---

Dr. Flávio Jesus Luizão

Membro interno

---

Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves

Orientador

A474

Alves, Eliane Gomes

Emissão de isopreno em função da fenologia foliar de *Eschweilera coriacea* (DC.) S. A. Mori sob diferentes condições de luz e temperatura em floresta primária / Eliane Gomes Alves. --- Manaus : [s.n.], 2011.  
xii, 82 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) -- INPA, Manaus, 2011  
Orientador : José Francisco de Carvalho Gonçalves  
Co-orientador : Peter Harley  
Área de concentração : Interações Clima-Biosfera na Amazônia

1. Mudanças climáticas. 2. Isopreno. 3. Fenologia foliar. 4. *Eschweilera coriacea*. 5. Curva de temperatura. 6. Curva de Luz. I. Título.

CDD 19. ed. 551.6

**Sinopse:**

Estudou-se a emissão de isopreno e fotossíntese em folhas com diferentes estádios foliares, submetidas a diferentes níveis de irradiância e de temperatura, da espécie arbórea *Eschweilera coriacea* na Amazônia Central.

**Palavras-chave:** Isopreno, fenologia foliar, curva de luz, curva de temperatura.

**Dedico aos meus pais**

**Sebastião e Cecília**

## **Agradecimentos**

Ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia e à Universidade do Estado do Amazonas por serem mentores do Programa de Pós-graduação em Clima e Ambiente.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES- pela concessão da bolsa.

Ao Centro Nacional para Pesquisas Atmosféricas (NCAR), em especial à Divisão de Química Atmosférica, pelo suporte dado ao trabalho, bem como, pelas oportunidades de aprendizado concedidas pelos profissionais que a compõe.

Ao meu orientador Dr. José Francisco de Carvalho Gonçalves e ao meu co-orientador Dr. Peter Harley pelas imensuráveis contribuições para o trabalho e incentivo a pesquisa.

Ao coordenador do PPG em Clima e Ambiente, Dr. Antônio Ocimar Manzi, pelo suporte dado ao trabalho, bem como, pelo incansável incentivo a pesquisa.

A todos os professores que contribuíram para o meu amadurecimento dentro de um PPG e na pesquisa: Dr. Prakki Satyamurty, Dr. Antônio Ocimar Manzi, Dr. Luís Antônio Cândido, Dr. Flávio Luizão, Dr. Francis Wagner, Dra. Jaidete Monteiro, Dr. Rodrigo Souza, Dra. Rita Valéria Andreoli, Dr. David Adams e Dr. Marcos Costa.

Ao Dr. Julio Tóta pelo grande apoio à minha pesquisa, por buscar sempre suporte para o meu aprendizado, por ser um grande incentivador e sobretudo pela amizade.

Aos amigos do curso, que não só se restringiram à sala de aula, mas sim, fizeram parte da minha vida em Manaus: Bruna, Jorgitcho (Jorge), Rose, Elaine, Suelen, Lilia, Jeanne, Glauber, Valdir, Carina, Simone e Sabrina.

Às equipes da secretaria, logística e financeira pelo suporte dado ao meu trabalho: Dani, Gisele, Isabel, Ruth, Renato, Rubenildo, Antônia, Giovani, Natan, Ricardo, Shirley e Roberta.

A equipe da ZF-2 pela colaboração no meu trabalho de campo, pela companhia e pela amizade: Zezinho, Seu Geraldo, Júlio e Thomé.

Ao Dr. Kolby Jardine e a Universidade do Arizona pela colaboração com a instrumentação de análise das amostras.

Aos amigos do laboratório de Fisiologia Vegetal por todo apoio ao trabalho: Carlos, Gilberto, Edilson, Saul, Glaudeci e Marciel.

E a toda minha família: pais – Sebastião e Cecília; irmãos - Edair e Elaine; cunhados - Cris e Fábio; e sobrinhas – Isabelli e Maria Eduarda; pelo total incentivo, pelo amor e pela compreensão devido à distância.

**“Ainda que cada grão de areia da praia  
pareça igual aos bilhões restantes, se olharmos sob uma  
perspectiva mais detalhada vamos descobrir a  
história particular que cada um tem para nos contar....”**

**(autor desconhecido)**

## Resumo

O isopreno possui emissão preponderante em relação aos outros Compostos Orgânicos Voláteis biogênicos, especialmente em florestas tropicais, e influencia na química atmosférica e no balanço de carbono. A emissão deste composto é induzida por fatores ambientais, tais como luz e temperatura. Assim, pesquisas que relacionam os fatores ambientais à produção e emissão de isopreno em espécies tropicais, são necessárias para enriquecer os modelos regionais ou globais e permitir um entendimento mais detalhado dos possíveis contribuintes das mudanças climáticas globais. Este estudo teve como objetivo identificar e quantificar a emissão de isopreno e fotossíntese em diferentes níveis de intensidade de luz e de temperatura, em três fases fenológicas (folha madura tardia - FMT, folha velha - FV, e folha madura recente - FMR) de *Eschweilera coriacea* (Matamatá verdadeira), uma vez que esta espécie apresenta maior distribuição na Amazônia. As medidas de fotossíntese foram realizadas entre 8 e 12 h usando um analisador de gás infravermelho (sistema comercial portátil, LI-6400, LI-COR, Inc, Lincoln, NE, USA). Para medir a emissão de isopreno, o ar proveniente da câmara foliar do LI-6400 foi direcionado para uma bolsa de amostragem (X-liter Teflon Bag). As concentrações de isopreno da bolsa de amostragem foram, então, determinadas usando um PTR-MS (Proton Transfer Reaction Mass Spectrometer; Ionicon Analytik, Innsbruck, Austria). As medidas para ambos processos foram realizadas em diferentes níveis de intensidade de irradiância (de 0 a 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e níveis de temperatura entre 25 e 45°C. Em ambas as curvas, de luz e temperatura, as maiores taxas fotossintéticas e os menores fluxos de emissão foram encontradas para a FMR, enquanto que as taxas e fluxos intermediários foram apresentados pela FMT e os menores valores para para a FV. Isto indica que o envelhecimento foliar favorece a redução da atividade fotossintética e a produção e emissão de isopreno. Em relação à irradiância de saturação, a fotossíntese apresentou níveis de saturação inferiores aos da emissão de isopreno, sendo que este último apresentou emissões crescentes até a irradiância de 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As temperaturas ótimas situaram-se entre 32 e 37,5°C nas três fases foliares para a fotossíntese; para a emissão de isopreno estas apresentaram-se a partir de, aproximadamente, 39,5°C. A fotossíntese foi mais sensível ao efeito do aquecimento; já a emissão de isopreno poderia aumentar até em temperaturas maiores às atingidas. Deste modo, os resultados sugerem a hipótese de termotolerância à fotossíntese, provida pela produção e emissão de isopreno. Em relação às perspectivas ecofisiológicas e de modelagem atmosférica, estes resultados concordam com os argumentos de que o isopreno age como um protetor aos danos causados por altas temperaturas; que é dependente da luz; e que é ligado ao balanço de carbono foliar. Ademais, o conhecimento das variações de emissão deste composto, em relação às variações de luz e de temperatura, pode contribuir para a compreensão das reações químicas que ocorrem na atmosfera.

Palavras-chave: Isopreno, curva de luz, curva de temperatura, fenologia foliar, *Eschweilera coriacea*.

## Abstract

Isoprene emission predominates over the others biogenic Volatile Organic Compounds, especially in tropical forests. This compound influences on atmospheric chemistry and carbon balance. Isoprene emission is induced by environmental factors such as light and temperature. Thus, it is important to have investigations about isoprene production and emission in tropical species related to the environmental factors, making it necessary in order to improve regional or global models and detailed understanding of the possible contributors to global climate change. This study aimed to identify and quantify the isoprene emission and photosynthesis at different levels of light intensity and temperature, in three phenological phases (late mature leaf - FMT, old leaf - FV, and young mature leaf - FMR) of *Eschweilera coriacea* (Matamatá verdadeira), since this species shows the most distribution in the Amazon. Photosynthesis measurements were carried out between 8 and 12 h, using a commercial portable photosynthesis system (LI-6400, LI-COR, Inc, Lincoln, NE, USA). To measure isoprene emissions, air exiting the LI-6400 leaf chamber was routed to fill a X-liter Teflon bag. Isoprene concentrations in the bag were then determined using a Proton Transfer Reaction Mass Spectrometer (PTR-MS; Ionicon Analytik, Innsbruck, Austria). The collections for both procedures were performed at different levels of irradiance intensities (from 0 to 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and leaf temperature was varied between approximately 25 °C and 45 °C. Results showed that FMR had the highest photosynthesis and isoprene emission rates at all light intensity and leaf temperatures, followed by FMT and FV. This suggests that aging favors the reduction of the leaf photosynthetic activity and the isoprene production and emission. In relation to the saturation irradiance, photosynthesis showed saturation levels lower than isoprene emission. Isoprene emission increased until 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  of irradiance. The optimal temperatures were demonstrated between 32 and 37.5°C in all three leaf phases for photosynthesis, and optimal temperatures for isoprene emission were higher than approximately 39.5°C. Photosynthesis was more sensitive to the warming effect, while for isoprene emission was suggested that it could increase even at temperatures greater than those presented. Thus, the results suggest thermotolerance hypothesis to photosynthesis, provided by isoprene production and emission. These results agree to the arguments which isoprene decreases damage caused by high temperatures; this compound is light dependent; isoprene emission is related to the leaf carbon balance; and that knowledge of changes in isoprene emission due to light and temperature variations may contribute to understand atmosphere chemistry reactions.

Key-words: Isoprene, light curve, temperature curve, leaf phenology, *Eschweilera coriacea*.

## Sumário

Resumo -----	iv
Abstract -----	v
Lista de Tabelas -----	viii
Lista de Figuras -----	ix
Lista de Siglas e Símbolos -----	xi
1. Introdução -----	1
2. Referencial teórico	
2.1. Isopreno -----	3
2.2. Emissão de isopreno e sua importância na química atmosférica e no balanço de carbono -----	4
2.3. Fisiologia da produção de isopreno -----	6
2.4. Produção e emissão de isopreno sob influência de fatores ambientais e seu papel fisiológico	
2.4.1. Temperatura -----	8
2.4.2. Luz -----	9
2.4.3. Estresse hídrico -----	10
2.5. Emissão de isopreno na Floresta Amazônica -----	11
2.6. Importância da espécie <i>Eschweilera coriacea</i> (DC.) S. A. Mori (Matamatá- verdadeira) na Amazônia e para a emissão de isopreno ---	14
2.7. Descrição do funcionamento do instrumento para a análise de emissão de isopreno -----	16
3. Objetivo Geral	
3.1. Objetivos Específicos -----	20
4. Material e Métodos	
4.1. Caracterização da Área de Estudo	
4.1.1. Localização	
4.1.2. Clima -----	21
4.1.3. Relevo e Solo	
4.1.4. Vegetação	
4.2. Determinação das trocas gasosas em diferentes níveis de irradiância ----- -----	22
4.2.1. Ajuste da “curva de luz” -----	23

4.3.	Determinação das trocas gasosas em diferentes níveis da temperatura -----	
	-----	24
4.3.1.	Ajuste da “curva de temperatura”	
4.4.	Determinação da emissão de isopreno	
4.4.1.	Procedimentos de coleta-----	25
4.4.2.	Análise das amostras	
4.4.2.1.	Cálculo do volume da razão de mistura de isopreno	
4.4.2.2.	Determinação das unidades de emissão de isopreno -----	27
4.4.3.	Modelo de resposta da emissão de isopreno a luz -----	29
4.4.4.	Modelo de resposta de emissão de isopreno a temperatura	
4.5.	Delineamento experimental e análises estatísticas -----	30
5.	Resultados	
5.1.	Emissão de isopreno em diferentes níveis de luz -----	32
5.2.	Fotossíntese e trocas gasosas em condições variáveis de luz -----	33
5.3.	Emissão de isopreno em diferentes níveis de temperatura -----	37
5.4.	Fotossíntese e trocas gasosas em condições variáveis de temperatura -----	
	-----	39
5.5.	Relação de fotossíntese e emissão de isopreno -----	43
6.	Discussão	
6.1.	Emissão de isopreno e fotossíntese da espécie <i>E. coriacea</i> em condições variáveis de luz	
6.1.1.	Emissão de isopreno em diferentes fases foliares -----	52
6.1.2.	Fotossíntese -----	53
6.1.3.	Relação entre fotossíntese e emissão de isopreno -----	54
6.2.	Fotossíntese e emissão de isopreno da espécie <i>E. coriacea</i> em condições variáveis de temperatura	
6.2.1.	Emissão de isopreno em diferentes fases foliares -----	57
6.2.2.	Fotossíntese -----	59
6.2.3.	Relação entre fotossíntese e emissão de isopreno -----	62
7.	Conclusão -----	65
8.	Considerações Finais-----	67
9.	Referências Bibliográficas -----	68

## Lista de Tabelas

**Tabela 1 :** Estudos acerca da concentração e fluxo de isopreno na Amazônia.

**Tabela 2:** Espécies vegetais na Amazônia que emitem isopreno.

**Tabela 3:** Características fotossintéticas de *E. coriacea* em função da fenologia foliar e sob condições controladas de irradiância (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

**Tabela 4:** Parâmetros de trocas gasosas em função da fenologia foliar de *E. coriacea* sob condições controladas de irradiância (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

**Tabela 5:** Efeito da fenologia foliar sobre os pontos ótimos da fotossíntese líquida e dos parâmetros de trocas gasosas de folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea* (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

**Tabela 6:** Irradiância de saturação da fotossíntese líquida e emissão de isopreno dos valores medidos e estimados para as folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea* (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

**Tabela 7:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida, carbono emitido por isopreno e porcentagem de C assimilado emitido por isopreno, em condições padrão (30°C e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) obtidos da curva de luz.

**Tabela 8:** Temperatura ótima de fotossíntese líquida e emissão de isopreno dos valores medidos e estimados para as folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea* (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

**Tabela 9:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida, carbono emitido por isopreno e porcentagem de C assimilado emitido por isopreno, em condições padrão (30°C e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) obtidos da curva de temperatura.

## Lista de Figuras

**Figura 1:** Fórmula estrutural do isopreno.

**Figura 2:** Rotas de síntese de isopreno (adaptado de Steiner & Goldstein, 2007).

**Figura 3:** Distribuição da espécie *E. coriacea* (Fonte: Mori & Cunha, 1995).

**Figura 4:** Esquema representativo do PTR-MS adaptado de Ionicon, Austria, 2010.

**Figura 5:** Localização do sítio experimental da Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM. Em destaque pode ser vista a torre de medidas micrometeorológicas do LBA.

**Figura 6:** Representação esquemática do ajuste implementado no analisador de gás infravermelho (LI-6400).

**Figura 7:** Emissão foliar de isopreno de *E. coriacea* em diferentes fases fenológicas em função de níveis crescentes de irradiância. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $E_s$ -I) pelo algoritmo G99 (eq. 15) (—); e CF representa a comparação das curvas ( $E_s$  -I) ajustadas pelo algoritmo G99 (eq.15).

**Figura 8:** Resposta da fotossíntese líquida ( $A_n$ ) ao aumento da irradiância (I) medida em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $A_n$ -I) pelo modelo da HR (—); e CF representa a comparação das curvas ( $A_n$ -I) ajustadas por este modelo para os três tipos de folhas.

**Figura 9 :** Correlação de  $A_n$ -I entre os valores medidos e estimados pelo modelo da HR de folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); CF = correlações para as três fases fenológicas.

**Figura 10:** Transpiração (E) e condutância estomática em função do aumento da irradiância (I) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); e ajustes das curvas (E-I) e ( $g_s$ -I) pelas equações 8 e 9 (—). A resposta de E e  $g_s$  para a FV não foi ajustada devido a grande redundância dos dados.

**Figura 11:** Emissão de isopreno ( $E_s$ ) em função do aumento da temperatura (T) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $E_s$ -T) pelo algoritmo G99 (eq. 16) (—); e CF representa a comparação das curvas ( $E_s$  -T) ajustadas pelo algoritmo G99 (eq. 16).

**Figura 12:** Correlação entre a emissão de isopreno ( $E_s$ ) e a condutância estomática ( $g_s$ ), variando a temperatura, medidas em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); CF= correlações para as três fases fenológicas.

**Figura 13:** Fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do incremento da temperatura (T) em folhas de *E. coriacea* em diferentes fases fenológicas. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $A_n$ -T) pela equação 6 (—); e CF representa a comparação das curvas ( $A_n$ -T) ajustadas pela equação 11.

**Figura 14:** Correlação de  $A_n$ -T entre os valores medidos e estimados pela equação 6 de folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■).

**Figura 15 :** Transpiração (E) e condutância estomática em função do aumento da temperatura (T) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); e ajustes das curvas (E-T) e ( $g_s$ -T) pelas equações 12 e 13, respectivamente(—).

**Figura 16:** Emissão de isopreno ( $E_s$ ) e fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do aumento da irradiância (I) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). Os símbolos fechados representam a fotossíntese e os símbolos abertos representam a emissão de isopreno.

**Figura 17:** Correlação entre as respostas da emissão de isopreno ( $E_s$ ) e fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do aumento da irradiância (I) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). A FMT não apresentou correlação significativa devido aos poucos pontos de emissão de isopreno medidos.

**Figura 18:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida ( $A_n$ ), carbono emitido por isopreno ( $E_s$ ) e a porcentagem de carbono assimilado emitido por isopreno, em relação ao aumento da irradiância em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). Os símbolos fechados em preto representam o carbono assimilado pela fotossíntese, os símbolos abertos representam o carbono emitido por isopreno e os símbolos fechados em cinza representam a porcentagem de carbono assimilado emitido por meio de isopreno.

**Figura 19:** Emissão de isopreno ( $E_s$ ) e fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do aumento da temperatura (T) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). Os símbolos fechados representam a fotossíntese e os símbolos abertos representam a emissão de isopreno. (◇) medidas de fotossíntese realizadas após a maior temperatura; (+) medidas de emissão de isopreno realizadas após a maior temperatura.

**Figura 20:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida ( $A_n$ ), carbono emitido por isopreno ( $E_s$ ) e a porcentagem de carbono assimilado emitido por isopreno, em relação ao aumento da temperatura, em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). Os símbolos fechados em preto representam o carbono assimilado pela fotossíntese, os símbolos abertos representam o carbono emitido por isopreno e os símbolos fechados em cinza representam a porcentagem de carbono assimilado emitido por meio de isopreno.

## Lista de Siglas e Símbolos

$1O_2$ : Oxigênio singlete	$g_s$ : Condutância estomática
ABA: Ácido abscísico	$g_{s\ opt}$ : Condutância estomática ótima
$A_{n\ opt}$ : Fotossíntese líquida ótima	G99: algoritmo de Guenther <i>et al.</i>
$A_n$ : Fotossíntese líquida	(1999)
$A_{nmáx}$ : Fotossíntese líquida máxima	$H_2O$ : Água
ATP: Adenosina trifosfato	$H_3O^+$ : Hidrônio
$C_5H_8$ : Isopreno	HCHO: Metanal
$CH_4$ : Metano	$HO_2$ : Radical hidroperóxido
CO: Monóxido de Carbono	HR: Hipérbole retangular
$CO_2$ : Dióxido de carbono	IAF: Índice de Área Foliar
CONMs: Compostos orgânicos voláteis não metano	$I_c$ : Irradiância de compensação de luz
COV: Composto orgânico volátil	IPP: Isopentenil difosfato
DMAPP: Dimetilalil pirosofosfato	IRGA: Analisador de gás infravermelho
DOXP: 1-deoxi-D-xilulose-5-fosfato	$I_s$ : Irradiância de saturação a luz
E: Transpiração	LBA: Programa de Grande Escala da Biosfera-Atmosfera da Amazônia
$E_{opt}$ : Transpiração ótima	MEP: Rota do metileritritol fosfato
EUA: Eficiência do uso da água	MES: Multiplicador de elétrons secundários
EVI: <i>Enhanced Vegetation Index</i> (Índice de Vegetação Reforçado)	MFE: Massa foliar específica
FMR: Folha madura recente	MVA: Rota do ácido mevalônico
FMT: Folha madura tardia	NADPH: Nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato
FV: Folha velha	

NEE - *Net Ecosystem Exchange* (Troca Líquida do Ecossistema)

NO: Monóxido de nitrogênio

NO<sub>2</sub>: Dióxido de nitrogênio

NO<sub>3</sub>: Trióxido de nitrogênio

NO<sub>x</sub> : Óxidos de nitrogênio

O<sub>3</sub>: Ozônio

OH<sup>-</sup> : Radical hidroxila

PPFD: Densidade de Fluxo de Fótons Fotossintéticos

PTR-MS: *Proton Transfer Reaction – Mass Spectrometry*: Reação por Transferência de Prótons – Espectrômetro de Massas

QEM: Espectrômetro de massas

R<sub>d</sub>: Respiração no escuro

RO<sub>2</sub>: Hidroperóxidos

α: Rendimento quântico aparente da fotossíntese

φ: quantidade de luz excedente ao uso da planta

## 1. Introdução

---

Estimativas globais indicam que aproximadamente 1,8 Gt de compostos orgânicos voláteis (COVs)<sup>1</sup> é emitido por ano para a atmosfera. Essa estimativa inclui COVs biogênicos e COVs de origem antropogênica, sendo a emissão total dos biogênicos, em média, sete vezes maior. As florestas tropicais são consideradas como as principais e maiores fontes de COVs biogênicos para a atmosfera. Desta forma, em escala global, os trópicos contribuem com os maiores volumes de emissão de COVs biogênicos (Guenther *et al.*, 1995; 1999).

A ocorrência dos COVs na atmosfera tem sido destacada pela participação destes compostos no controle das concentrações do radical hidroxila (OH<sup>·</sup>) de grande parte da troposfera, por assim ser, as emissões de COVs podem desempenhar papel majoritário na determinação das taxas de concentração de metano (CH<sub>4</sub>) e monóxido de carbono (CO). Considerando que compostos, tais como CH<sub>4</sub>, influenciam no balanço radiativo da atmosfera, e que isto é relatado em modelos de temperatura e de precipitação globais, há uma clara ligação entre emissão de COVs e o clima da Terra. Deste modo, se os padrões globais e magnitudes de emissão de COVs mudarem devido às alterações climáticas relacionadas com mudanças nos padrões de precipitação, temperatura e radiação, mudanças nas taxas de acúmulo de gases de efeito estufa na atmosfera poderiam ocorrer em função da retroalimentação das emissões de COVs sobre o clima (Guenther *et al.*, 1995).

Outro aspecto relevante é fato de que os cálculos do balanço global de carbono sugerem que as emissões de COVs das florestas tropicais representam cerca de 3% da produtividade primária líquida. Apesar da importância quantitativa que representa as emissões de COVs pelas florestas tropicais, estes valores ainda são negligenciados nos estudos do ciclo global de carbono (Crutzen *et al.*, 1999).

A floresta amazônica emite fração significativa de carbono para a atmosfera na forma de COVs biogênicos, e esta contribuição torna-se ainda mais relevante quando as dimensões territoriais da região são consideradas frente às demais áreas de

---

<sup>1</sup> - Compostos orgânicos com pressão de vapor maior que 10 Pa a 25°C, ponto de ebulição até 260°C à pressão atmosférica, e 15 ou menos átomos de carbono (Williams & Koppmann, 2007).

florestas tropicais do globo. Diante deste fato, o conhecimento dos fluxos destes compostos orgânicos se faz necessário para ajudar no detalhamento analítico da química atmosférica e para uma melhor compreensão acerca do ciclo global do carbono, que por sua vez, tem implicações importantes no contexto das mudanças climáticas (Fehsenfeld *et al.*, 1992; Guenther *et al.*, 1995).

Considerando os COVs que não possuem metano, os mais emitidos pelas plantas são: o isopreno (2-metil-1,3-butadieno) e os monoterpenos como o  $\alpha$  e  $\beta$ -pineno (Trostdorf *et al.*, 2004). Entre os diversos compostos, as emissões de isopreno pela vegetação são as mais importantes em nível global, devido a capacidade de produzir este composto ser bastante difundida no reino vegetal. Entre as angiospermas lenhosas a emissão de isopreno é muito comum, já que em mais de 1500 espécies lenhosas amostradas, aproximadamente, 30% parece emitir quantidades consideráveis (Harley *et al.*, 2004). Do ponto de vista da dinâmica dos gases atmosféricos, o isopreno ( $C_5H_8$ ) é importante para a química atmosférica por ser precursor na formação do ozônio e de outros oxidantes, como também para a formação de aerossóis orgânicos secundários. O isopreno também pode influenciar no balanço de carbono, uma vez que representa o maior percentual de emissão dos COVs biogênicos (Guenther *et al.*, 1995, Guenther, 2002; Kesselmeier *et al.*, 2002a, Claeys *et al.*, 2004).

A relevância deste composto pode ser percebida pelas estimativas do modelo global de emissões de compostos orgânicos voláteis não metano (CONMs) de fontes naturais (isopreno, monoterpenos, outros CONMs reativos e outros CONMs), que estimou a emissão anual de 1150 TgC de CONMs, sendo 44% isopreno, 11% monoterpeno, 22,5% de outros CONMs reativos e 22,5% de outros CONMs (Guenther *et al.*, 1995).

No que concerne às interações químicas deste composto na atmosfera, sabe-se que a disposição do isopreno pode desencadear várias reações, que são influenciadas pela concentração do composto com o qual o isopreno reage na atmosfera. Assim, o tempo de vida do isopreno varia de acordo com o tipo de composto com o qual o isopreno está interagindo. Por exemplo, a reação com o OH (com a concentração de 0,06 ppt) confere ao isopreno um tempo de vida na atmosfera de, aproximadamente, 1,7 horas; ao reagir com o ozônio ( $O_3$  - com concentração média de de 30 ppb em 24 horas) possui tempo de vida estimado em 1,3 dias; e ao reagir com trióxido de

nitrogênio ( $\text{NO}_3$  – com concentração média de 1 ppb durante 12 horas) possui tempo de vida, aproximadamente, 0,8 horas (Seinfeld & Pandis, 1998). Estas reações são influenciadas pelas concentrações destes compostos na atmosfera, bem como, pelo efeito da radiação solar (Pacífico *et al.*, 2009).

A produção de isopreno pelas plantas tem sido apontada em algumas pesquisas como sendo estimulada por altas temperaturas e alta luminosidade. (Guenther *et al.*, 1993; Sharkey & Singsaas, 1995; Litvak *et al.*, 1996; Singsaas *et al.*, 1997; Loreto *et al.*, 1998; Pétron *et al.*, 2001; Kuhn *et al.*, 2004a; Jun-wen & Kun-fang, 2005; Siwko *et al.*, 2007; Pacífico *et al.*, 2009). Assim, em condições de alta luminosidade acompanhadas de altas temperaturas, é sugerido que a planta produza e, por conseguinte, emita maior quantidade deste gás, conferindo uma função protetora devido à estabilidade termal provida às membranas celulares, especialmente, àquelas relacionadas ao processo fotossintético no cloroplasto (Sharkey & Singsaas, 1995; Taiz & Zeiger, 2004).

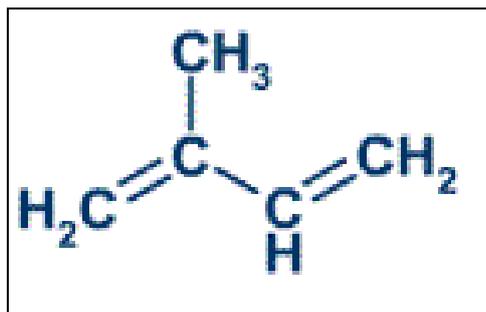
Considerando o fato do isopreno possuir emissão preponderante em relação aos outros COVs biogênicos, somado à sua ampla emissão por espécies lenhosas, as florestas tropicais, em particular a Amazônica, são qualificadas como grandes fontes deste composto, podendo influenciar na química atmosférica e no balanço de carbono. Além disso, os fatores ambientais também exercem influência sobre a emissão deste gás. Portanto, justificam-se pesquisas que visem relacionar os fatores ambientais à produção e emissão de isopreno em espécies tropicais, tornando-as necessárias ao enriquecimento de modelos regionais ou globais e ao entendimento mais detalhado dos possíveis contribuintes das mudanças climáticas globais.

## **2. Referencial Teórico**

---

### **2.1. Isopreno**

O isopreno ( $\text{C}_5\text{H}_8$ , 2-metil-1,3-butadieno) (Figura 1) é a unidade básica dos terpenóides. Este composto foi o primeiro a ser identificado como importante para a composição química atmosférica, sendo emitido pela folhagem de diversos tipos de espécies vegetais (Steiner & Goldstein, 2007).



**Figura 1:** Fórmula estrutural do isopreno.

A temperatura para o ponto de fusão do isopreno é  $-146^{\circ}\text{C}$  e a temperatura para o ponto de ebulição é  $34,1^{\circ}\text{C}$ ; sua densidade é  $0,68\text{ g cm}^{-3}$  e sua pressão de vapor é equivalente a  $604\text{ hPa}$  (a  $20^{\circ}\text{C}$ ).

Em nível global, as emissões de isopreno oriundas da vegetação representam cerca de  $500\text{ TgC ano}^{-1}$ , o que representa, aproximadamente, 45% do fluxo total de COVs biogênicos (Guenther *et al.*, 1995).

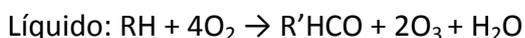
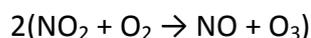
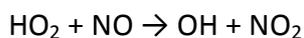
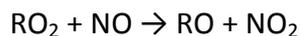
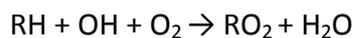
## **2.2. Emissão de isopreno e sua importância na química atmosférica e no balanço de carbono**

A oxidação do isopreno desempenha importante papel na modulação da concentração troposférica de  $\text{O}_3$  e  $\text{CH}_4$ , mas sua cadeia de oxidação envolve muitas diferentes reações químicas e o conhecimento sobre esta sequência de degradações ainda não está totalmente esclarecido, fato que não permite perfeita compreensão do processo em condições naturais (Pacífico *et al.*, 2009).

Embora as reações sejam pouco compreendidas, estudos sobre a oxidação de isopreno, inicialmente, focaram na importância das concentrações de óxidos de nitrogênio ( $\text{NO}_x = \text{NO} + \text{NO}_2$ ), argumentando que o isopreno reage diretamente com  $\text{O}_3$  em baixas concentrações de NO e então reduz os níveis do  $\text{O}_3$  troposférico, mas que a oxidação deste composto em altas concentrações de NO produz  $\text{NO}_2$ , aumentando os níveis de  $\text{O}_3$ , que é um gás de efeito estufa e poluente (Pacífico *et al.*, 2009), por meio de fotólise, ou seja, por meio de reações desencadeadas pela radiação solar (Sanderson *et al.*, 2003; Monson *et al.*, 2007). Entretanto, a oxidação de isopreno por OH atmosféricos pode resultar na formação de hidroperóxidos ( $\text{RO}_2$ ) que podem

converter NO à NO<sub>2</sub> permitindo mais produção de ozônio. Reações adicionais podem formar o radical hidroperóxido (HO<sub>2</sub>), que pode também converter NO à NO<sub>2</sub> e gerar OH (Sharkey *et al.*, 2007).

Se o isopreno é apresentado como RH, então as reações seguintes descrevem a perda de um H da molécula de isopreno (Sharkey *et al.*, 2007).



Considerando a existência de ligações C – H, o hidrocarboneto resultante pode sofrer ciclos adicionais para fazer ainda mais ozônio. O efeito líquido é a criação de muitas moléculas de ozônio a partir de uma molécula de isopreno. As reações envolvem radicais e podem seguir diferentes reações químicas, adicionalmente, as concentrações dos compostos exercem influências altamente não lineares sobre as reações. Deste modo, torna-se difícil modelar como a emissão de isopreno pelas plantas afetará a atmosfera (Sharkey *et al.*, 2007). Todavia, algumas pesquisas reportaram a contribuição do isopreno para a formação de ozônio (Trainer *et al.*, 1987; Fehsenfeld *et al.*, 1992; Williams *et al.*, 1997).

Assim, o isopreno se mostra como um composto muito reativo e os produtos da reação podem ser múltiplos dependendo do substrato (Fuentes *et al.*, 2000). Em ambientes muito oxidantes o isopreno pode eliminar espécies de superóxidos (Sauer *et al.*, 1999). Esta hipótese leva em consideração o fato de que o isopreno apresenta capacidade de reagir com oxigênio singlete ( $^1\text{O}_2$ ), O<sub>3</sub> e OH (Affek & Yakir, 2002).

Outro efeito da emissão de isopreno sobre a química atmosférica é a formação de aerossóis. Devido à preponderância de emissão do isopreno em relação aos outros COVs emitidos pelas plantas, o isopreno parece exercer importância significativa na formação de aerossóis orgânicos secundários na atmosfera, que por sua vez, são importantes para o sistema climático, diretamente, na absorção e espalhamento da

radiação solar e, indiretamente, na formação de núcleos de condensação de nuvens influenciando na precipitação (Claeys *et al.*, 2004; Sharkey *et al.*, 2007; Taipale *et al.*, 2008).

Diante da relevância da emissão de isopreno para a atmosfera, tem sido sugerido incluir estas emissões nos estudos de balanço de carbono para melhorar a compreensão do fechamento do mesmo, visto que uma fração do carbono recém fixado pelas espécies emissoras de isopreno, de 0,5-2% a 30°C, é imediatamente perdida para a atmosfera por meio deste composto (Harley *et al.* 1994; 2004). Isto sem considerar que em situações episódicas, sob temperaturas críticas, algumas plantas podem emitir mais de 50% do carbono assimilado na forma de isoprenóides (Siwko *et al.*, 2007).

Destarte, sendo a perda de carbono na forma de isopreno altamente influenciada pela temperatura, ambientes quentes e com uma alta porcentagem de espécies emissoras de isopreno podem apresentar uma fração de carbono perdida por meio deste composto significativa no balanço de carbono (Guenther, 2002; Kesselmeier *et al.*, 2002a). Assim, a combinação de altas temperaturas e grande densidade de biomassa pode otimizar a emissão de isopreno em Florestas Tropicais (Trostdorf *et al.*, 2004).

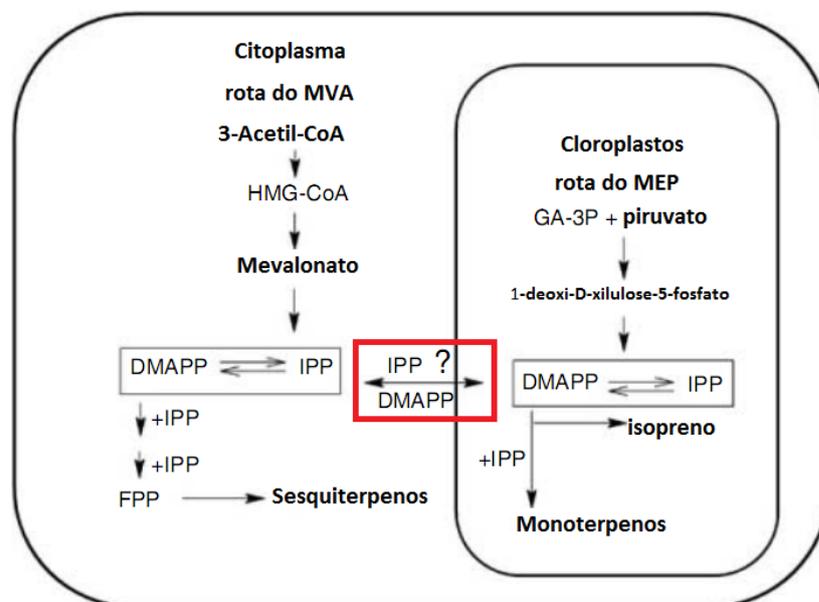
### **2.3. Fisiologia da produção de isopreno**

O isopreno é produzido ao longo das rotas metabólicas dirigidas aos compostos terpenóides (ou terpenos), que são essenciais no metabolismo da planta e desempenham papel ecológico bem definido, como por exemplo, os monoterpenos que atuam na anti-herbivoria (Harley *et al.*, 1999). Logo, o isopreno é emitido por muitas espécies de plantas e algumas pesquisas estão sendo realizadas no sentido de definir se o custo da emissão desse carbono é acompanhado por uma função biológica (Kesselmeier & Staudt, 1999; Loreto & Velikova, 2001).

Inicialmente, a rota metabólica descrita para a síntese de isopreno foi a do ácido mevalônico (MVA), a qual produz isopreno no citoplasma celular, onde três moléculas de acetil CoA são ligadas a partir de várias etapas na rota para formar o ácido mevalônico (intermediário de 6C), que é então pirofosforilado, descarboxilado e

desidratado para produzir isopentenil difosfato (IPP) - esta é a unidade básica na formação dos terpenos (Taiz & Zeiger, 2004; Steiner & Goldstein, 2007). Contudo, pesquisas recentes revelaram que o IPP é formado a partir de metabólitos intermediários da glicólise ou do ciclo de redução fotossintética do carbono, através de um conjunto de reações que constituem uma via alternativa denominada 1-deoxi-D-xilulose-5-fosfato (DOXP) que é o primeiro composto intermediário para biossíntese alternativa do IPP na formação de isoprenóides plastídicos (carotenóides, fitol, plastoquinona-9, isopreno, mono e diterpenos) - esta via é denominada de rota do metileritritol fosfato (MEP) (Lichtenthaler, 1999; Taiz & Zeiger, 2004) (Figura 2).

A partir da rota do MEP, que ocorre nos cloroplastos e outros plastídios, o gliceraldeído-3-fosfato e dois átomos de carbono derivados do piruvato parecem se combinar para formar o intermediário que poderá ser convertido em IPP (Taiz & Zeiger, 2004). Ainda há questões não resolvidas na rota do MEP, entre elas se existe algum tipo de cooperação entre os dois "pools" de IPP em termos de trocas de IPP ou outro prenil difosfato tais como geranyl difosfato (GPP), farnesil difosfato (FPP) ou geranylgeranyl difosfato (GGPP) (Lichtenthaler, 1999).



**Figura 2:** Rotas de síntese de isopreno (adaptado de Steiner & Goldstein, 2007).

Há, também, a formação de isopreno a partir de um isômero de IPP, o dimetilalil pirofosfato (DMAPP). A eliminação do pirofosfato de DMAPP conduz a

formação de isopreno (Harley *et al.*, 1999). Silver e Fall (1991) identificaram uma enzima, a isopreno-sintase, que catalisa a conversão de DMAPP à isopreno. Esta enzima tem sido isolada em diferentes espécies de plantas de florestas temperadas e foi localizada no estroma dos cloroplastos (Wildermuth & Fall, 1996, 1998). Em uma pesquisa feita com *Salix discolor* Muhl. (espécie de floresta temperada) observou-se uma concentração de isopreno-sintase no tilacóide com uma face dominante no estroma, em adição a forma solúvel encontrada no estroma dos cloroplastos desta espécie (Wildermuth & Fall, 1996).

A atividade da isopreno-sintase correlaciona-se com o aparecimento da emissão de isopreno durante o desenvolvimento da folha e com a variação sazonal de emissão deste composto (Kuzma & Fall, 1993; Schnitzler *et al.*, 1997). Desta maneira, os processos fisiológicos para a formação de isopreno parecem ser correlacionados aos fatores primários. Todavia, estes processos foram predominantemente investigados em experimentos realizados com espécies de floresta temperada, havendo poucos resultados e, por conseguinte, grandes lacunas sobre a fisiologia dos isoprenóides sob as condições ambientais das regiões tropicais do globo.

## **2.4. Produção e emissão de isopreno sob influência de fatores ambientais e seu papel fisiológico**

### **2.4.1. Temperatura**

A temperatura regula a biossíntese de isopreno, afeta a respiração e pode indiretamente regular a quantidade de piruvato disponível à síntese de isoprenóides nos cloroplastos, por estes motivos, os efeitos causados pela mesma têm sido simulados com sucesso ao combinar as taxas de produtos intermediários com a cinética de várias enzimas chaves, disponibilizadas pelos avanços da bioquímica e biologia molecular (Niinemets *et al.*, 2004).

Embora o papel fisiológico da emissão de isopreno como função da temperatura suscite muitas dúvidas, experimentos têm demonstrado claramente que altos níveis de isopreno dentro das folhas conferem proteção contra altas temperaturas (Sharkey & Singsaas, 1995; Singsaas *et al.*, 1997; Loreto *et al.*, 1998).

A termotolerância tem sido atribuída à estabilização da membrana lipoproteica a qual é sensível e, frequentemente, desnaturada pela exposição a elevadas temperaturas (Gounaris *et al.*, 1984) - esse efeito pode ser exclusivo para as membranas do cloroplasto, no qual o isopreno é formado (Sharkey, 1996; Sharkey & Yeh, 2001). Além disso, uma pesquisa realizada com simulações, que foram feitas com o aumento gradativo de choques de temperatura, demonstrou que o isopreno é produzido pelas plantas para manter a coesão das membranas, mantendo a atividade biológica e protegendo a planta contra choques termais (Siwko *et al.*, 2007).

#### **2.4.2. Luz**

A disponibilidade de luz determina a quantidade do precursor de isoprenóides, o gliceraldeído-3-fosfato produzido pela fotossíntese, que também controla a disponibilidade de adenosina trifosfato (ATP) e de nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato (NADPH) (Niinemets *et al.*, 2004). Deste modo, há evidências da relação entre a emissão deste composto e a fotossíntese (Niinemets *et al.*, 2002; Wilkinson *et al.*, 2009), pois a produção do mesmo é estimulada pela luz, declina no escuro (Shao *et al.*, 2001; Sanadze, 2004) e é inibida pela ausência de CO<sub>2</sub> no ar (Loreto *et al.*, 1996a, 1996b).

Alguns estudos têm demonstrado a importância da quantidade e qualidade da luz na biossíntese de isoprenóides (Sharkey & Loreto, 1993; Rodríguez-Concepción *et al.*, 2003). Há resultados obtidos em plantas de zonas temperadas e tropicais, que evidenciam a emissão de isopreno em função da intensidade de luz se aproximando de uma hipérbole retangular similar à relação entre fotossíntese e luz (Kuhn *et al.*, 2004a).

A disponibilidade de luz varia ao longo do dossel, pois é influenciada pelas características arquitetônicas e pelo tamanho e forma das folhas das plantas, logo, esta variação da luz pode influenciar nas taxas de emissão ao longo do dossel (Pacífico *et al.*, 2009). Litvak *et al.* (1996) demonstraram que folhas de aspen, *Populus tremuloides* Michx. (espécie de zona temperada) tolerantes ao sol, emitiram 1,7 vezes mais isopreno do que folhas tolerantes a sombra da mesma espécie (emissões expressadas por unidade de massa da folha). Adicionalmente, as taxas de emissão de isopreno de folhas próximas ao topo do dossel, de uma espécie tolerante ao sol (*Quercus alba* L.), foram de três a cinco vezes maiores do que as taxas das folhas que

ficam na base do dossel (Sharkey *et al.*, 1996). Como as taxas de emissão respondem positivamente às condições de alta luminosidade, provavelmente, a emissão de isopreno tem um papel adaptativo para as folhas expostas ao microambiente do topo do dossel, o que configura o aumento do tempo de vida das mesmas (Harley *et al.*, 1999).

### 2.4.3. Estresse hídrico

Em condições de baixa disponibilidade de água, o aparato estomático é um dos primeiros componentes da planta a promover alterações funcionais, tendo como consequência redução das trocas gasosas, pois os estômatos controlam a entrada de CO<sub>2</sub> e a perda de vapor d'água para o exterior da folha (Buckley *et al.*, 1999; Nilsen & Orcutt, 1996). Ademais, o controle do movimento estomático, apesar de reagir a várias influências, obedece principalmente à pressão parcial de CO<sub>2</sub> nos espaços intercelulares e ao estresse hídrico da planta (Oliveira *et al.*, 2002a; Ainsworth *et al.*, 2007).

Vários estudos têm demonstrado que a taxa de emissão de isopreno é menos sensível ao déficit de água na folha do que a fotossíntese (Harley *et al.*, 1999). Sharkey e Loreto (1993) pesquisaram a espécie kudzu (*Pueraria lobata* (Willd.) Ohwi - espécie de zona temperada), nesta a fotossíntese declinou a taxas próximas a zero depois da ausência de água por quatro dias, mas as taxas de emissão de isopreno não mudaram, declinando apenas no quinto dia, podendo este decréscimo estar relacionado a diminuição de substratos para síntese dos precursores na rota dos isoprenóides. Estes resultados sugerem que a emissão de isopreno não deve ser regulada pela condutância estomática (Fall & Monson, 1992). As emissões de isopreno continuam inalteradas quando os estômatos são forçados a fechar utilizando o ácido abscísico (ABA). Isto ocorre, pois mesmo com o fechamento dos estômatos, a produção de isopreno continua, causando aumento da sua concentração interna, então, a força motriz para a emissão aumenta marcadamente com o estômato fechado, compensando o decréscimo da condutância e mantendo altos fluxos (Harley *et al.*, 1999).

Considerando o contexto supracitado, Guenther *et al.* (1993; 1999) descreveram um algoritmo que demonstra a dependência da emissão de isopreno à

luz e temperatura. O algoritmo numérico apresenta a resposta da emissão de isopreno a rápidas (intervalo de minutos a horas) mudanças na Densidade de Fluxo de Fótons Fotossintéticos (PPFD) e temperatura foliar. Também, Pétron *et al.* (2001) constataram a dependência da emissão de isopreno à temperatura, mas considerando mudanças de períodos maiores (dias à semanas). Assim, pelo estado atual das investigações, entende-se que às condições ambientais, luz e temperatura exercem controle primário sobre produção e emissão de isopreno (Harley *et al.*, 1999, Rinne *et al.*, 2002).

## 2.5. Emissão de isopreno na Floresta Amazônica

Na Amazônia vários estudos com medidas diretas da concentração e fluxo de isopreno têm sido realizados (Tabela 1), além de estudos utilizando-se de sensoriamento remoto (Barkley *et al.*, 2008; 2009). Todavia, medidas de emissão de isopreno em nível de espécie têm sido escassas (Tabela 2), uma vez que inventários espécies emissoras de isopreno em florestas tropicais são difíceis devido à grande diversidade vegetal e, algumas vezes, por dificuldades na identificação botânica das espécies.

**Tabela 1** : Estudos acerca da concentração e fluxo de isopreno na Amazônia

Local	Referência
Reserva Ducke, Manaus-AM	Rasmussen & Khalil, 1988
Reserva Ducke, Manaus-AM	Zimmerman <i>et al.</i> , 1988
Reserva Ducke, Manaus-AM (modelagem)	Jacob & Wofsy, 1988
Balbina, Presidente Figueiredo- AM	Kesselmeier <i>et al.</i> , 2000
Rebio Jarú, Ji-Paraná-RO	Kesselmeier <i>et al.</i> , 2002b
Rebio Jarú, Ji-Paraná-RO	Kuhn <i>et al.</i> , 2002
FLONA Tapajós, Santarém-PA	Rinne <i>et al.</i> , 2002
FLONA Tapajós, Santarém-PA	Trostdorf <i>et al.</i> , 2004
Rebio Jarú, Ji-Paraná-RO	Aquino, 2006
Pastagem, Ouro Preto do Oeste- RO	Aquino, 2006
Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM	Kuhn <i>et al.</i> , 2007
Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM	Karl <i>et al.</i> , 2007
Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM	Karl <i>et al.</i> , 2009
Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM	Silva, 2010
Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM	Rizzo <i>et al.</i> , 2010

No entanto, Harley *et al.* (2004) inventariaram 125 espécies arbóreas em seis locais da Bacia Amazônica e chegaram a conclusão que, destas, 38% emite isopreno (Tabela 2).

**Tabela 2:** Espécies vegetais na Amazônia que emitem isopreno

Local	Escala	Espécie	Referência
Rebio Jarú, Ji-Paraná-RO	galho	<i>Hymenaea courbaril</i> <i>Sorocea guilleminiana</i>	Kuhn <i>et al.</i> , 2002
Rebio Jarú, Ji-Paraná-RO	galho	<i>Hymenaea courbaril</i> <i>Sorocea guilleminiana</i>	Kuhn <i>et al.</i> , 2004a, 2004b
Balbina , Presidente Figueiredo- AM		<i>Anacardium occidentale</i> , <i>Schefflera morototoni</i> , <i>Astrocaryum sociale</i> , <i>Oenocarpus bataua</i> , <i>Protium</i> sp., <i>Clusia</i> sp., <i>Vismia guianensis</i> , <i>Vismia japurensis</i> , <i>Dolioscarpus</i> sp., <i>Mabea</i> sp., <i>Humiria</i> sp., <i>Eschweilera</i> sp., <i>Byrsonima crispera</i> , <i>Inga heterophylla</i> , <i>Ficus</i> sp., <i>Myrcia</i> sp., <i>Ouratea</i> sp., <i>Alexa</i> sp., <i>Dipteryx</i> sp., <i>Inga</i> sp.	Harley <i>et al.</i> , 2004
Rebio Jarú, Ji-Paraná-RO	folha	<i>Bauhinia forficata</i> , <i>Copaifera</i> sp., <i>Davilla rugosa</i> , <i>Eschweilera</i> sp., <i>Inga</i> sp., <i>Clitoria racemosa</i> <i>Swartzia</i> sp., <i>Pseudimbia</i> sp., <i>Mangifera indica</i>	Harley <i>et al.</i> , 2004
FLONA Tapajós, Santarém-PA	folha	<i>Protium</i> sp., <i>Protium opacum</i> , <i>Copaifera multijuga</i> , <i>V. guianensis</i> , <i>Casearia decandra</i> , <i>Endopleura uchi</i> , <i>Eschweilera odora</i> ( <i>E. coriacea</i> ), <i>Helicostylis</i> sp., <i>Theobroma grandiflorum</i>	Harley <i>et al.</i> , 2004
Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM	folha	<i>Protium opacum</i> , <i>Protium polybotrym</i> , <i>Casearia rusbiana</i> , <i>Byrsonima duckeana</i> , <i>Inga caynendensis</i> , <i>Inga</i> sp., <i>Theobroma grandiflorum</i>	Harley <i>et al.</i> , 2004
FLONA Caxiuanã –PA	folha	<i>Rourea</i> sp., <i>Inga capitata</i> , <i>Inga</i> sp., <i>Poecilanthe effusa</i> , <i>Swartzia</i> sp., <i>Vismia</i> sp.	Harley <i>et al.</i> , 2004
Sítio do ABRACOS - RO	folha	<i>Spondias mombin</i> , <i>Astrocaryum aculeatissimum</i> , <i>Attalea phalerata</i> , <i>Mauritia</i> sp., <i>Protium heterophyllum</i> , <i>Bauhinia</i> sp., <i>Ficus</i> sp., <i>Psidium</i> sp., <i>Syzygium jambolana</i> , <i>Amburana</i> sp.	Harley <i>et al.</i> , 2004

Além do fato de que nem todas as espécies emitem isopreno, é necessário considerar que há variação sazonal na emissão. Barkley *et al.* (2009), por meio de análise de dados de satélites e correlações com dados observacionais, sugeriram a sazonalidade da emissão de isopreno na Amazônia a partir da quantificação do formaldeído (HCHO), que é um produto da oxidação do isopreno na atmosfera. Neste trabalho, demonstraram que a emissão de isopreno é maior na estação seca. Os autores também sugerem diminuição acentuada na emissão durante a transição da estação chuvosa para a seca, discutindo que a diferença seria, pelo menos em parte, resultado da fenologia foliar e mudanças na biomassa foliar neste período. Adicionalmente, estudos sugerem, a partir de resultados obtidos com dados de satélite, que o índice de área foliar (IAF) pode decrescer 25% durante o ano em 60% da Bacia Amazônica (Myneni *et al.*, 2007). Esta sazonalidade no IAF pode exercer influência na emissão, pois, mudanças sazonais na idade da folha e densidade da biomassa da folha também influenciam em variações sazonais nas emissões de COVs biogênicos (Guenther *et al.*, 1999).

A partir do Índice de Vegetação EVI (*Enhanced Vegetation Index* – Índice de Vegetação Reforçado), estimativas dão conta que durante a estação seca a vegetação parece mais “verde” na região leste da Bacia Amazônica, o que sugere que a atividade fotossintética é otimizada neste período (Huete *et al.*, 2006). Correlacionando esses resultados com medidas de NEE (*Net Ecosystem Exchange* – Trocas líquidas do ecossistema), os autores concluíram que há maior absorção de CO<sub>2</sub> durante a estação seca. Deste modo, puderam sugerir que a atividade fotossintética possivelmente é condicionada, em maior parte, pela quantidade de radiação solar ao invés da disponibilidade de água, já que no período seco a radiação solar disponível à superfície é maior do que na estação chuvosa.

Estudos relacionaram a emissão de isopreno à assimilação de carbono, demonstrando maiores valores na estação seca do que na chuvosa para *Hymenaea courbaril*, em Rondônia (Kuhn *et al.*, 2002; 2004a). Adicionalmente, outro estudo para esta espécie foi relacionado não somente à luz e temperatura, mas também, à fase de desenvolvimento foliar, pois medidas realizadas na estação seca em folhas jovens, maduras e senescentes, e na estação chuvosa em folhas maduras, apresentaram resultados que indicam baixa emissão de isopreno nas folhas jovens e senescentes, e

alta nas folhas maduras, especialmente nas folhas maduras da estação seca (Kuhn *et al.*, 2004b).

Trostdorf *et al.* (2004), em trabalho realizado em dois locais da Floresta Nacional do Tapajós em Santarém-PA, coletaram amostras de isopreno em duas alturas acima do dossel e analisaram a sazonalidade das concentrações. Os resultados demonstraram que as concentrações de isopreno em ambos os locais variou sazonalmente, evidenciando maiores concentrações de isopreno durante a estação seca como apresentado em outros trabalhos.

Deste modo, de acordo com o contexto acima descrito, a variação sazonal de emissão de isopreno parece estar também relacionada à fenologia foliar, e tratando da produção de isopreno como fortemente correlacionada à fotossíntese, é de se esperar que as condições que otimizam o processo de fotossíntese, também, favoreçam a produção e emissão de isopreno. Em outras palavras, a disponibilidade de radiação solar, mais o favorecimento de altas temperaturas e possível ocorrência de folhas de amadurecimento recente no período seco na Amazônia, parece reunir as condições de maior potencial para a atividade fotossintética, bem como a produção e emissão de isopreno. Assim, pesquisas feitas com espécies amazônicas, relacionando a emissão de isopreno aos fatores ambientais e desenvolvimento foliar, podem contribuir para o detalhamento de modelos regionais ou globais de emissão deste composto, além de contribuírem para o fechamento dos cálculos de emissão de carbono.

## **2.6. Importância da espécie *Eschweilera coriacea* (DC.) S. A. Mori (Matamatá-verdadeira) na Amazônia e para a emissão de isopreno**

Do ponto de vista botânico, existem aproximadamente 20 gêneros e 292 espécies da família Lecythidaceae A. Rich., dos quais dez gêneros e 204 espécies são encontrados nas Américas. O gênero mais numeroso é o *Eschweilera*, com 85 espécies conhecidas, onde pouco mais de 50% das espécies neotropicais deste gênero são vistas na Amazônia, sobretudo na Amazônia Central e, em particular, nas florestas do Rio Negro (Mori, 2001).

Outro estudo realizado na Amazônia central, na Reserva Biológica do Cuieiras, demonstrou que a família que apresentou maior número de indivíduos foi a

Lecytidaceae (Carneiro, 2004). O gênero que mais se destaca em número de espécies ocorrentes na área estudada é o *Eschweilera*, com 20 espécies, tendo como destaque *Eschweilera coriacea* (DC.) S.A.Mori, *Eschweilera truncata* A.C.Sm. e *Eschweilera wachenheimii* (Benoist) Sandwith; as três estão distribuídas nas áreas de baixio e platô, mas são mais ocorrentes na área de platô. Adicionalmente, Souza (2008) em pesquisa também realizada na Reserva do Cuieiras, na área de platô do km 34, destacou que as espécies da família Lecythydaceae são muito ocorrentes na área, como também, o gênero *Eschweilera* e a espécie *E. coriacea*.

Segundo Oliveira (2000) é difícil apontar espécies que, de uma maneira geral, apresentem relevante importância na estrutura das florestas de terra-firme na Amazônia. Entretanto, por meio da análise de vários estudos já realizados, *E. coriacea* (*E. odora* (Poepp. Ex O. Berg) Miers) é uma das poucas espécies que apresentam grande densidade em diferentes sítios na região. Isto foi evidenciado em outras regiões da Amazônia (região do rio Urucu-AM e Cahoeira Porteira –PA), devido aos maiores valores no índice de valor de importância para a espécie *E. coriacea* (Lima filho *et al.*, 2001; 2004); e na Reserva Ducke *E. coriacea* foi registrada como uma das mais dominantes (Tello, 1994).

Sumarizando vários trabalhos com *E. coriacea*, foi destacada a ocorrência desta espécie dentro da família Lecythydaceae e classificada como uma espécie arbórea de dossel que atinge alturas entre 35 e 40 m (Mori e Cunha, 1995). Os autores ainda ressaltam a representatividade da mesma em um inventário feito em 100 hectares na Amazônia Central que demonstrou a ocorrência de 1519 árvores de *E. coriacea* dentre 7.791 árvores inventariadas. Ademais, apontam que a espécie é mais comumente encontrada em florestas não inundadas (terra firme) sobre encostas e vales (baixio) e menos encontrada em florestas inundadas (várzea e igapó). A distribuição da mesma ocorre desde o leste o Panamá e noroeste da Colômbia até as Guianas e a Amazônia brasileira (Figura 3).

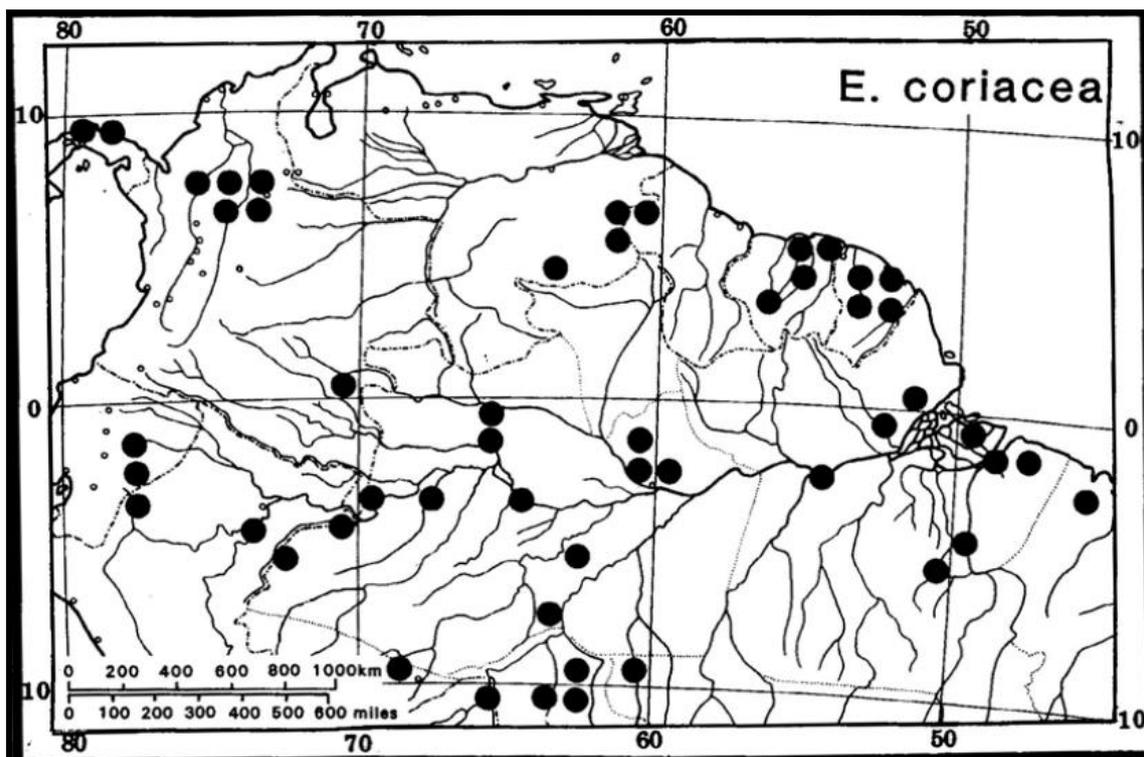


Figura 3: Distribuição da espécie *E. coriacea* (Fonte: Mori & Cunha, 1995).

Ainda em relação à importância do gênero *Eschweilera*, este foi destacado como relevante emissor de isopreno em todos os indivíduos amostrados (Harley *et al.*, 2004)

Deste modo, devido à relevante ocorrência do gênero *Eschweilera* na região estudada e, por conseguinte, da espécie *E. coriacea*, esta foi identificada como sendo adequada para este estudo sobre a emissão de isopreno.

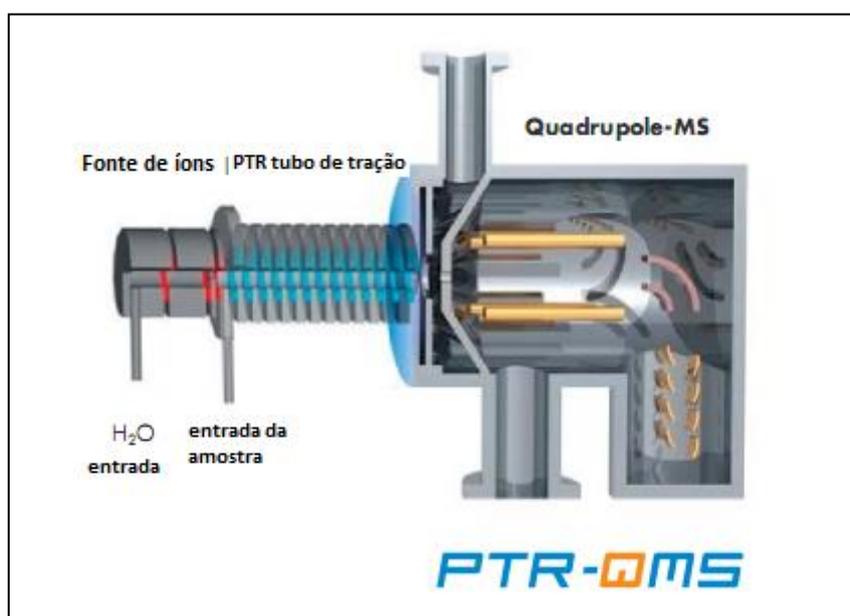
## 2.7. Descrição do funcionamento do instrumento para a análise de emissão de isopreno

Para a análise das amostras foi utilizado um PTR-MS (*Proton Transfer Reaction – Mass Spectrometry*: Reação por Transferência de Prótons – Espectrômetro de Massas). O PTR-MS tem como princípio analítico uma suave ionização química dos COVs realizada por meio da transferência de prótons de íons de hidrônio ( $H_3O^+$ ). Posteriormente, a detecção do composto é feita por meio do quadrupólo do espectrômetro de massas (QEM) e do multiplicador de elétrons secundários (MES). Este instrumento é utilizado para pesquisas realizadas com COVs porque possui detecção até limites de concentração muito baixos.

A geração dos íons reagentes primários ( $\text{H}_3\text{O}^+$ ) e a ionização química dos COVs são processos individualmente controlados e espacialmente separados (Figura 4). Isto conduz a condições constantes e bem definidas no tubo de tração, fazendo com que a determinação das concentrações seja bastante precisa sem o uso de um gás padrão. Os íons de  $\text{H}_3\text{O}^+$  não reagem com a maioria dos componentes presentes no ar puro (*e.g.*  $\text{N}_2$ ,  $\text{O}_2$ , Ar,  $\text{CO}_2$ , etc.) pelo fato destes possuírem baixa afinidade na transferência de prótons.

O PTR-MS não dilui amostras com baixas concentrações em um gás carreador e, pelo fato de não possuir um filtro de massa entre a fonte de íons e o tubo de tração, não perde íons precursores em seu trajeto como acontece em outras tecnologias, por assim ser, o PTR-MS é muito sensível para gases traço em uma amostra de ar.

A transferência de prótons de  $\text{H}_3\text{O}^+$  é um método de ionização suave, o qual mantém as taxas de fragmentação muito baixas, minimizando coincidências no espectro de massas e melhorando a capacidade de identificação. Uma das maiores vantagens do PTR-MS é que as amostras não precisam ser preparadas antes da análise (*e.g.* pré-concentração ou processos de separação química).



**Figura 4:** Esquema representativo do PTR-MS adaptado de Ionicon, Austria, 2010.

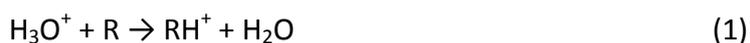
Abaixo segue a descrição da função de cada região do PTR-MS:

*Fonte de íons:* local onde ocorre a produção de íons de  $\text{H}_3\text{O}^+$  em níveis altamente puros (> 99%). O processo decorre da quebra de moléculas de vapor d'água (destilada) ( $\text{H}_2\text{O}$ ) por meio de uma descarga de um cátodo, sendo os fragmentos recombinados para a formação de íons de água protonada ( $\text{H}_3\text{O}^+$ ) que, em seguida, são injetados diretamente no PTR tubo de tração.

*PTR tubo de tração:* local onde os COVs da amostra de ar sofrem (majoritariamente) transferência de prótons não dissociativa de íons de  $\text{H}_3\text{O}^+$ ;

*Sistema de análise - quadrupólo:* local onde há um filtro de massas quadrupolar que em conjunto com um multiplicador de elétrons secundários permite a separação das massas e detecção dos íons, respectivamente.

O processo fundamental de funcionamento do PTR-MS segue a seguinte equação:



Isto significa que a água protonada ( $\text{H}_3\text{O}^+$ ) interage com o COV (R). Durante esta reação um próton da molécula do hidrônio é transferido para a molécula do COV, o que conduz a uma protonada e, portanto, ionizada molécula ( $\text{RH}^+$ ) e uma molécula neutra de água ( $\text{H}_2\text{O}$ ). A reação de transferência de próton (eq. 1) é energeticamente possível para todos os COVs com próton afinidade maior que da água (166,5 kcal/mol). Para uma eficiente ionização nesta reação é necessário um abundante suprimento de  $\text{H}_3\text{O}^+$ .

O processo pelo qual ocorre a ionização realizada no PTR tubo de tração é descrito nas seguintes equações:

$$[\text{RH}^+] = [\text{H}_3\text{O}^+]_0 (1 - e^{-k[\text{R}]t}) \quad (2)$$

O que poder ser aproximado para:

$$[\text{RH}^+] \approx [\text{H}_3\text{O}^+]_0 [\text{R}]kt \quad (3)$$

e se

$$[\text{RH}^+] \ll [\text{H}_3\text{O}^+]_0 \approx [\text{H}_3\text{O}^+] = \text{constante} \quad (4)$$

Nas equações (3) e (4)  $[\text{RH}^+]$  representa a densidade dos COVs protonados,  $[\text{H}_3\text{O}^+]_0$  representa a densidade dos íons precursores (na ausência de reagentes [R]), k

é o coeficiente de reação e  $t$  é o tempo médio despendido pelos íons na região da reação.

A aproximação da equação (3) é justificada apenas se o termo  $[R]kt$  é pequeno, ou seja, se apenas uma fração pequena de íons reage no tubo de tração. Esta equação apresenta que, sob estas condições,  $[RH^+]$  é linearmente proporcional a  $[R]$  e  $[H_3O^+]$ , o que também justifica a aproximação da equação (4), pois apenas moléculas com uma afinidade de prótons maior do que a afinidade de prótons da água sofrem uma reação de transferência de prótons. Como a maioria dos constituintes do ar ambiente tem uma menor afinidade de prótons do que a água, o ar por si só age como um gás carreador e apenas COVs, que geralmente apresentam-se em densidade muito baixas, são ionizados.

O analisador de massas e sistema de detecção (filtro de massa quadrupolar e MES) do PTR-MS detectam correntes que são proporcionais ao  $[RH^+]$  e ao  $[H_3O^+]$ . O tempo médio ( $t$ ) pode ser calculado pelos parâmetros do sistema (voltagem de tração, pressão, temperatura, etc.) e o coeficiente de reação ( $k$ ) pode ser encontrado na literatura para muitas substâncias, alternativamente, pode ser calculado ou determinado experimentalmente. Sabendo todas as variáveis necessárias (eq. 2) é possível calcular as concentrações de COVs do volume de ar medido sem que seja necessário um gás padrão, por meio da equação:

$$\text{Concentração}_{[\text{ppbv}]} = C * \frac{[RH^+]}{[H_3O^+]} \quad (5)$$

A equação (5) segue a forma mais generalista para cálculos de concentração (razão de mistura), onde a constante  $C$  inclui  $k$ ,  $t$  e uma conversão de fator para ppbv, bem como a taxa das intensidades do sinal.

Todas as informações supracitadas têm como referência o disposto pela empresa responsável pelo instrumento - IONICON Analytik Gesellschaft m.b.H., Austria ([www.ptrms.com](http://www.ptrms.com)).

### 3. Objetivo Geral

---

Investigar a emissão de isopreno e fotossíntese em *Eschweilera coriacea* em diferentes fases foliares, sob condições variáveis de temperatura e de luz, em Floresta Primária de Terra Firme da Amazônia Central.

#### 3.1. Objetivos Específicos

1 - Identificar e quantificar a emissão de isopreno e fotossíntese da espécie *Eschweilera coriacea* em folha madura tardia (FMT), folha velha (FV) e folha madura recente (FMR);

2 - Identificar a irradiância de saturação e a temperatura ótima da emissão de isopreno e fotossíntese em folha madura tardia (FMT), folha velha (FV) e folha madura recente (FMR);

3 - Analisar o efeito da variação da irradiância e temperatura sobre a fotossíntese e emissão de isopreno em folha madura tardia (FMT), folha velha (FV) e folha madura recente (FMR);

4 - Analisar a correlação de emissão de isopreno com a fotossíntese em folha madura tardia (FMT), folha velha (FV) e folha madura recente (FMR);

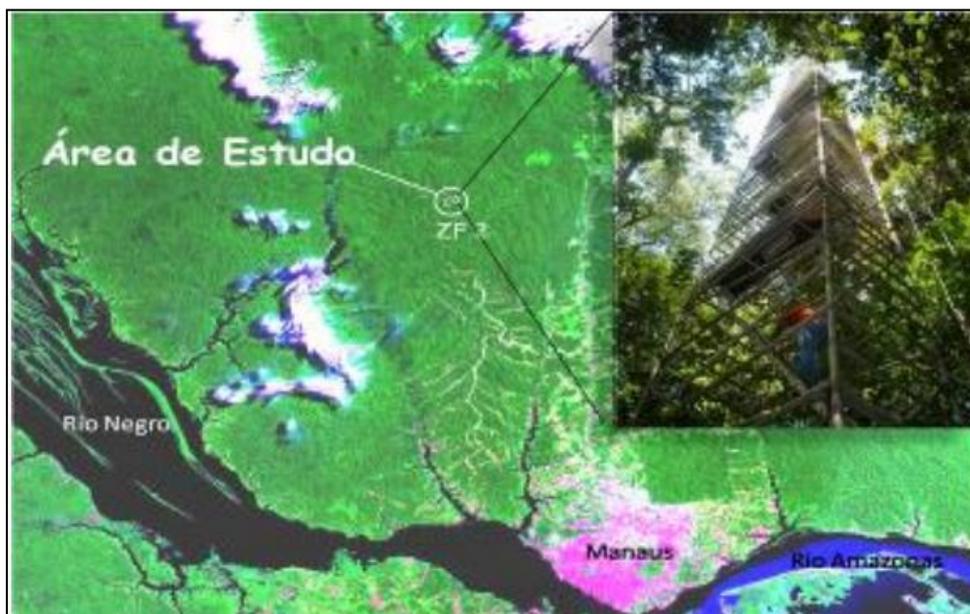
## 4. Material e Métodos

---

### 4.1. Caracterização da Área de Estudo

#### 4.1.1. Localização

A área investigada corresponde a uma região de platô situada na Reserva Biológica do Rio Cuieiras pertencente ao Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Esta reserva possui área de 22.735 ha e está localizada a 60 km ao Norte de Manaus (Figura 5) (Andreae *et al.*, 2002). A reserva é acessada por uma estrada vicinal a Oeste do km 50 da rodovia BR-174 (Manaus-Caracas), e o platô está localizado próximo ao km 34 desta estrada a 130 m de altitude, onde há uma torre de medidas micrometeorológicas (Latitude: 2° 36' 32,67" S; Longitude: 60° 12' 33,48" W) do LBA.



**Figura 5:** Localização do sítio experimental da Reserva Biológica do Cuieiras, Manaus-AM. Em destaque pode ser vista a torre de medidas micrometeorológicas do LBA.

#### 4.1.2. Clima

Segundo a classificação de Köppen, o clima da Amazônia é do tipo “Amw”, caracterizado como quente e úmido, apresentando temperatura, precipitação e umidade relativa (média em torno de 80%) elevadas.

Para a área de estudo a precipitação anual é cerca de 2400 mm, exibindo período chuvoso caracterizado entre os meses dezembro e abril, e um período seco entre os meses junho e setembro, sendo que os meses do período do seco apresentam precipitação inferior a 100 mm por mês. A temperatura média do ar varia entre 26°C (em abril) e 28°C (em setembro) (Araújo *et al.*, 2002).

#### **4.1.3. Relevo e Solo**

O relevo é constituído por vários platôs intercalados por vales onde ocorrem vários igarapés, compondo rica rede de escoamento. A diferença de altura entre vales e platôs é de cerca de 60 m (Chauvel, 1982; Araújo *et al.*, 2002). O tipo de solo predominantemente ocorrente nesta área é o Latossolo Amarelo Álico, argiloso e ocupa as superfícies do platô. Este solo é constituído pelos sedimentos terciários do Grupo Barreiras, que são constituídos de minerais tais como a caulinita, o quartzo, os óxidos e hidróxidos de ferro e alumínio (Chauvel, 1982).

#### **4.1.4. Vegetação**

A vegetação é típica de floresta tropical primária não perturbada com elevada diversidade florística, cujo dossel atinge alturas entre 30-40m, compreendendo a ocorrência de, aproximadamente, 324 espécies e 174 gêneros por ha (Jardim & Hosokawa, 1987). Em inventário realizado no platô do km 34 foram identificados 670 indivíduos, distribuídos em 48 famílias, 133 gêneros e 245 espécies (Oliveira *et al.*, 2002b). O dossel da vegetação é uniforme e possui aspecto rugoso, apresentando copas globosas, próximas umas das outras, o que resulta em reduzida incidência radiação de ondas curtas nos estratos inferiores e no solo da floresta (Oliveira *et al.*, 2008).

## **4.2. Determinação das trocas gasosas em diferentes níveis de irradiância**

A determinação da curva de resposta da fotossíntese a irradiância ( $A_n-I$ ) (curvas de luz) foi realizada em três folhas em fases fenológicas diferentes: folha madura tardia (FMT), folha velha (FV) e folha madura recente (FMR), completamente expandidas e situadas no terço superior da copa (topo do dossel) de um indivíduo da

espécie *E. coriacea*. As medidas foram realizadas entre 8 e 12h utilizando-se um analisador de gás infravermelho (IRGA) modelo LI-6400 (Li-cor, USA) equipado com uma fonte de luz 6400-02B *Red Blue*. As curvas  $A_n$ -I foram realizadas usando-se a rotina das “curvas de luz” do software OPEN 3.4, modificada para gravar os dados de fotossíntese em 11 níveis de irradiância (0, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500, 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). O tempo de adaptação permitida para a realização da leitura em cada nível de irradiância foi decorrente da estabilidade da leitura, conforme o ajuste de irradiância aplicado. Juntamente com as respostas de  $A_n$  foram também determinadas as respostas das taxas de condutância estomática ( $g_s$ ), de transpiração (E) e de respiração no escuro ( $R_d$ ).

O equipamento (Li-6400) foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400  $\mu\text{mol s}^{-1}$ , temperatura foliar, concentrações de  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$ , dentro da câmara foliar, em torno de  $30\pm 1^\circ\text{C}$ ,  $380\pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$  e  $21\pm 3 \text{mmol mol}^{-1}$ , respectivamente. Para alcançar a copa da árvore de dossel e efetuar as medidas das trocas gasosas dos indivíduos utilizou-se estruturas metálicas ancoradas com cordas (Santos Jr., 2008).

#### 4.2.1. Ajuste da “curva de luz”

O modelo da hipérbole retangular foi usado para ajustar a curva de resposta fotossintética à intensidade luminosa ( $A_n$ -I) (Thornley, 1976).

$$A_n = \alpha I (A_{n\text{máx}} + R_d) / [\alpha I + (A_{n\text{máx}} + R_d)] - R_d \quad (6)$$

Onde, I é a irradiância (PPFD - densidade de fluxo de fótons fotossintéticos);  $A_n$  é a fotossíntese líquida;  $A_{n\text{máx}}$  é a fotossíntese líquida máxima (estimada pelo modelo);  $R_d$  é a respiração no escuro correspondente ao valor de  $A_n$  quando  $I = 0$ ; e  $\alpha$  é o rendimento quântico aparente da fotossíntese (estimado pelo modelo). Cada curva  $A_n$ -I foi ajustada usando o algoritmo de Levenberg-Marquardt com base na rotina do programa Statistica 6.0 (Statsoft, 2003). A irradiância de compensação de luz ( $I_c$ ; PPFD no qual  $A_n=0$ ) foi calculada pela fórmula  $I_c=R_d/\alpha$ , e a irradiância de saturação a luz ( $I_s$ ; PPFD no qual  $A_n \text{ Sat} = 90\% A_n \text{ Máx}$ ) foi estimada como:

$$I_s = [(A_{n\text{máx}} + R_d) / \alpha] \ln \{ -[(0,9 A_{n\text{máx}} + R_d) / (A_{n\text{máx}} + R_d)] + 1 \} \quad (7)$$

A E e  $g_s$  foram ajustadas pelas equações abaixo:

$$E = E_0 + aI^b \quad (8)$$

$$g_s = g_{s0} + aI^b \quad (9)$$

onde  $E_0$  e  $g_{s0}$  representam a transpiração e a condutância estomática em 0 de irradiância ( $I$ ), respectivamente; e  $a$  e  $b$  são constantes da equação (Santos Jr., 2008).

A eficiência do uso da água (EUA) foi determinada pela razão entre a fotossíntese líquida e a transpiração ( $EUA = A_n/E$ ) (Prado *et al.*, 2004).

A quantidade de irradiância incidente que excedeu a quantidade de luz que as plantas foram capazes de utilizar no processo fotossintético ( $\varphi$ ) foi calculada conforme Nishio (2000):

$$\varphi = (I/A_n) * \alpha \quad (10)$$

### 4.3. Determinação das trocas gasosas em diferentes níveis de temperatura

As mensurações das curvas de resposta da fotossíntese à temperatura foliar ( $A_n-T$ ) foram realizadas em três folhas em fases fenológicas diferentes: folha madura tardia (FMT), folha velha (FV) e folha madura recente (FMR), completamente expandidas e situadas no terço superior da copa (topo do dossel) de um indivíduo da espécie *E. coriacea*. As curvas  $A_n-T$  foram coletadas entre 8 e 12 h utilizando-se IRGA modelo LI-6400 (Li-cor, USA). As curvas  $A_n-T$  foram determinadas manualmente provocando o aumento da temperatura foliar. Cada curva de temperatura foi determinada considerando-se o tempo para a estabilização da taxa fotossintética, assim, os níveis de temperatura variaram, aproximadamente, de 25°C a 45°C, com intervalos de 2,5°C - para as temperaturas maiores que 30°C as coletas foram realizadas 15 min depois da estabilização.

O equipamento foi ajustado para trabalhar com fluxo de 400  $\mu\text{mol s}^{-1}$ , concentrações de  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$ , dentro da câmara foliar, em torno de  $380 \pm 4 \mu\text{mol mol}^{-1}$  e  $21 \pm 3 \text{ mmol mol}^{-1}$ , respectivamente, e as folhas foram expostas a uma irradiância de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Santos Jr., 2008).

#### 4.3.1. Ajuste da “curva de temperatura”

Os dados de fotossíntese provenientes das curvas de resposta a temperatura foram utilizados para determinar a dependência da mesma. O modelo quadrático foi utilizado para descrever os dados obtidos das curvas  $A_n$ -T (Santos Jr., 2008), a saber:

$$A_n = aT^2 + bT + c \quad (11)$$

No qual  $A_n$  representa a fotossíntese líquida em determinada temperatura (T) em °C; e  $a$ ,  $b$  e  $c$  são as constantes do modelo.

Quanto aos dados de transpiração (E) e de condutância estomática ( $g_s$ ), o modelo polinomial de terceira ordem foi utilizado para descrever as curvas de resposta a temperatura (Santos Jr., 2008):

$$E = aT^3 + bT^2 + cT + d \quad (12)$$

e

$$g_s = aT^3 + bT^2 + cT + d \quad (13)$$

No qual E representa a transpiração e  $g_s$  representa a condutância em determinada temperatura (T) em °C; e  $a$ ,  $b$ ,  $c$  e  $d$  são as constantes do modelo. As curvas  $A_n$ -T, E-T e  $g_s$ -T foram modeladas utilizando-se o programa Statistica 6.0 (Statsoft, 2003), e a partir da análise dos pontos dos gráficos fornecidos foram extraídos os valores de temperatura ótima para fotossíntese ( $TA_{n\ opt}$ ), transpiração ( $TE_{opt}$ ) e condutância ( $Tg_{s\ opt}$ ); e a fotossíntese ( $A_{n\ opt}$ ), a transpiração ( $E_{opt}$ ) e a condutância estomática ( $g_{s\ opt}$ ) na temperatura ótima.

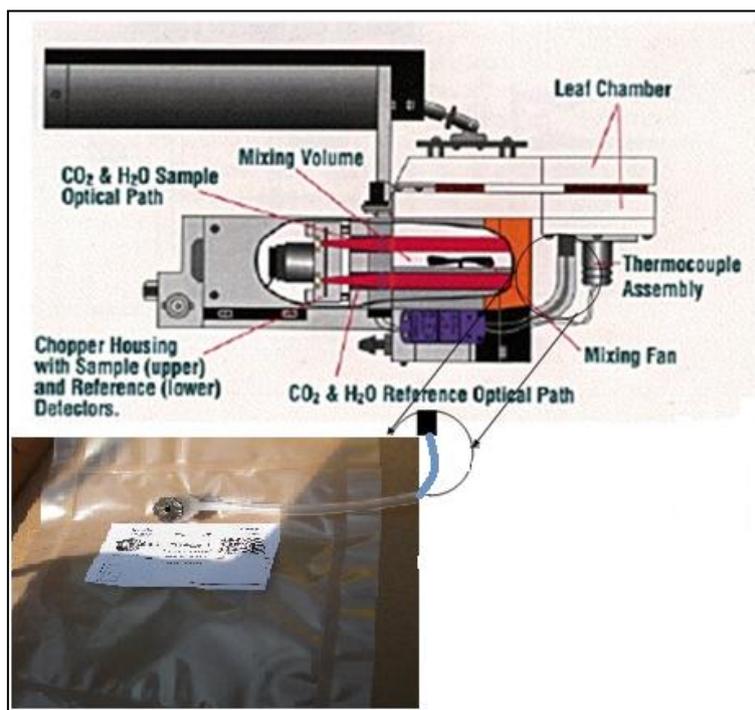
#### 4.4. Determinação da emissão de isopreno

##### 4.4.1. Procedimentos de coleta

As medidas para a determinação da emissão de isopreno foram realizadas utilizando-se do aparelho IRGA (LI-6400). Para a utilização deste instrumento, alguns ajustes foram feitos. No IRGA há um tubo plástico que sai da câmara foliar e que se volta para a parte inferior do instrumento (válvula de partida). No momento da coleta este tubo foi retirado, de modo que foi possível a introdução de outro tubo de *Teflon*

conectado a *sample bag*<sup>2</sup> (figura 6). O fluxo de gases emitidos pela planta foi, então, desviado para o compartimento acessório para coleta. Nesta, foram armazenados, aproximadamente, 0,4 litros de amostra, cujo tempo despendido para o armazenamento foi de cerca de um minuto. O fluxo de ar que entra na câmara foliar foi filtrado por meio de um filtro de carvão para hidrocarbonetos e ozônio, com a finalidade de purificar o ar para que não houvesse influências nas amostras obtidas diretamente da planta.

A fim de se obter a emissão de isopreno para a espécie *E. coriacea* a coleta foi feita nas mesmas três folhas em que foram realizadas a determinação das trocas gasosas, seguindo os mesmos parâmetros de ajuste do IRGA para temperatura, irradiância, fluxo na câmara foliar e concentrações de CO<sub>2</sub> e H<sub>2</sub>O na câmara foliar.



**Figura 6:** Representação esquemática do ajuste implementado no analisador de gás infravermelho (LI-6400).

Para correlacionar a incidência de radiação solar à emissão de isopreno foram coletadas amostras nas folhas em nove níveis de irradiância, sendo eles: 0, 50, 100, 250, 500, 750, 1000, 1500 e 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Para cada nível de irradiância foi

<sup>2</sup> - bolsa de amostragem para o fluxo emitido da planta. A bolsa da marca SKC de *Tedlar* possui capacidade para um volume de 0,5 litros (6" X 6") e uma válvula com um ajuste de polipropileno, o qual é conectado no tubo de *Teflon*.

utilizada uma bolsa com uma amostragem de, aproximadamente, 0,4 litros. Para todos os níveis de irradiância o equipamento foi ajustado com a temperatura de  $30 \pm 1^\circ\text{C}$ . O tempo para efetuação da coleta em cada nível foi posterior ao tempo de estabilização da taxa fotossintética.

Para efetuar a correlação da emissão de isopreno com a temperatura foram coletadas amostras nas folhas que variaram, aproximadamente, de  $25^\circ\text{C}$  à  $45^\circ\text{C}$ , com intervalos de  $2,5^\circ\text{C}$ , sendo estes pontos de medida determinados de acordo com a estabilidade do aparelho. Para cada nível de temperatura a coleta foi realizada utilizando-se uma bolsa com uma amostragem de, aproximadamente, 0,4 litros. O tempo para a efetuação da coleta em cada nível foi posterior ao tempo de estabilização da taxa fotossintética, adicionalmente, para as temperaturas maiores que  $30^\circ\text{C}$  as coletas foram realizadas 15 min depois da estabilização. Para todos os níveis de temperatura o equipamento foi ajustado com PFD constante de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Antes da amostragem de isopreno, tanto em relação à luz quanto a temperatura, uma amostra (aproximadamente 0,4 litros) sem folha dentro da câmara foliar do equipamento foi realizada para corrigir os possíveis efeitos de dessorção de impurezas do sistema amostral ou provenientes do ar ambiente que não foram filtradas - esta amostra foi denominada como "amostra em branco".

Para a reutilização das bolsas de amostragem, antes de cada coleta, cada bolsa foi condicionada a um fluxo de nitrogênio puro por três vezes. Isto teve por objetivo reduzir os efeitos de impurezas ocasionados por amostragens anteriores.

#### **4.4.2. Análise das amostras**

Utilizando-se o instrumento descrito na seção 2.7., a análise de isopreno foi realizada conectando-se as bolsas de amostragem à entrada de amostra do tubo de tração do PTR-MS (Figura 4); cada amostra foi analisada durante cerca de 3 min.

##### **4.4.2.1.. Cálculo do volume da razão de mistura de isopreno**

Para este estudo, a determinação da razão de mistura de isopreno das amostras foi realizada em decorrência do processo de calibração do PTR-MS, que foi realizado duas vezes, baseando-se na injeção de isopreno com uma concentração

conhecida na entrada de amostra do PTR-MS e na detecção de hidrônio e isopreno protonado pelo MES. Assim, o fator C (eq. 5) foi determinado pelo coeficiente angular da reta obtida pela regressão entre as concentrações de isopreno, cujos volumes conhecidos foram injetados no PTR-MS, e a razão normalizada entre as intensidades das correntes deste composto protonado e do hidrônio detectadas pelo MES. As regressões realizadas para a calibração se mostraram significantes, apresentando  $r^2$  iguais a 0,97 e 0,92, respectivamente.

Considerando o fato de que há a transferência de prótons de  $\text{H}_3\text{O}^+$  para o composto estudado, a concentração de isopreno para a efetuação do cálculo de razão de mistura foi baseada na corrente provocada pela massa do isopreno ( $\text{C}_5\text{H}_8$ ) mais um próton, isto é, o isopreno protonado (69 m/z). Geralmente, o sinal do íon primário detectado é o de 21 (m/z), ou seja, o valor de  $\text{H}_3\text{O}^+$  com o isótopo  $^{18}\text{O}$  é medido ao invés do  $\text{H}_3\text{O}^+$  com o isótopo  $^{16}\text{O}$ . Deste modo, a taxa da corrente (counts/s) dos íons primários foi calculada usando a relação  $(\text{H}_3\text{O}^+) = (\text{M19}) = 487 \times (\text{M21})$ , onde o fator 487 foi determinado pela razão isotópica incluindo o hidrogênio e os isótopos de oxigênio<sup>3</sup>. Isto se deve ao fato de que há uma concentração muito maior de  $\text{H}_3\text{O}^+$  com o isótopo  $^{16}\text{O}$  que  $\text{H}_3\text{O}^+$  com o isótopo  $^{18}\text{O}$ , logo, esta alta concentração poderia danificar o MES, reduzindo significativamente o tempo de vida do mesmo (Taipale *et al.*, 2008).

Em suma, o cálculo do volume da razão de mistura do isopreno foi baseado na equação 5, onde o fator C foi determinado pela calibração e as intensidades das correntes de  $\text{RH}^+$  e  $\text{H}_3\text{O}^+$  foram detectadas pelo MES, considerando a relação isotópica entre o  $^{18}\text{O}$  e  $^{16}\text{O}$  para a obtenção da corrente de  $\text{H}_3\text{O}^+$ .

#### 4.4.2.2. Determinação das unidades de emissão de isopreno

Para a determinação das unidades do fluxo de isopreno emitido pela folha utilizou-se a equação abaixo:

$$F = R_{ppbv} \times \frac{Q}{A} \quad (14)$$

<sup>3</sup> Razão isotópica: Isotope Pattern Calculator v4.0: <http://www.geocities.com/junhuayan/pattern.htm>, access: 15 October 2010.

onde  $F$  ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) é o fluxo de isopreno emitido pela folha;  $R_{ppbv}$  ( $\text{nmol mol}^{-1}$ ) é a concentração de isopreno na amostra, de acordo com o obtido na equação (5);  $Q$  é o fluxo de saída da câmara foliar determinado pelo IRGA, que corresponde a  $400 \mu\text{mol s}^{-1}$ ; e  $A$  representa a área de cobertura da câmara foliar, que é dada por  $6 \text{ cm}^2$  ( $6 \times 10^{-4} \text{ m}^2$ ). Utilizando-se desta equação, a unidade de emissão de isopreno foi dada em  $\text{nmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

A conversão da emissão de isopreno para unidade de massa foi determinada pela massa foliar específica (MFE). Para isso, foram retirados dez discos foliares com área conhecida ( $2,83 \text{ cm}^2$ ), que foram acondicionados em sacos de papel e levados ao laboratório para serem submetidos à estufa ( $65^\circ\text{C}$ ) por um período de 72h, então, a massa foliar específica foi determinada pela razão da massa foliar seca pela área foliar dos discos. A unidade de emissão de isopreno foi dada em  $\mu\text{g g}^{-1} \text{h}^{-1}$ , e carbono emitido por meio de isopreno foi dado por  $\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ .

#### 4.4.3. Modelo de resposta da emissão de isopreno a luz

Para modelar a emissão de isopreno em relação à luz, o algoritmo proposto por Guenther *et al.* (1999) foi utilizado, o qual prediz o aumento da emissão de isopreno com o aumento de PPFD até o ponto de saturação:

$$C_L = \varepsilon_0 \frac{\alpha \times C_{L1} \times L}{\sqrt{1 + \alpha^2 \times L^2}} \quad (15)$$

onde  $\varepsilon_0$  é a emissão de isopreno na condição padrão ( $30^\circ\text{C}$  e  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),  $L$  é a intensidade de luz,  $\alpha$  ( $= 0,0027$ ) e  $C_{L1}$  ( $= 1,066$ ) são coeficientes empíricos que foram determinados por um ajuste não-linear obtido por medidas feitas em espécies de zonas temperadas e testados em espécies tropicais por Kuhn *et al.* (2004b) e Harley *et al.* (2004). A equação (15) simula um aumento, aproximadamente, linear na emissão de isopreno até o ponto de saturação e é similar às equações que têm sido usadas para modelar a dependência da fotossíntese à luz (modelo de hipérbole retangular). O coeficiente  $\alpha$  é a inclinação inicial da curva relatada na emissão de isopreno normalizada em relação à luz e é análogo à eficiência no uso quântico (sobre uma base

de incidência de luz). O coeficiente  $C_{L1}$  é uma forçante para que  $C_L$  (taxa de emissão) seja igual a 1 na condição padronizada de  $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .

#### 4.4.4. Modelo de resposta da emissão de isopreno a temperatura

Para modelar a dependência da emissão de isopreno à temperatura o algoritmo proposto por Guenther *et al.* (1999) foi utilizado, o qual tem sido usado para simular a resposta de emissão ao aumento da temperatura, relacionando a resposta da atividade enzimática:

$$\text{taxa de emissão } (T) = \frac{E_{opt} \times C_{T2} e^{C_{T1}x}}{C_{T2} - C_{T1}(1 - e^{C_{T2}x})} \quad (16)$$

$$x = \frac{\left(\frac{1}{T_{opt}}\right) - \left(\frac{1}{T_L}\right)}{R} \quad (17)$$

onde  $E_{opt}$  é a emissão ótima;  $C_{T1}$  é a energia de ativação ( $= 95 \text{ kJ mol}^{-1}$ ) e  $C_{T2}$  é a energia de desativação ( $= 230 \text{ kJ mol}^{-1}$ ), os quais são coeficientes empíricos que foram estimados por um ajuste não-linear obtido por medidas feitas em espécies de zonas temperadas;  $T_{opt}$  é a temperatura ótima de emissão (K);  $T_L$  é a temperatura foliar; e  $R$  é a constante dos gases ( $= 0,00831 \text{ kJ K}^{-1} \text{ mol}^{-1}$ ).

#### 4.5. Delineamento experimental e análises estatísticas

A seleção da espécie partiu do princípio de se estudar uma espécie de dossel que fosse bastante ocorrente na região estudada e que emitisse isopreno. Assim, tendo como base espécies emissoras de isopreno, dispostas em Harley *et al.* (2004), e inventários realizados na área da Reserva Biológica do Cuieiras (Oliveira, 2000; Carneiro, 2004; Souza, 2008), constatou-se que o gênero *Eschweilera* é o mais abundante na região, sendo destacada a espécie *E. coriacea*, e que espécies deste gênero apresentam emissão significativa. Considerando então a importância da espécie e o potencial de emissão de isopreno na mesma, foi realizado um levantamento das espécies de dossel deste gênero que ocorrem no entorno da torre micrometeorológica do LBA, no platô do km 34. Para isso, quatro transectos de 100 m

(tendo como ponto inicial a torre e direcionados para sudeste, sudoeste, nordeste e noroeste da mesma) foram delimitados, de modo que, as espécies de dossel do gênero *Eschweilera* ocorrentes ao longo destes transectos fossem inventariadas. O resultado obtido apresentou duas espécies de dossel - *E. coriacea* com cinco indivíduos e *E. truncata* com quatro indivíduos. Assim, a determinação da espécie *E. coriacea* partiu do princípio desta ser mais ocorrente em toda a bacia Amazônica (Mori & Cunha, 1995).

Inicialmente foi realizado um teste para a verificação da emissão de isopreno pela espécie *E. coriacea*. Após a confirmação da emissão, os dados foram coletados no período de transição da estação seca para chuvosa, em Outubro e Novembro de 2010. O espécime selecionado foi o mais próximo a torre, visando superar as dificuldades logísticas.

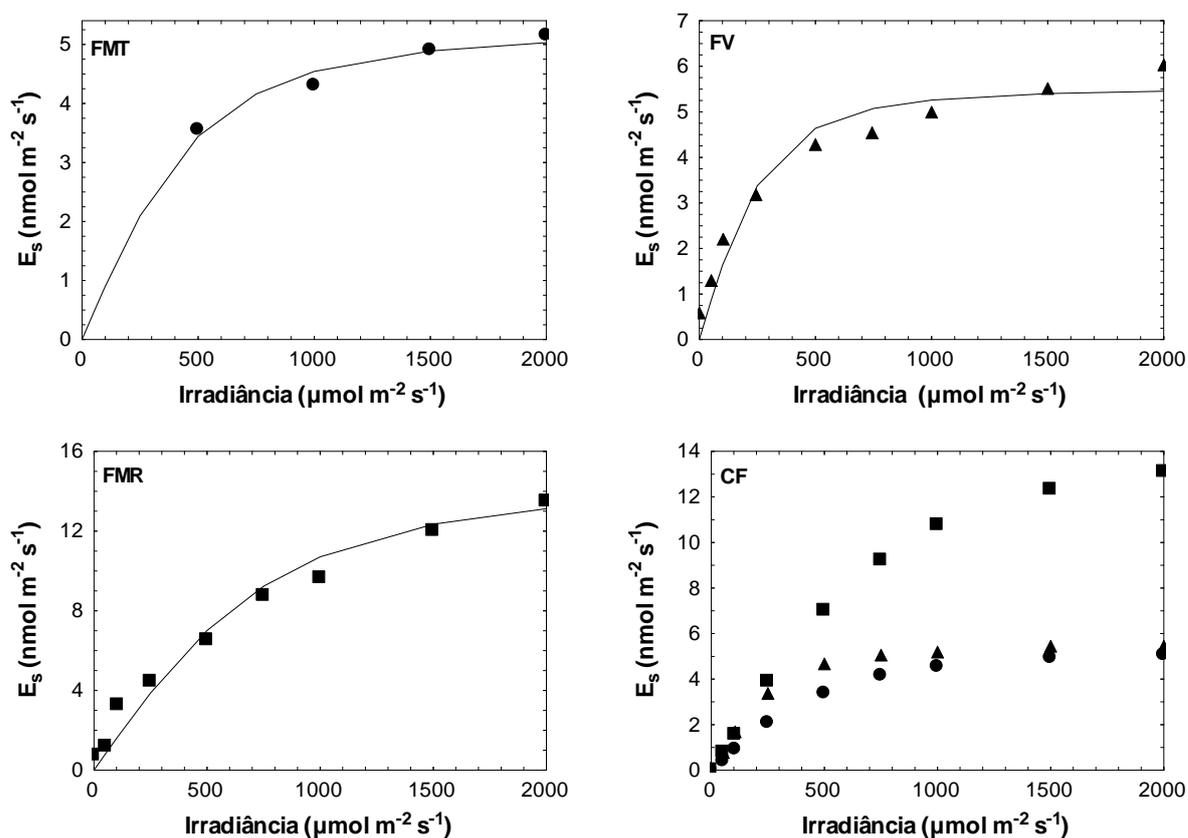
Neste espécime, foram feitas coletas em três fases fenológicas diferentes (sequencialmente: uma folha madura tardia –FMT, uma folha velha – FV e uma folha madura recente – FMR) variando luz e temperatura, em relação a emissão de isopreno e de fotossíntese. Os resultados obtidos foram submetidos à análise de regressão linear, ajustando-se as equações em ordem obedecendo aos seguintes critérios: 1) significância da regressão ajustada, 2) significância de seus coeficientes e maior coeficiente de determinação ( $R^2$ ). Os grupos de variáveis também foram submetidos a análises de correlações. Todas as análises e elaboração dos gráficos foram processados a partir do programa Statistica versão 6.0 para Windows (StatSoft Inc., 2003).

A amostragem seguiu o pressuposto de que as folhas do topo do dossel respondem pelo maior volume de emissão de isopreno (Litvak *et al.*, 1996a; Sharkey, 1996).

## 5. Resultados

### 5.1. Emissão de isopreno em diferentes níveis de luz

A emissão de isopreno com o aumento da luz apresentou-se similar ao padrão assintótico demonstrado pela curva de  $A_n-I$  ajustada pelo modelo da hipérbole retangular (HR) (Figura 7). A emissão de isopreno diferiu entre as fases fenológicas, sendo que a folha madura recente (FMR) dispôs a máxima emissão 124% maior que a folha madura tardia (FMT) e 162% maior que a folha velha (FV). As curvas de emissão de isopreno para as FMT e FV foram bastante similares, sugerindo que folhas em estádios de maturidade recentes demonstram-se mais eficientes na emissão deste composto que as folhas em estádios de maturação mais avançados (Figura 7).

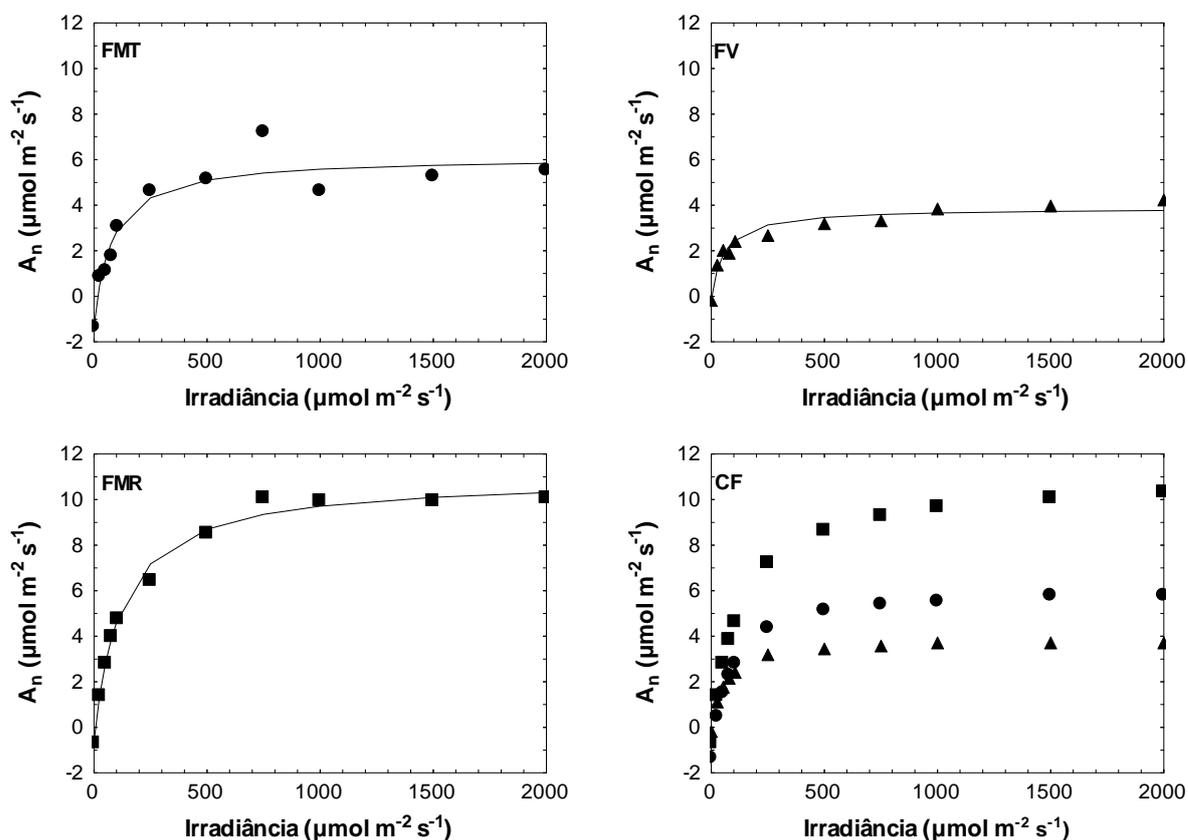


**Figura 7:** Emissão foliar de isopreno de *E. coriacea* em diferentes fases fenológicas em função de níveis crescentes de irradiância. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $E_s-I$ ) pelo algoritmo G99 (eq. 15) (—); e CF representa a comparação das curvas ( $E_s-I$ ) ajustadas pelo algoritmo G99 (eq.15).

O modelo G99 para predição da emissão de isopreno com variação de irradiância apresentou correlação significativa com os valores observados em todas as fases fenológicas, sendo os valores de  $R^2$  iguais a 0,93, 0,96 e 0,98 respectivos às FMT, FV e FMR. Vale ressaltar, que a predição realizada pelo modelo G99 para a FMT apresentou-se ligeiramente menos significativa que as demais, pela ausência de medições em irradiâncias menores que  $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , o que influenciou em predições de emissão pela FMT menores que as da FV (fato não constatado nos dados observados).

## 5.2. Fotossíntese e trocas gasosas em condições variáveis de luz

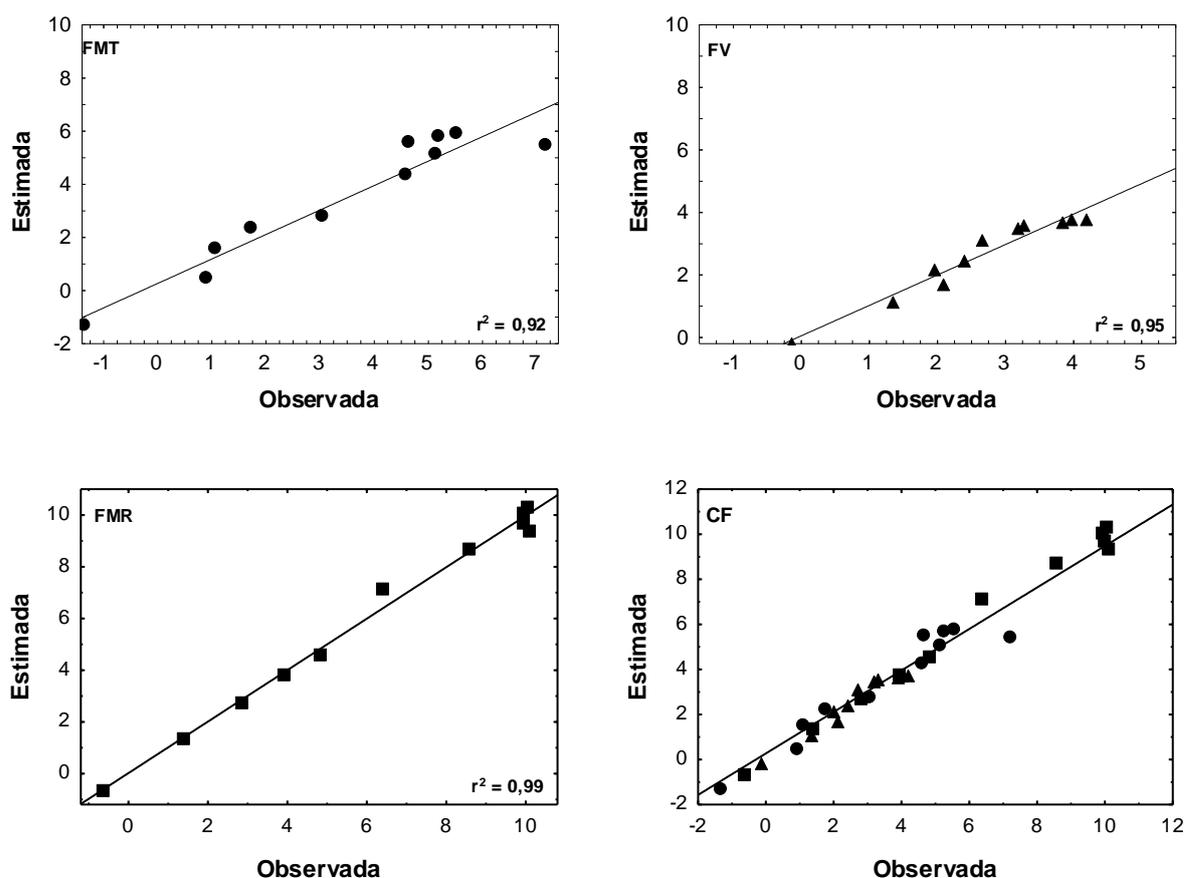
Os valores observados e ajustados pelo modelo da HR da resposta da fotossíntese líquida ( $A_n$ ) a variações na irradiância estão dispostos na Figura 8.



**Figura 8:** Resposta da fotossíntese líquida ( $A_n$ ) ao aumento da irradiância ( $I$ ) medida em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $A_n$ - $I$ ) pelo modelo da HR (—); e CF representa a comparação das curvas ( $A_n$ - $I$ ) ajustadas por este modelo para os três tipos de folhas.

A  $A_n$  apresentou uma curva de resposta assintótica ao aumento da luz. Ainda na figura acima, pôde-se observar que as medidas realizadas na FMR apresentaram valores para fotossíntese máxima ( $A_{nm\acute{a}x}$ ) 79% superior aos dispostos pela FMT e 182% superior aos apresentados pela FV.

A correlação entre a resposta da fotossíntese medida e a ajustada pelo modelo da HR apresentou alto valor de significância, o que sugere o uso adequado do modelo (Figura 9).



**Figura 9 :** Correlação de  $A_n-I$  entre os valores medidos e estimados pelo modelo da HR de folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); CF = correlações para as três fases fenológicas.

A FMR apresentou os maiores valores de  $A_{nm\acute{a}x}$  e irradiância de saturação ( $I_s$ ), sendo que nesta,  $A_{nm\acute{a}x}$  foi quase três vezes maior que para a FV, demonstrando que a FMR foi mais eficiente na assimilação de carbono e mais tolerante ao incremento irradiância (Tabela 3). A FV apresentou o menor valor de respiração no escuro ( $R_d$ ) e o menor rendimento quântico aparente ( $\alpha$ ). Quanto a irradiância de compensação ( $I_c$ ), a

FMT apresentou o maior valor e a FV apresentou o menor deste parâmetro, bem como, o menor valor de  $I_s$ , o que sugere que a FV é mais limitada ao uso de alta irradiância. Isto pode ser evidenciado pelo fato da maior quantidade de irradiância excedente à capacidade de uso ( $\varphi_{2000}$ ) ter ocorrido para a FV, ao contrário, o menor valor deste parâmetro foi apresentado pela FMR, demonstrando que esta fase da fenologia foliar apresenta-se mais eficiente no uso da luz, o que corrobora ao maior valor de fotossíntese na irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  para FMR.

**Tabela 3:** Características fotossintéticas de *E. coriacea* em função da fenologia foliar e sob condições controladas de irradiância (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

Fase Foliar	$A_{n\text{máx}}$	$R_d$	$\alpha$	$I_c$	$I_s$	$\varphi_{2000}$	$A_{n2000}$
FMT	6,13	1,32	0,09	14,15	199,5	31,9	5,85
FV	3,88	0,14	0,07	1,98	132,6	37,6	3,77
FMR	10,97	0,64	0,1	6,69	286,3	18,6	10,3

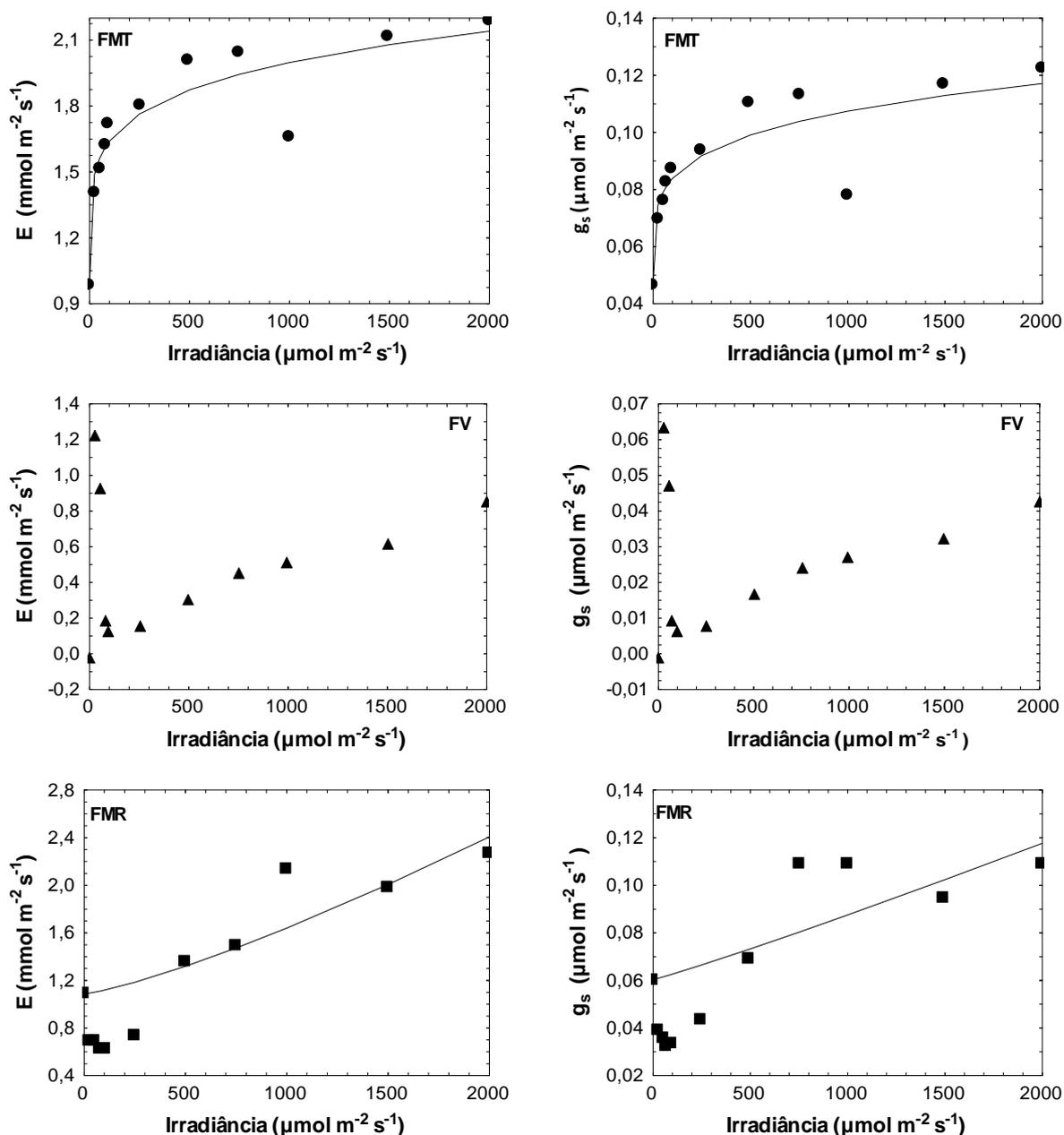
$A_{n\text{máx}}$ : fotossíntese líquida máxima;  $R_d$ : respiração no escuro;  $\alpha$ : rendimento quântico aparente da fotossíntese;  $I_c$ : irradiância de compensação de luz;  $I_s$ : irradiância de saturação de luz;  $\varphi_{2000}$ : quantidade de irradiância excedente à capacidade de uso da espécie no nível de irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ;  $A_{n2000}$ : fotossíntese no nível de irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Valores estimados pelo modelo da hipérbole retangular.

Os valores observados e ajustados das respostas da transpiração (E) e da condutância estomática às variações na irradiância estão dispostos na Figura 10. Como observado nos gráficos, tanto a transpiração quanto a condutância estomática, apresentaram um mesmo comportamento para a curva de resposta a irradiância. Todavia, estas curvas dispuseram-se de forma diferente entre as fases fenológicas, o que é ressaltado pela FV ter apresentado os menores valores para E e  $g_s$  (Tabela 4) na irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Os menores valores de E para FV proporcionaram os maiores valores de máxima eficiência do uso da água ( $EUA_{\text{Max}}$ ) e eficiência do uso da água na irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( $EUA_{2000}$ ) para a mesma. A FV também apresentou o menor valor de irradiância para a máxima eficiência do uso da água ( $I_{EUA_{\text{Max}}}$ ). De maneira geral, as respostas da fotossíntese e das trocas gasosas para a FV apresentaram-se em valores inferiores aos das FMT e FMR, sendo os resultados mais discrepantes entre a FV e FMR.

**Tabela 4:** Parâmetros de trocas gasosas em função da fenologia foliar de *E. coriacea* sob condições controladas de irradiância (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

Fase Foliar	$E_{2000}$	$g_s 2000$	$EUA_{2000}$	$EUA_{máx}$	$I_{EUA máx}$
FMT	2,19	0,12	2,54	3,52	750
FV	0,85	0,04	4,88	18,93	100
FMR	2,27	0,11	4,42	8,78	250

$E_{2000}$ : transpiração na irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $g_s 2000$ : condutância estomática na irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $EUA_{2000}$ : eficiência do uso da água na irradiância de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;  $EUA_{Máx}$ : eficiência do uso da água máxima;  $I_{EUA Máx}$ : Irradiância da máxima eficiência do uso da água. Valores resultantes das medidas.

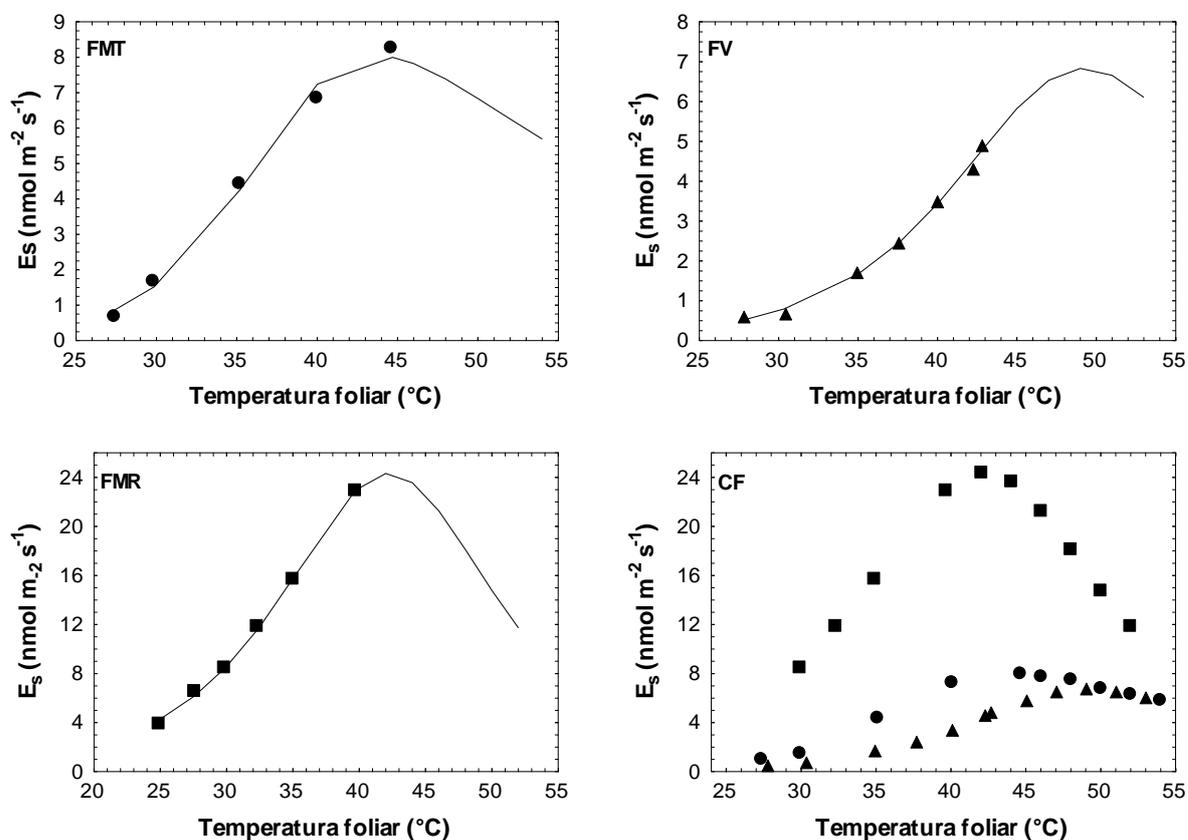


**Figura 10:** Transpiração (E) e condutância estomática em função do aumento da irradiância (I) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); e ajustes das curvas (E-I) e (g<sub>s</sub>-I) pelas

equações 8 e 9 (—). A resposta de  $E$  e  $g_s$  para a FV não foi ajustada devido a grande redundância dos dados.

### 5.3. Emissão de isopreno em diferentes níveis de temperatura

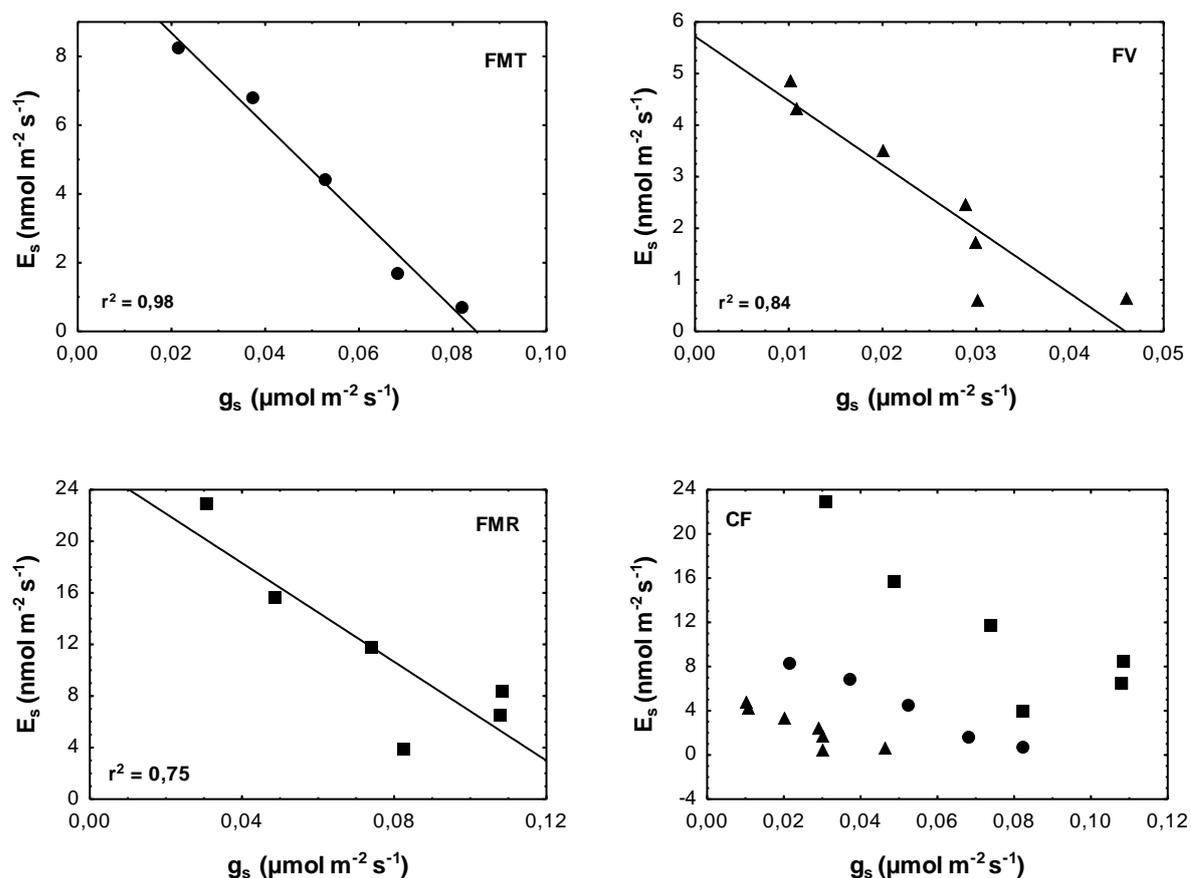
As curvas de emissão de isopreno com o aumento da temperatura para as três fases fenológicas observadas e estimadas pelo modelo G99 estão dispostas na figura 11. Os valores medidos para FMT apresentaram aumento exponencial até o ponto de inflexão na curva, aproximadamente entre 40 e 45°C, sugerindo que em temperaturas maiores a emissão deve decair. Já os valores medidos das FV e FMR demonstraram apenas um comportamento exponencial; estas não atingiram temperaturas superiores a 42,7°C e 39,7°C, respectivamente.



**Figura 11:** Emissão de isopreno ( $E_s$ ) em função do aumento da temperatura ( $T$ ) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $E_s$ - $T$ ) pelo algoritmo G99 (eq. 16) (—); e CF representa a comparação das curvas ( $E_s$ - $T$ ) ajustadas pelo algoritmo G99 (eq. 16).

Embora o equipamento de medida tenha sido programado para temperaturas maiores, estas folhas não atingiram valores superiores aos descritos acima, ainda que longo tempo tenha sido despendido para a estabilização da temperatura.

A emissão de isopreno pela FMR foi 178% maior que para a FMT e 371,6 % maior que para a FV, sugerindo que folhas em fases fenológicas avançadas demonstram-se menos eficientes na emissão de isopreno com a variação de temperatura. O modelo G99 apresentou correlação significativa com os valores observados em todas as fases fenológicas, sendo o valor de  $R^2$  igual a 0,99 para as três fases. No entanto, pelo fato da ausência de medições em temperaturas maiores que  $42,7^\circ\text{C}$  e  $39,7^\circ\text{C}$ , respectivas às FV e FMR, o comportamento da curva foi diferente entre as três fases foliares no que tange a temperatura ótima de emissão.

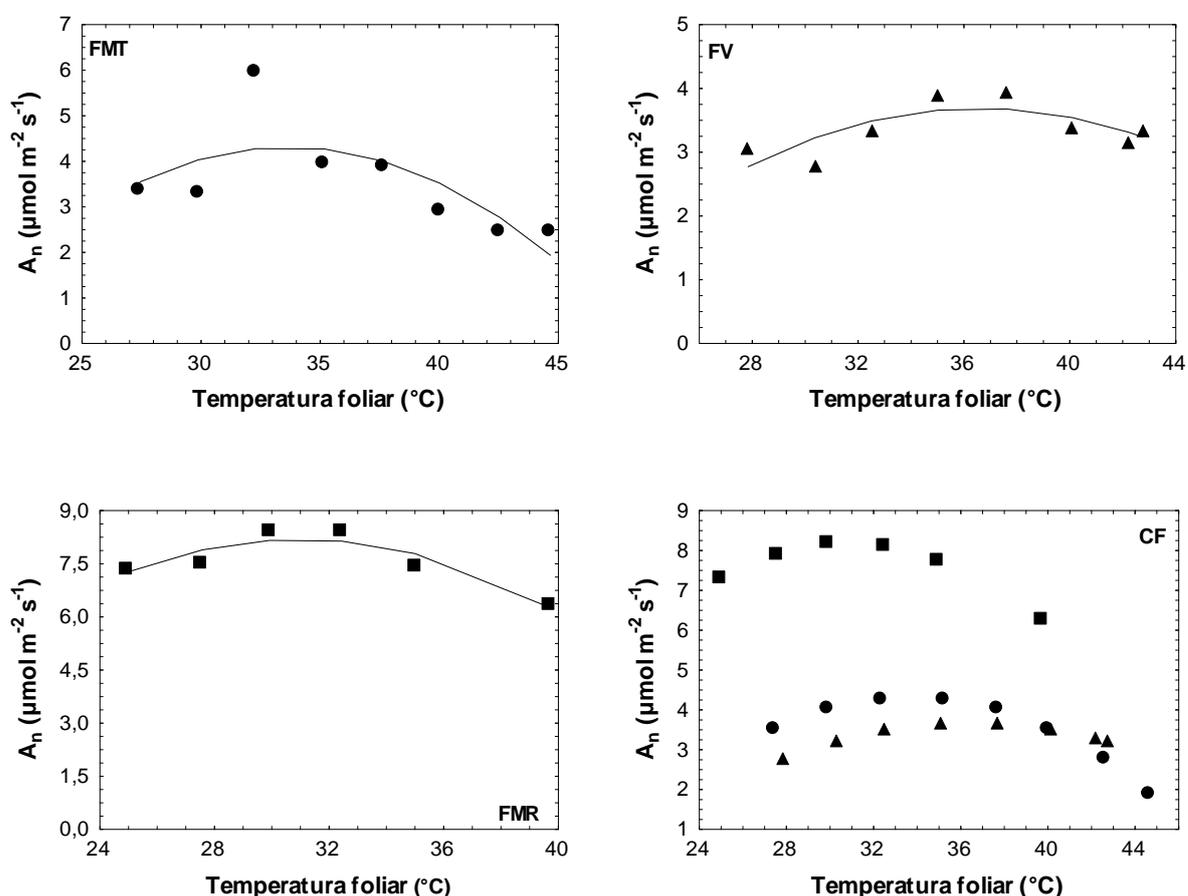


**Figura 12:** Correlação entre a emissão de isopreno ( $E_s$ ) e a condutância estomática ( $g_s$ ), variando a temperatura, medidas em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha( ▲); FMR= folha madura recente ( ■ ); CF= correlações para as três fases fenológicas.

A emissão deste composto não foi dependente da condutância estomática, pois como apresentado na figura 12, altos valores de emissão ocorreram quando houve baixa condutância estomática.

#### 5.4. Fotossíntese e trocas gasosas em condições variáveis de temperatura

A resposta da fotossíntese ao aumento da temperatura, medida e ajustada pela equação 11, apresentou uma curva com um comportamento parabólico, podendo-se verificar o(s) ponto(s) de inflexão ou mesmo uma faixa de temperatura que estaria modulando a fotossíntese líquida das folhas de *E. coriacea* em diferentes fases fenológicas (Figura 13).



**Figura 13:** Fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do incremento da temperatura ( $T$ ) em folhas de *E. coriacea* em diferentes fases fenológicas. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); ajuste das curvas ( $A_n$ - $T$ ) pela equação 6 (—); e CF representa a comparação das curvas ( $A_n$ - $T$ ) ajustadas pela equação 11.

Na figura acima foi demonstrado o aumento da fotossíntese até a temperatura ótima de cada fase foliar, a partir desta, verificou-se o decréscimo da  $A_n$  para as

temperaturas maiores. Foi observado que o maior valor da fotossíntese ocorreu para a FMR, seguida da FMT, sendo que a temperatura ótima para as duas não diferiu. Na FV verificou-se o menor valor de fotossíntese e a maior temperatura ótima para a mesma. A temperatura para a fotossíntese no ponto ótimo não diferiu entre os valores medidos e estimados, exceto para a FMR cuja curva ajustada pela equação 11 apresentou uma temperatura ótima para fotossíntese abaixo do valor disposto pela medição (Tabela 5).

**Tabela 5:** Efeito da fenologia foliar sobre os pontos ótimos da fotossíntese líquida e dos parâmetros de trocas gasosas de folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea* (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

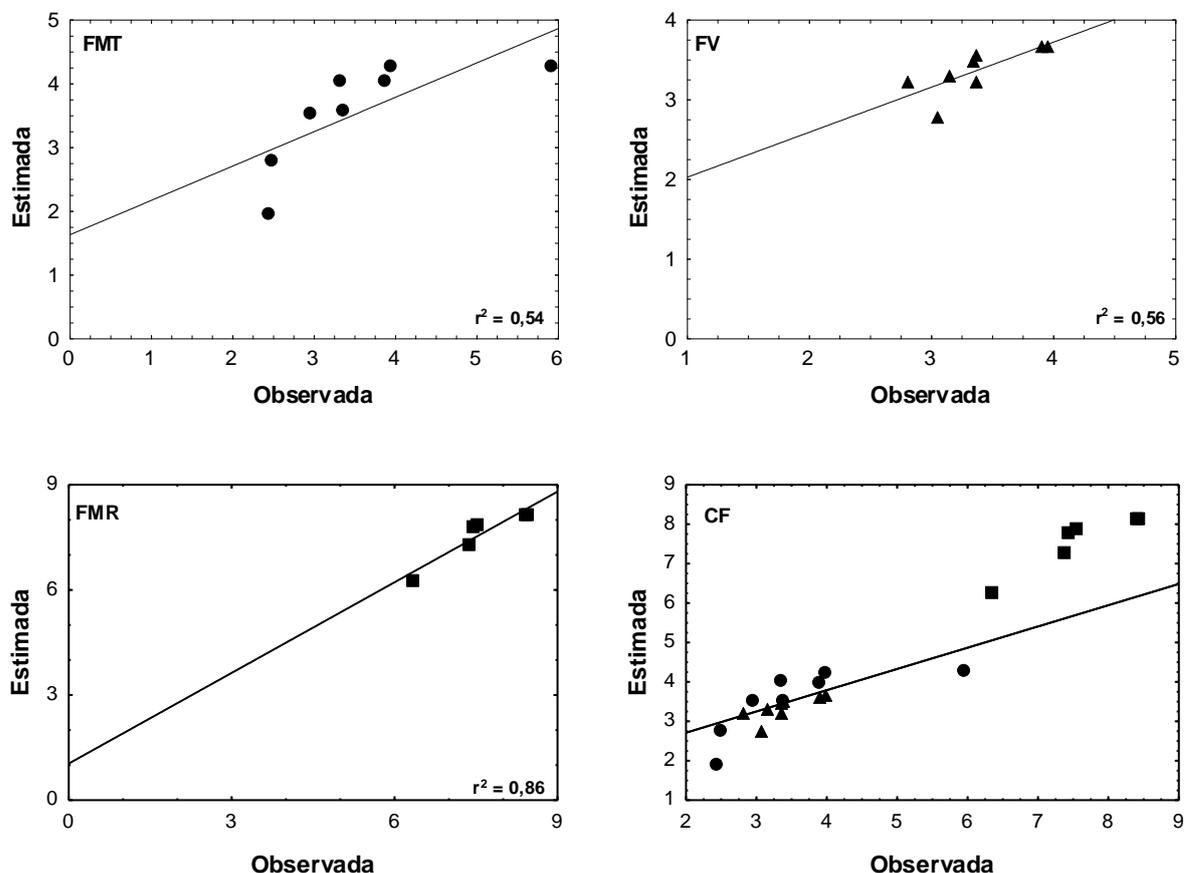
Fase foliar	$A_{n\ opt}$	$T_{opt} (A_{n\ opt})$	$E_{opt}$	$T_{opt} (E_{opt})$	$g_{s\ opt}$	$T_{opt} (g_{s\ opt})$
<b>FMT</b>	5,94 (4,28)	32,3	1,92 (1,80)	40,0	0,08 (0,08)	27,4
<b>FV</b>	3,96 (3,68)	37,6	1,21 (1,08)	37,6 (35,0)	0,05 (0,04)	30,3
<b>FMR</b>	8,43 (8,16)	32,4 (30,0)	1,92 (1,81)	32,4 (35,0)	0,11 (0,11)	29,9 (27,6)

$A_{n\ opt}$ : fotossíntese ótima;  $T_{opt} (A_{n\ opt})$ : temperatura ótima para a fotossíntese;  $E_{opt}$ : transpiração ótima;  $T_{opt} (E_{opt})$ : temperatura ótima para a transpiração;  $g_{s\ opt}$ : condutância estomática ótima;  $T_{opt} (g_{s\ opt})$ : temperatura ótima para a condutância estomática. Os valores que estão entre parênteses para  $A_{n\ opt}$ ,  $E_{opt}$  e  $g_{s\ opt}$  representam os valores ajustados pelas equações 11, 12 e 13, respectivamente; e os valores que estão entre parênteses para  $T_{opt} (A_{n\ opt})$ ,  $T_{opt} (E_{opt})$  e  $T_{opt} (g_{s\ opt})$  representam a temperatura ótima em que ocorreram os valores ajustados, pelas suas respectivas equações, para fotossíntese, transpiração e condutância estomática.

Os valores dispostos para  $A_{n\ opt}$  demonstram que o envelhecimento da folha reduziu a atividade fotossintética, o que foi ocasionado pela redução das trocas gasosas apresentadas pela FV (Tabela 5). A FMR apresentou  $A_{n\ opt}$  42% maior que FMT e 113% maior que FV. Para as três fases foliares a equação 11 dispôs valores abaixo dos valores medidos. Em geral, a  $A_{n\ opt}$  demonstrou-se em temperaturas elevadas, adequando-se ao microclima ocorrente no topo das copas das árvores de dossel, que é configurado pela alta incidência de luz, consequentemente, por altas temperaturas foliares.

As correlações entre fotossíntese observada e estimada apresentadas pelas FMT, FV e FMR foram significativas, especialmente para a FMR (Figura 14). Por assim ser, o uso da equação proposta para o ajuste da curva de fotossíntese em relação ao aumento da temperatura exibiu significância, considerando os critérios estatísticos assumidos *a priori*. O motivo pelo qual as correlações para FMT e FV apresentaram menores níveis de significância, comparados ao demonstrado pela FMR, se deve ao fato das medidas realizadas nas primeiras terem apresentado maiores variações.

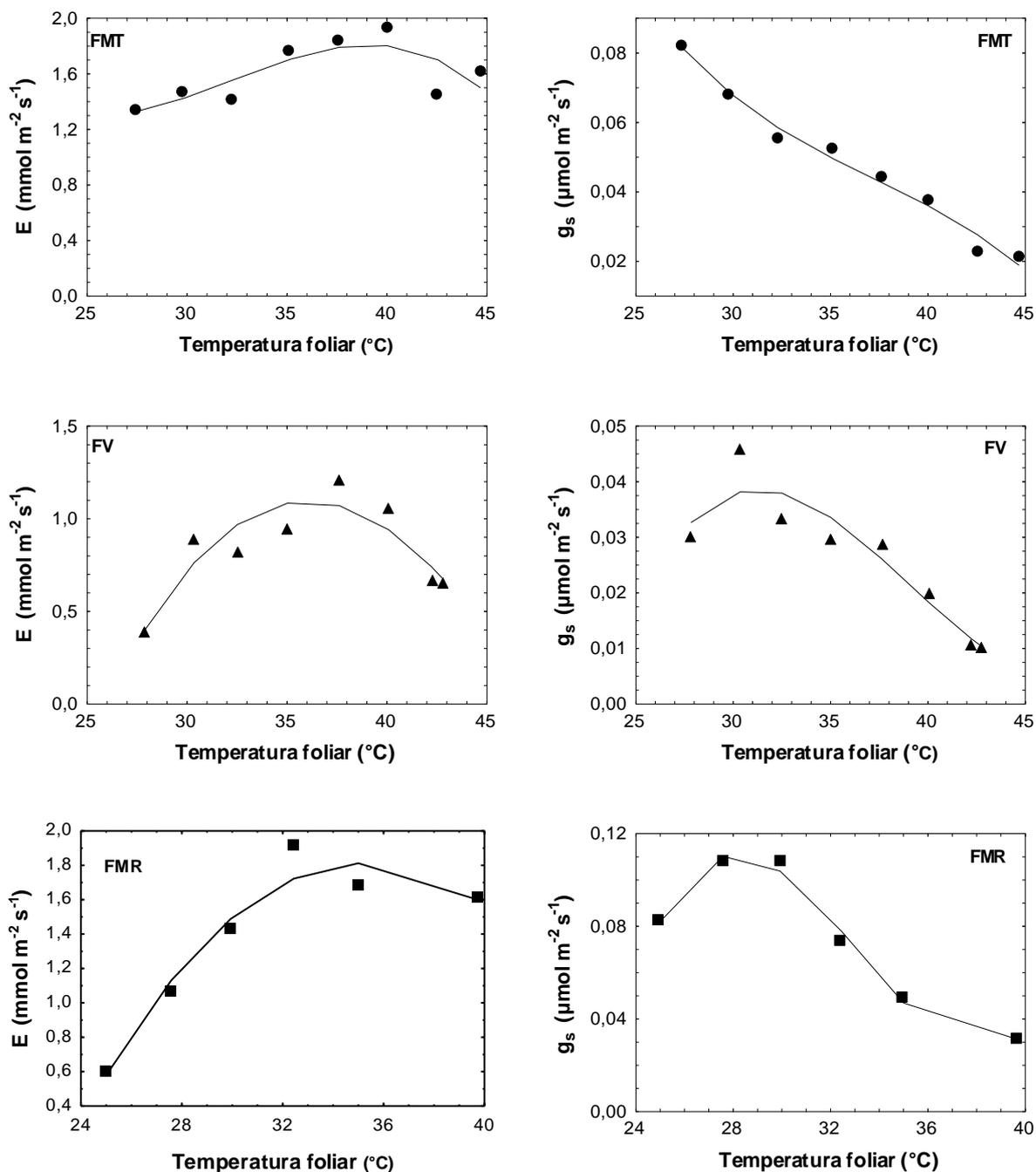
As curvas de  $E$  e  $g_s$ , em relação ao aumento da temperatura, medidas e ajustadas pelas equações 12 e 13, respectivamente, estão dispostas na figura 15. A transpiração aumentou com o aumento da temperatura até um ponto ótimo e, em seguida, decaiu nas temperaturas maiores. A FV apresentou o menor valor de  $E_{opt}$ , e o maior valor de  $T_{opt}$  ( $E_{opt}$ ), o que sugere que o envelhecimento reduziu a atividade transpiratória. A  $T_{opt}$  ( $E_{opt}$ ) foi superior a  $T_{opt}$  ( $A_{n_{opt}}$ ) para a FMT em  $7,7^\circ\text{C}$  tanto para a  $E$  medida quanto para a ajustada. Já as FV e FMR não apresentaram diferenças entre as  $T_{opt}$  ( $E_{opt}$ ) e  $T_{opt}$  ( $A_{n_{opt}}$ ) para a  $E$  medida, porém, apresentam diferenças para os valores estimados, tendo uma redução de  $2,6^\circ\text{C}$  e aumento de  $2,5^\circ\text{C}$ , respectivamente (Tabela 5).



**Figura 14:** Correlação de  $A_n$ -T entre os valores medidos e estimados pela equação 6 de folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■).

Os valores estimados para a  $E$  em todas as fases fenológicas apresentaram-se menores que os valores medidos (Tabela 5). De uma maneira geral, os valores para a

transpiração decresceram, consideravelmente, nas temperaturas iguais ou maiores que 40°C.



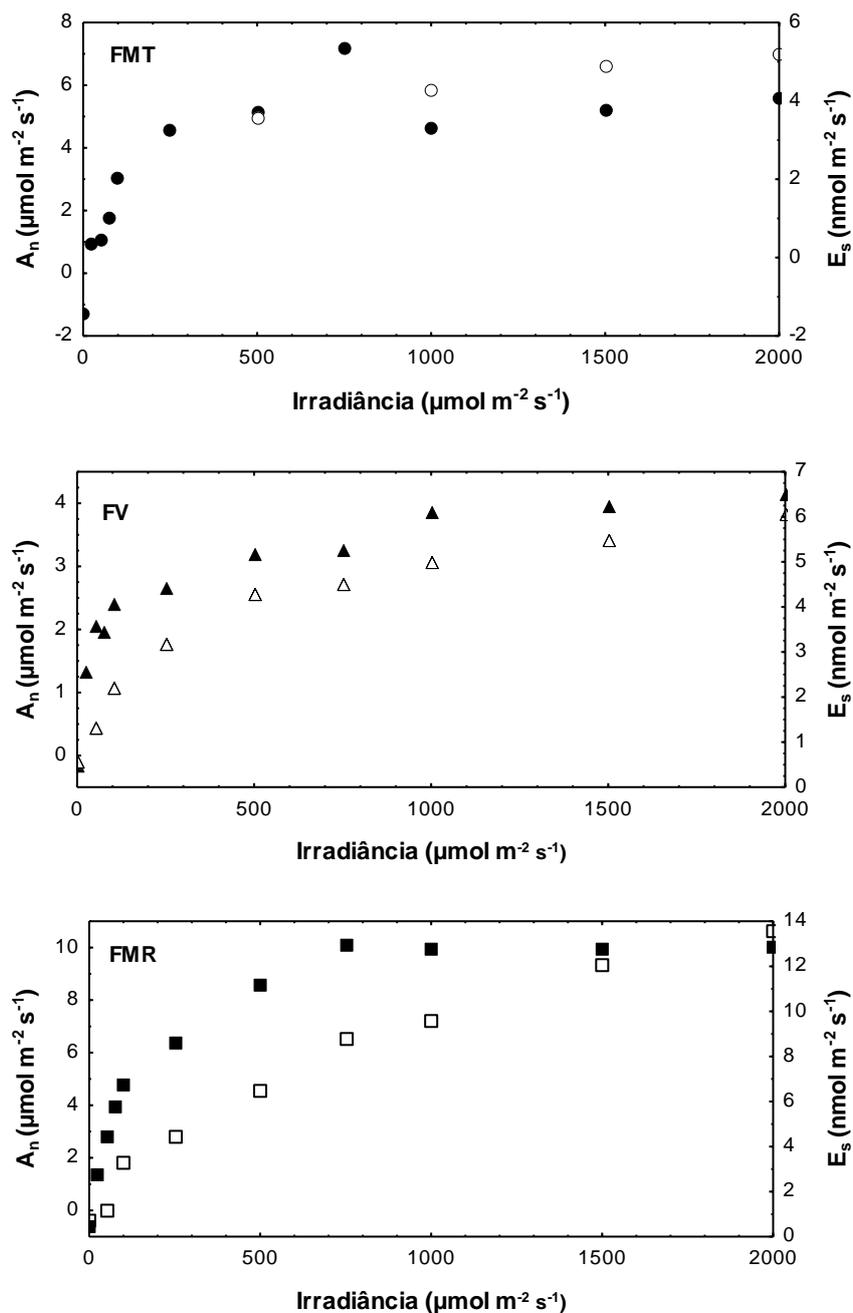
**Figura 15** : Transpiração (E) e condutância estomática em função do aumento da temperatura (T) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■); e ajustes das curvas (E-T) e ( $g_s$ -T) pelas equações 12 e 13, respectivamente(—).

A demanda evaporativa das folhas aumentou com o aumento da temperatura, apresentando correlações significativas para as FMT, FV e FMR, com os respectivos  $R^2$  de 0,98, 0,99 e 0,97. Embora tenha ocorrido este aumento, como pôde ser observado na transpiração, houve redução da mesma nas temperaturas superiores a  $T_{opt} (E_{opt})$ , isto decorreu do fato da  $g_s$  ter limitado a taxa transpiratória, pois a mesma reduziu com o aumento da temperatura (Figura 15). A  $T_{opt} (g_{s\ opt})$  foi inferior a  $T_{opt} (A_{n\ opt})$  em todas as fases fenológicas, e os valores de  $g_s$  no ponto ótimo apresentaram-se nas mesmas temperaturas tanto para o medido quanto para o estimado, exceto para a FMR que apresentou a  $g_{s\ opt}$  estimada em uma  $T_{opt}$  inferior a medida (Tabela 5).

### 5.5. Relação entre fotossíntese e emissão de isopreno

As respostas da fotossíntese e emissão de isopreno ao aumento da irradiância apresentam um comportamento similar, o que ressalta a produção de isopreno como dependente da disponibilidade de luz (Figura 16). Embora este comportamento seja similar, diferente da fotossíntese a emissão de isopreno parece não apresentar saturação até  $2000\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  de irradiância, sugerindo que em níveis superiores a emissão ainda poderia continuar aumentando.

Ainda que os valores medidos para  $(E_s-I)$  não tenham apresentado saturação, os valores estimados pelo modelo G99 demonstraram saturação em, aproximadamente,  $1500\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  para a FV, já para as FMT e FMR a saturação não ocorreu abaixo de  $2000\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$  (Tabela 6).

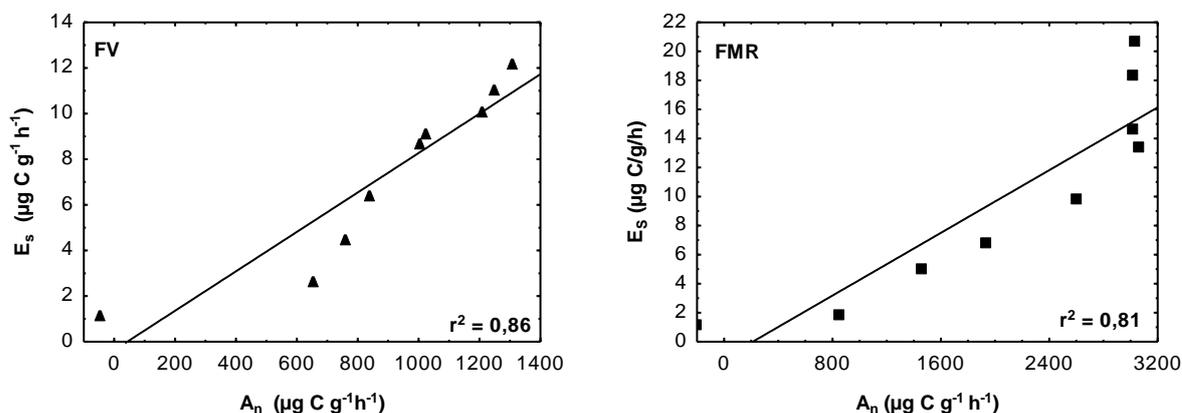


**Figura 16:** Emissão de isopreno ( $E_s$ ) e fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do aumento da irradiância ( $I$ ) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). Os símbolos fechados representam a fotossíntese e os símbolos abertos representam a emissão de isopreno.

**Tabela 6:** Irradiância de saturação da fotossíntese líquida e emissão de isopreno dos valores medidos e estimados para as folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea* (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

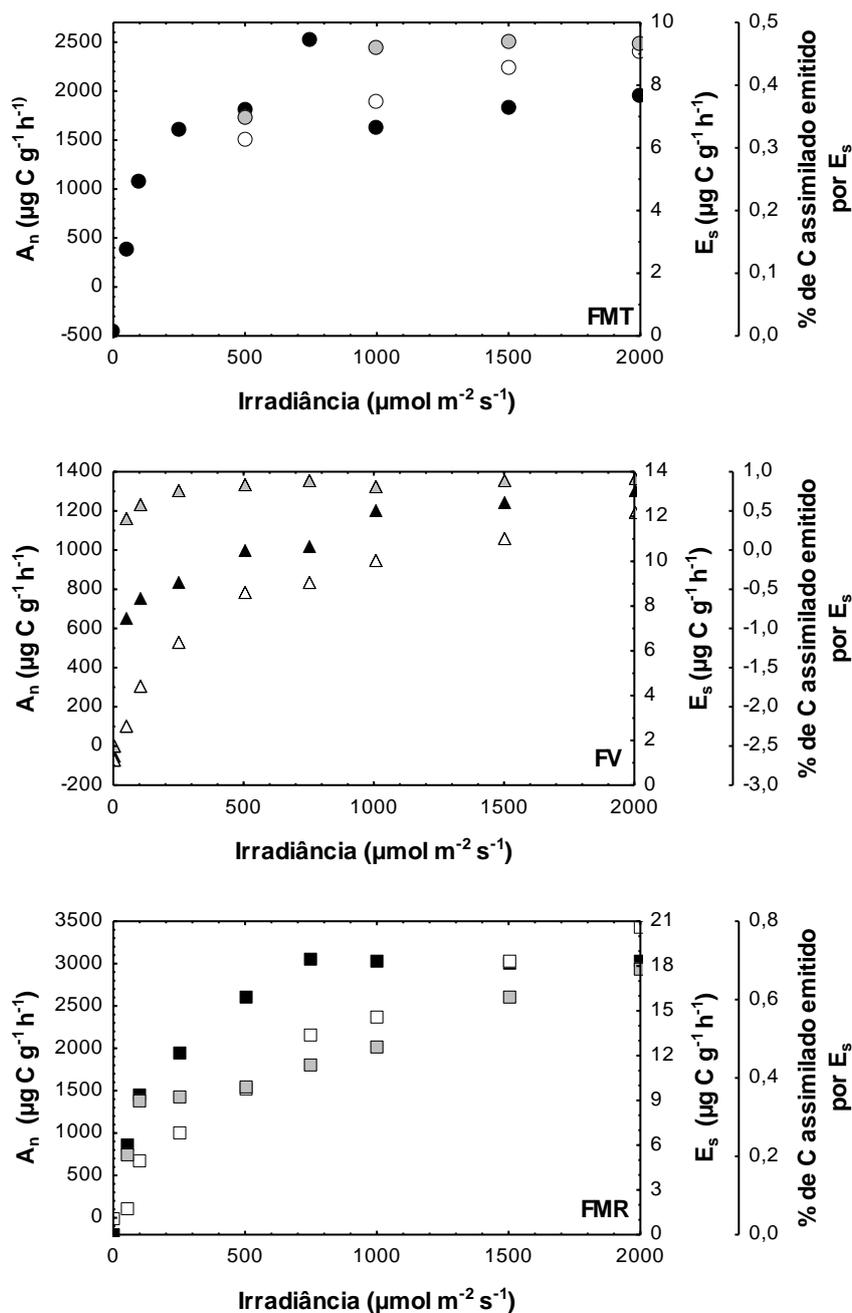
	I ( $A_{n\text{máx}}$ ) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )		I ( $E_{s\text{máx}}$ ) ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	
	medido	Estimado (modelo da HR)	medido	Estimado (G99)
<b>FMT</b>	750	199,5	2000	2000
<b>FV</b>	1000	132,6	2000	1500
<b>FMR</b>	750	286,3	2000	2000

O carbono emitido por isopreno demonstrou correlação significativa com o carbono assimilado pela fotossíntese, em relação ao aumento da irradiância, para as FV e FMR (Figura 17), a FMT, provavelmente, não apresentou correlação significativa devido ao reduzido número de amostras de emissão deste composto comparado às amostras de fotossíntese.



**Figura 17:** Correlação entre as respostas da emissão de isopreno ( $E_s$ ) e fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do aumento da irradiância (I) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). A FMT não apresentou correlação significativa devido aos poucos pontos de emissão de isopreno medidos.

Ao ressaltar a importância da emissão de carbono por meio de isopreno, observou-se que com o aumento da irradiância houve o aumento da porcentagem de carbono assimilado pela fotossíntese direcionado a emissão deste composto (Figura 18), demonstrando que, em maiores níveis de irradiância, maior quantidade de carbono assimilado é emitido por isopreno.



**Figura 18:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida ( $A_n$ ), carbono emitido por isopreno ( $E_s$ ) e a porcentagem de carbono assimilado emitido por isopreno, em relação ao aumento da irradiância em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). Os símbolos fechados em preto representam o carbono assimilado pela fotossíntese, os símbolos abertos representam o carbono emitido por isopreno e os símbolos fechados em cinza representam a porcentagem de carbono assimilado emitido por meio de isopreno.

A FV apresentou maior porcentagem do carbono assimilado direcionado a emissão de isopreno, sendo esta 180,5% maior que para FMT e 173% maior que FMR em condições padrão (Tabela 7), o que denota que folhas em fases fenológicas mais

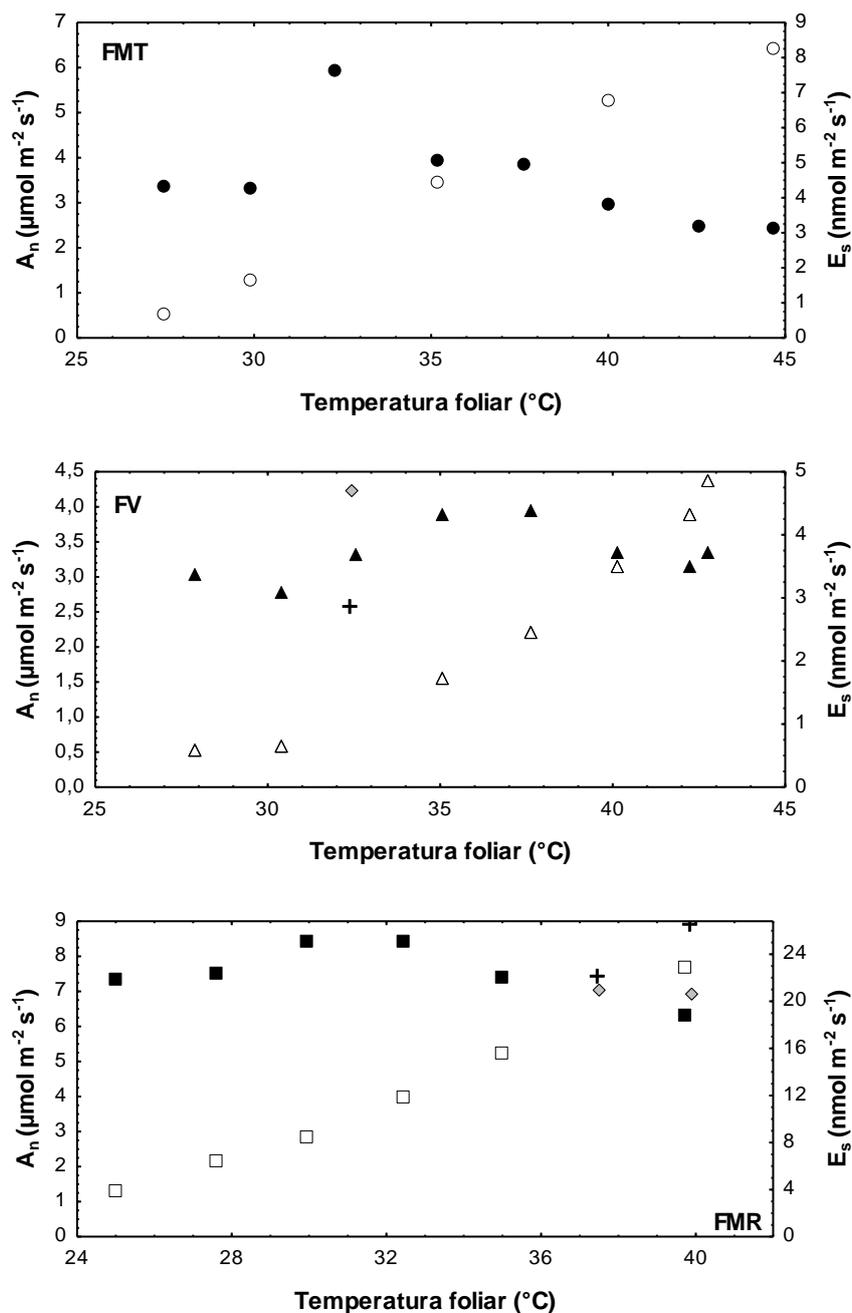
avançados dependem maior quantidade de carbono assimilado para o metabolismo secundário direcionado a produção e emissão deste composto.

**Tabela 7:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida, carbono emitido por isopreno e porcentagem de C assimilado emitido por isopreno, em condições padrão (30°C e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) obtidos da curva de luz.

	$A_n$ ( $\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	$E_s$ ( $\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	% de C emitido por $E_s$
<b>FMT</b>	1628	7,49	0,46
<b>FV</b>	1211	10,07	0,83
<b>FMR</b>	3022	14,56	0,48

As respostas fotossintéticas e de emissão de isopreno em função do aumento da temperatura permitiram a elaboração de curvas com comportamentos diferentes (Figura 19). De uma maneira geral, a fotossíntese apresenta um ponto ótimo entre cerca de 32,5 °C para as FMT e FMR e 37,5 °C para a FV, demonstrando um comportamento parabólico, contudo a emissão de isopreno apresentou-se crescente em temperaturas superiores a estas.

Para as FV e FMR, depois das medidas realizadas nas maiores temperaturas, algumas medidas foram realizadas em temperaturas menores (Figura 19). Os valores observados demonstraram que o aquecimento sofrido pela folha ainda apresentou efeito mesmo depois da diminuição da temperatura, pois tanto a emissão deste composto quanto a fotossíntese demonstraram valores superiores aos dispostos anteriormente ao aquecimento.

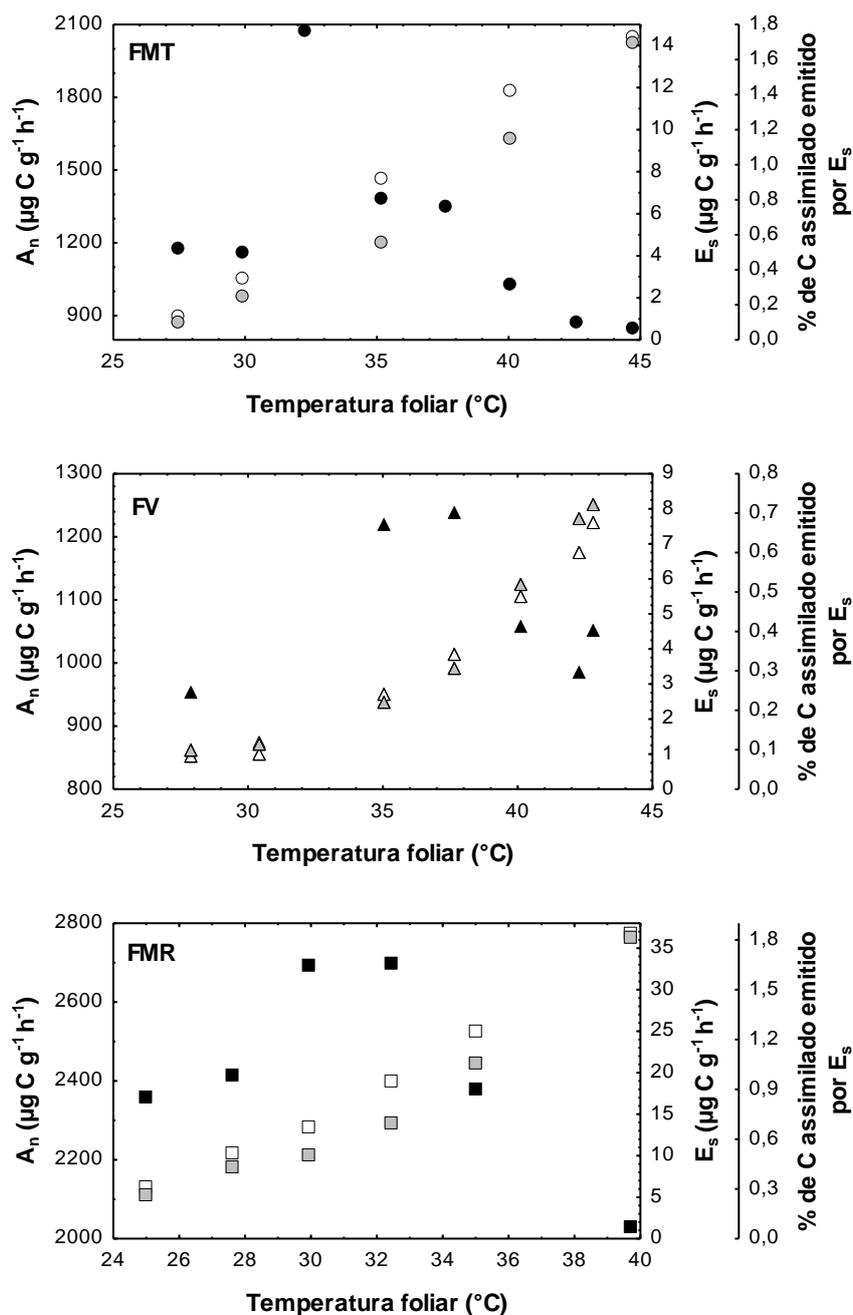


**Figura 19:** Emissão de isopreno ( $E_s$ ) e fotossíntese líquida ( $A_n$ ) em função do aumento da temperatura ( $T$ ) em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia ( $\bullet$ ); FV= folha velha ( $\blacktriangle$ ); FMR= folha madura recente ( $\blacksquare$ ). Os símbolos fechados representam a fotossíntese e os símbolos abertos representam a emissão de isopreno. ( $\diamond$ ) medidas de fotossíntese realizadas após a maior temperatura; ( $+$ ) medidas de emissão de isopreno realizadas após a maior temperatura.

**Tabela 8:** Temperatura ótima de fotossíntese líquida e emissão de isopreno dos valores medidos e estimados para as folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea* (folha madura tardia – FMT; folha velha – FV; e folha madura recente – FMR).

	$T_{opt} (A_n)$		$T_{opt} (E_s)$	
	Medido	Estimado (equação 11)	medido	Estimado (G99)
<b>FMT</b>	32,3	32,3	44,7	~45°C
<b>FV</b>	37,6	37,6	42,7	~50°C
<b>FMR</b>	32,4	32,4	39,7	~42°C

De acordo com os valores apresentados na tabela 8, as temperaturas ótimas para a fotossíntese, tanto medida quanto estimada, não diferem, no entanto o mesmo não é encontrado para os valores de temperatura ótima para emissão de isopreno medida e estimada, pois como foi observado anteriormente, a FMT apresentou um aumento exponencial até o ponto de inflexão na curva, aproximadamente entre 40 e 45°C, sugerindo o decaimento da produção e emissão deste composto em temperaturas superiores; isto não pôde ser observado nas outras fases fenológicas devido a ausência de dados para as temperaturas superiores a 42,7°C (FV) e 39,7°C (FMR). Por assim ser, a disposição da temperatura ótima para a emissão de isopreno estimada pelo G99 foi influenciada pelos níveis de temperatura em que há dados observados. Todavia, tomando-se como base as temperaturas ótimas para FMT, pode-se sugerir que diferença entre as temperaturas ótimas de emissão e fotossíntese pode ser cerca de 10°C.



**Figura 20:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida ( $A_n$ ), carbono emitido por isopreno ( $E_s$ ) e a porcentagem de carbono assimilado emitido por isopreno, em relação ao aumento da temperatura, em folhas em diferentes fases fenológicas de *E. coriacea*. FMT= folha madura tardia (●); FV= folha velha (▲); FMR= folha madura recente (■). Os símbolos fechados em preto representam o carbono assimilado pela fotossíntese, os símbolos abertos representam o carbono emitido por isopreno e os símbolos fechados em cinza representam a porcentagem de carbono assimilado emitido por meio de isopreno.

Ao ressaltar a importância da emissão de carbono por meio de isopreno, observou-se que com o aumento da temperatura houve o aumento da porcentagem

de carbono assimilado pela fotossíntese direcionado a emissão deste composto, demonstrando que em maiores níveis de temperatura maior quantidade de carbono assimilado é emitido por isopreno (Figura 20).

De acordo com os resultados das curvas de temperatura, a FV foi a que menos emitiu carbono na forma de isopreno (Tabela 9); estes resultados contrapõem os apresentados na tabela 7, os quais dispõem a FV como a que mais emitiu carbono na forma de isopreno, na condição padrão extraída da curva de luz. Contudo, de uma maneira geral, a porcentagem do carbono assimilado emitido por meio de isopreno nas maiores temperaturas foi superior às porcentagens máximas apresentadas na curva de luz.

**Tabela 9:** Carbono assimilado pela fotossíntese líquida, carbono emitido por isopreno e porcentagem de C assimilado emitido por isopreno, em condições padrão (30°C e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) obtidos da curva de temperatura.

	$A_n$ ( $\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	$E_s$ ( $\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	% de C emitido por $E_s$
<b>FMT</b>	1170	2,92	0,25
<b>FV</b>	877	1,03	0,12
<b>FMR</b>	2700	13,54	0,50

A FMR apresentou o maior volume de emissão de carbono assimilado por meio de isopreno para todos os níveis de temperatura, sendo esta diferença na condição padrão configurada cerca de 4vezes superior a FV e 2 vezes superior a FMT.

## 6. Discussão

---

### 6.1. Emissão de isopreno e fotossíntese da espécie *E. coriacea* em condições variáveis de luz

#### 6.1.1. Emissão de isopreno em diferentes fases foliares

A emissão de isopreno variou entre as fases fenológicas, sendo que a FMR apresentou os maiores valores, seguida da FMT e, com os menores valores, apresentou-se a FV; este comportamento também foi encontrado por Kuhn *et al.* (2004b). Embora, os resultados apresentados pelas FMT e FV tenham sido próximos, a pequena redução nos valores de emissão para FV em relação a FMT, sugere que o envelhecimento foliar favorece a diminuição da produção e emissão deste composto, pois de acordo com os resultados de Kuhn *et al.* (2004b), tão logo após 13 dias do surgimento de novas folhas de *Hymenaea courbaril*, as taxas de emissão de isopreno revelaram-se maiores que as taxas encontradas em folhas maduras tardias, e as folhas senescentes apresentaram valores de emissão próximos a zero. Por assim ser, o declínio tanto da emissão de isopreno quanto da fotossíntese de folhas com fases foliares tardia e senescente, de certa forma, pode ser explicado pela redução da atividade metabólica e pela perda de nitrogênio foliar, como tem sido reportado por Monson *et al.* (1994) para *aspen* (espécie de região temperada).

Em condições padrão (30°C e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), a quantidade de emissão apresentada pela FMR foi similar a mínima encontrada em folhas maduras por Keller e Lerdau (1999), que se deu entre 9 e 43  $\text{nmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Os autores ainda destacam que a taxa de emissão média basal (a 30°C e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) para todas as espécies emissoras foi 26,3 ( $\pm 9,5$ )  $\text{nmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , o que difere deste estudo, uma vez que este apresentou máxima emissão para FMR de 13, 56  $\text{nmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (a 30°C e 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Isto se deve ao fato de que a produção e emissão de isopreno, além de variar entre as fases foliares, é variável entre as diferentes espécies em várias ordens de magnitude (Harley *et al.*, 1999; Kesselmeier & Staudt, 1999). Pois, todas as folhas produzem o precursor de isopreno DMAPP sob a incidência de luz, e é provável que a maioria das folhas ou todas as espécies arbóreas possam produzir quantidades muito pequenas de isopreno (*i.e.* menos que 1  $\mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$ ), entretanto, significante fração de

espécies arbóreas é capaz de produzir quantidades muito maiores de isopreno (até  $200 \mu\text{g C g}^{-1} \text{h}^{-1}$  a  $30^\circ\text{C}$  e sob alta incidência de luz) em uma reação catalisada pela isopreno sintase (Silver & Fall, 1991; Harley *et al.*, 2004). Desta forma, as taxas de expressão e atividade enzimática variam amplamente intra e inter-especificamente, sendo fortemente moduladas pela luz e temperatura no momento da medida, idade foliar, posição no dossel, etc. (Harley *et al.*, 1997; 1999; Kesselmeier & Staudt, 1999), e das condições de luz e temperaturas em que as folhas vivenciaram nos dias que precederam as medidas (Sharkey *et al.*, 1999; Petron *et al.*, 2001).

Desta maneira, as pesquisas com espécies tropicais em diferentes fases fenológicas são necessárias ao entendimento das respostas de emissão ao aumento da luz, pois o comportamento fenológico e as respostas de emissão nestas regiões podem diferir do que é reportado para regiões temperadas, devido a reduzida variabilidade na disposição de luz e na temperatura ao longo do ano.

### 6.1.2. Fotossíntese

A curva de luz da fotossíntese foi similar à curva de resposta clássica para folhas de sol de plantas C3. Contudo, as fases foliares estudadas apresentaram diferenças nas taxas de fotossíntese em resposta ao aumento da luz, evidenciando-se que a FMR apresentou a maior taxa máxima assimilatória, seguida da FMT e a FV demonstrou a menor taxa de fotossíntese. Estes resultados corroboram aos encontrados por Kuhn *et al.* (2004b), que em um acompanhamento do ritmo circadiano, mostraram que folhas velhas de *Hymenaea courbaril* dispuseram os menores valores de taxa assimilatória de carbono, bem como, que as folhas de amadurecimento recente apresentaram os maiores valores e as de amadurecimento tardio demonstraram valores intermediários. Adicionalmente, em trabalho realizado com as espécies tropicais *Cecropia longipes* e *Urera caracasana* no Panamá, foi apresentado que o envelhecimento foliar proporcionou a redução das taxas fotossintéticas em ambas espécies (Kitajima *et al.*, 2002). Assim, de uma maneira geral, os menores valores de fotossíntese encontrados para a FV devem-se ao fato de que o envelhecimento foliar causa a redução da atividade fotossintética, fazendo com que a assimilação de carbono ocorra essencialmente para a manutenção da folha, diferente da FMR que realiza atividade fotossintética também para o desenvolvimento da planta.

Estes eventos fisiológicos nas folhas não senescentes são plenamente possíveis, uma vez que o metabolismo celular nas folhas mais ativas providencia substâncias reguladoras de crescimento, que aumentam a força do dreno, principalmente, para nutrientes e provavelmente, também, para a água, permitindo maior síntese de esqueletos de carbono e, por conseguinte, maior incorporação de biomassa. Além disso, também é possível que as folhas nas fases fenológicas de FMR e FMT não sejam atingidas por ação mais efetiva de radicais livres, que atuam destruindo as membranas celulares em geral, inclusive as cloroplastídicas.

Os parâmetros fotossintéticos analisados dão suporte a taxa fotossintética apresentada por FMR, pois a mesma, ao apresentar maior irradiância de saturação e menor quantidade de irradiância excedente à capacidade de uso, se dispõe como mais tolerante a alta intensidade de luz que naturalmente ocorre no topo do dossel. Kuhn *et al.* (2004a) apresentaram valores máximos de assimilação de carbono, para folhas maduras do topo da copa de *Hymenaea courbaril* ( $10,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), comparáveis aos da FMR apresentados neste trabalho (Tabela 3).

Os valores apresentados para as trocas gasosas demonstraram que a FV exibiu os menores valores para transpiração e condutância estomática, enfatizando novamente a baixa atividade fotossintética. Devido às reduzidas taxas transpiratórias, a FV apresentou a maior EUA (Tabela 4), contudo, a irradiância de máxima EUA apresentou-se baixa, reforçando a afirmativa de que a FV foi menos tolerante a alta irradiância disposta no topo do dossel. Os valores para transpiração e condutância estomática foram similares entre as FMT e FMR, o que denota que a principal diferença entre a FMT e FMR se deu pela EUA, pois, sendo a FMR a mais eficiente, logo, isso foi refletido na taxa fotossintética. Os valores das FMR e FMT encontrados para assimilação de carbono e para as trocas gasosas (transpiração e condutância estomática) são comparáveis aos reportados por McWilliams *et al.* (1996) em folhas de sol maduras de plantas tropicais; e as trocas gasosas da FV foram similares às encontradas pelas folhas em mesmo estágio apresentados por Kuhn *et al.* (2004b).

### **6.1.3. Relação entre fotossíntese e emissão de isopreno**

As curvas de luz para fotossíntese foram muito similares às curvas de emissão de isopreno, o que corrobora outros trabalhos realizados com espécies tropicais (Keller

& Ler dau, 1999; Ler dau & Throop, 1999; Harley *et al.*, 2004; Kuhn *et al.*, 2004a). Ler dau e Throop (1999), em estudo realizado com 12 espécies tropicais no Panamá, afirmaram que embora tenha ocorrido alta variabilidade na taxa basal (a 30°C e 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) de emissão de isopreno entre os taxa, a forma das curvas de resposta de emissão deste composto em relação à luz foram similares para a maioria das espécies, apresentando curvas de luz para todos os taxa inicialmente muito íngremes e depois ligeiramente planas. Ademais, Keller e Ler dau (1999) ressaltaram que as respostas às curvas de luz das espécies *Luehea seemanii*, *Ficus insípida* e *Stigmaphyllon hypargyreum* demonstraram um comportamento hiperbólico tanto para a fotossíntese quanto para emissão de isopreno com o aumento da incidência da radiação fotossinteticamente ativa.

Assim, considerando que a fotossíntese provê carbono reduzido, ATP e NADPH para a síntese de isoprenóides, é apontada a correlação entre as características fotossintéticas e síntese-emissão de isopreno (Kuhn *et al.*, 2004b). A dependência de luz para a emissão de isopreno paralela resposta fotossintética à luz, pelas folhas nas três fases fenológicas ora apresentadas, indicam a relação próxima entre a biossíntese de isopreno e a assimilação de carbono, o que também foi reportado em folhas maduras de *H. courbaril* por Kuhn *et al.* (2004a).

Muito embora as curvas de luz para fotossíntese e emissão de isopreno tenham sido similares, a irradiância de saturação foi diferente. Pois, a fotossíntese apresentou saturação em valores até 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  para as três fases foliares, diferente disto, a emissão de isopreno pareceu não apresentar saturação em valores de até 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Estes resultados assemelham-se aos encontrados por Keller e Ler dau (1999), Ler dau e Throop (1999) e Harley *et al.* (2004), e são resultados contrários aos apresentados por Kuhn *et al.* (2004b) que demonstraram a saturação de emissão de isopreno até 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Ainda que Kuhn *et al.* (2004b) tenham encontrado valores de saturação para emissão inferiores aos apresentados neste estudo, os resultados concordam no fato de que houve pequena diferença na saturação entre as diferentes fases fenológicas. Isto pode ser um forte indício que apenas a capacidade inerente da planta para produzir isopreno muda durante o desenvolvimento foliar, mas não a dependência instantânea dirigida pelos fatores ambientais (Kuhn *et al.*, 2004b).

As curvas de luz de fotossíntese e de emissão de isopreno foram bem ajustadas pelo modelo da HR e pelo modelo G99, respectivamente, mas o primeiro considerou que a saturação para a fotossíntese ocorreu quando 90% da taxa máxima foi apresentada pelas três fases foliares, assim, demonstrou-se distante do que pôde ser observado graficamente pelos dados medidos; e o segundo, para a FV, não foi suficientemente sensível em relação a irradiância de saturação (Tabela 6), pois o mesmo não considerou que as folhas ainda continuaram aumentando a emissão até os níveis de  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Em relação ao G99, isto ocorre devido ao fato de que os algoritmos desenvolvidos por Guenther *et al.* (1993;1999) foram parametrizados usando dados de espécies arbóreas de regiões temperadas; deste modo, algumas pesquisas têm sugerido que estas parametrizações não são capazes de simular o comportamento da emissão de espécies tropicais, argumentando que estes podem não considerar que folhas do topo do dossel de espécies tropicais apresentam ponto de saturação na emissão, em relação à luz, em valores de até  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Lerdau & Keller, 1997; Lerdau & Throop, 1999). Por outro lado, Kuhn *et al.* (2002, 2004a, 2004b) encontraram valores para o ponto de saturação de *H. courbaril* em intensidades de PPFD de até  $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , demonstrando que houve concordância entre os fluxos de isopreno medidos e um modelo baseado no algoritmo de Guenther *et al.* (1993).

Considerando o comportamento da emissão de isopreno similar ao da fotossíntese, os resultados ora apresentados demonstraram correlação significativa (Figura 17), o que sugere que estimativas preliminares de emissão de isopreno poderiam ser realizadas com base em dados de capacidade fotossintética. Isto foi reforçado por Lerdau & Throop, 1999. Para estes autores, a forte correlação entre a assimilação de carbono e a emissão de isopreno em todos os taxa amostrados, e a consistente proporção de plantas emissoras em ecossistemas com alta diversidade, sugere que estimativas preliminares de emissão de isopreno poderiam ser realizadas a partir de estimativas da capacidade de fotossíntese, considerando as respostas a diferentes intensidades de luz e de temperatura. Adicionalmente, Kuhn *et al.* (2004b) apresentaram que no período de transição entre as folhas senescentes, jovens e maduras foi observado que ambas, síntese/emissão de isopreno e capacidade fotossintética máxima bruta, seguiram aumentando em todo o período investigado,

apresentando forte correlação entre a emissão deste composto e produção primária bruta (GPP), argumentando que a emissão de isopreno pode ser estimada a partir de medidas de GPP.

A porcentagem de carbono assimilado emitido por meio de isopreno apresentou-se crescente com o aumento da irradiância, contudo, a FV apresentou porcentagens próximas em quase todos os níveis de intensidade de luz, demonstrando que para a FV a demanda de carbono assimilado utilizada para produção de isopreno parece ser constante desde níveis baixos de intensidade de luz. Ainda que haja pouca variabilidade apenas para a FV, talvez isto não seja restrito somente a fenologia foliar, pois, de acordo com Lerdaun & Throop (1999), muito da variabilidade observada na emissão de isopreno em relação à luz foi removida quando a emissão foi calculada como uma porcentagem da fotossíntese, pois para todos os taxa, exceto para *Protium panamense*, o isopreno emitido como uma porcentagem da fotossíntese permaneceu constante em relação às intensidades de luz.

Deste modo, pesquisas com diferentes espécies tropicais, em diferentes fases fenológicas, são necessárias para elucidar o comportamento das mesmas, em relação ao aumento de incidência de luz, para a fotossíntese e emissão de isopreno pois, como apresentado neste estudo e nos outros supracitados, há discrepância quanto ao nível de luz para a saturação entre os dados medidos e estimados e entre as espécies, bem como há discrepâncias no percentual de carbono assimilado destinado à síntese de isopreno. A importância de novos estudos é destacada principalmente para a emissão de isopreno, pois a maioria dos modelos de emissão, em todas as escalas, usa os algoritmos desenvolvidos por Guenther *et al.* (1993;1999) para descrever os efeitos da luz e da temperatura (Harley *et al.*, 2004), os quais talvez sejam ainda insuficientes para estimar o nível de emissão nas espécies tropicais.

## **6.2. Fotossíntese e emissão de isopreno da espécie *E. coriacea* em condições variáveis de temperatura**

### **6.2.1. Emissão de isopreno em diferentes fases foliares**

A emissão de isopreno em função do aumento da temperatura demonstrou-se em uma curva exponencial em todas as fases, mas quantitativamente diferente entre as

mesmas (Figura 11). As folhas (FMR) apresentaram os maiores volumes de emissão, seguida da FMT e da FV. Mais uma vez, o envelhecimento foliar pareceu influenciar desfavoravelmente na produção e emissão deste composto, a semelhança do que ocorreu para as taxas fotossintéticas, sugerindo que a redução da atividade metabólica em folhas em estádios de crescimento e desenvolvimento avançados tenha influenciado na redução da produção e emissão deste composto.

As medidas realizadas nas três fases fenológicas apresentaram intervalos diferentes de temperatura, devido a limitação do instrumento (IRGA) em promover temperaturas maiores que 45 °C para a FMT, 42 °C para a FV e 40 °C para a FMR, desta maneira, ainda que as curvas tenham apresentado comportamento exponencial, o que também foi reportado em outras pesquisas (Lerdau & Keller, 1997; Lerdau & Throop, 1999; Harley *et al.*, 2004), a curva da FMT demonstrou ligeira inflexão entre as temperaturas 40 e 45 °C, sugerindo a proximidade da temperatura ótima e posterior decréscimo da emissão.

Esta dificuldade de se obter medidas em temperaturas maiores às supracitadas é configurada pelo fato de que o IRGA (LI-6400) recebe influência da temperatura do ambiente. Este instrumento pode promover aquecimento na folha de até cerca de 10°C acima da temperatura do ar, assim, ao observar os dados de temperatura do ar, fornecidos pelas medidas realizadas na torre micrometeorológica da K34 (LBA), pôde-se notar que as temperaturas foliares atingidas pelo IRGA estiveram diretamente relacionadas às diferenças na temperatura do ar, umidade relativa e precipitação, pois: os cinco dias que antecederam a coleta na FMT apresentaram as maiores temperaturas do ar, menor umidade relativa e ausência de precipitação; os cinco dias que antecederam a coleta na FV apresentaram temperaturas intermediárias, umidade relativa intermediária e presença de precipitação; e os cinco dias que antecederam as medições na FMR apresentam a menor temperatura do ar, maior umidade relativa e maiores níveis de precipitação (dados não apresentados). Deste modo, a limitação para promover maiores temperaturas foliares neste trabalho, pode estar relacionada a limitação do método utilizado, uma vez que este tipo de dificuldade também pode ser verificado em outras pesquisas (Lerdau & Keller, 1997; Lerdau & Throop, 1999; Harley *et al.*, 2004).

### 6.2.2. Fotossíntese

A resposta da fotossíntese ao aumento da temperatura para as três fases foliares apresentou-se em uma curva com um comportamento parabólico (Figura 13). Este comportamento foi similar a outros trabalhos, que demonstraram que as curvas foram caracterizadas por um aumento da fotossíntese até a temperatura ótima e um decréscimo da mesma nas temperaturas superiores à mesma (Niu *et al.*, 2007; Pimentel *et al.*, 2007; Alonso *et al.*, 2008; Santos Jr., 2008; Doughty, 2011). Adicionalmente, Tribuzy (2005) apresentou este comportamento para *E. coriacea* ocorrente na mesma área deste estudo, sendo demonstrada uma curva de resposta entre aproximadamente 21°C e 47°C.

Este comportamento se deve ao fato de que a temperatura exerce grande influência sobre os processos fisiológicos das plantas, dentre os quais destaca-se a fotossíntese como um dos processos mais sensíveis (Wahid *et al.*, 2007). Assim, a redução da fotossíntese decorrente do aumento da temperatura pode ser originada por tais efeitos: aumento da respiração, diminuição da estabilidade das membranas, danos causados no aparato fotoquímico, aumento da fotorrespiração, desestruturação/inativação das enzimas envolvidas na fixação e redução de CO<sub>2</sub>, diminuição da difusão do CO<sub>2</sub> no mesófilo foliar, aumento da resistência estomática, acúmulo de carboidratos, diminuição do fator especificidade da Rubisco, aumento da atividade de radicais livres, aumento da atividade de clorofilases, etc (Baldochi & Amthor, 2001; Medlyn *et al.*, 2002a, 2002b; Pons & Welchen, 2003; Bernachi *et al.*, 2001; Sage & Kubien, 2007; Schrader *et al.*, 2007). Somado a isso, em estudo realizado com folhas expostas ao sol, verificou-se que a baixa ativação da Rubisco sob alta temperatura, causada por uma inativação mais rápida da Rubisco e por uma reativação mais lenta da enzima termosensitiva, conduz a uma limitação metabólica da fotossíntese, enquanto que a cadeia transportadora de elétrons ainda pode continuar funcionando, demonstrando que a etapa bioquímica é mais sensível ao aumento da temperatura que a etapa fotoquímica da fotossíntese (Feller, 2006).

A fase fenológica demonstrou efeito sobre as respostas fotossintéticas em relação ao aumento da temperatura (Tabela 5), a FMR apresentou as maiores taxas máximas de fotossíntese, seguida da FMT e da FV, sugerindo que o envelhecimento foliar age na redução da capacidade fotossintética, fazendo com que folhas velhas ou

senescentes sejam menos eficientes com o aumento da temperatura. Kuhn *et al.* (2004b) também encontraram valores inferiores de assimilação de carbono pelas folhas de amadurecimento tardio e senescentes, comparados às folhas de amadurecimento recente em todas as temperaturas ao longo do dia. Deste modo, embora a curva de resposta fotossintética tenha sido similar, ocorreram diferenças nas taxas fotossintéticas entre as fases foliares, sugerindo que há a necessidade de estudos que considerem a resposta fotossintética em relação ao aumento da temperatura em diferentes fases fenológicas.

A temperatura ótima para a fotossíntese apresentou-se similar entre as FMR e FMT, entretanto, a FV demonstrou a maior temperatura para fotossíntese ótima (Tabela 5), isto, provavelmente, decorra do fato de que a reduzida atividade fotossintética na FV fez com que a mesma exigisse maiores temperaturas para a ativação da enzima Rubisco. Isto é comparável às respostas apresentadas por espécies sujeitas a condições de estresse, pois, em trabalho realizado com espécies tropicais sujeitas a condições de alagamento periódico, apresentou-se valores de temperatura ótima para fotossíntese entre 28,9 a 32,2 °C no período não alagado e entre 31,3 a 33,8 °C no período alagado (Santos Jr., 2008).

Em geral, a temperatura ótima para a fotossíntese em plantas C3 pode variar de 20 a 35°C (Schrader *et al.*, 2007). Alguns estudos realizados com espécies tropicais demonstraram o intervalo de 26 a 34°C para a temperatura ótima da fotossíntese (Koch *et al.*, 1994; Ishida *et al.*, 1999; Keller & Lerdau, 1999; Lerdau & Throop, 1999; Graham *et al.*, 2003; Tribuzy, 2005; Santos Jr., 2008; Doughty, 2011). Todavia, neste estudo as temperaturas ótimas variaram de, aproximadamente, 32 °C a 37,5 °C (Tabela 5), isto, provavelmente, ocorra em função do fato de que as folhas consideradas para este estudo são adaptadas às condições de alta incidência de luz no topo da copa, logo, podem ser tolerantes a maiores temperaturas e apresentar maior temperatura ótima. Além disso, Tribuzy (2005), que apresentou temperatura ótima para folhas de sombra da espécie *E. coriacea* em cerca de 29,5 °C, o que sugere que as folhas de sombra apresentam menor temperatura ótima para a fotossíntese porque são adaptadas a um microclima diferenciado (menos radiação solar incidente e menor temperatura). O autor ainda argumenta que todas as espécies analisadas, tanto em folhas de sol quanto em folhas de sombra, apresentaram correlação significativa entre

a temperatura foliar e a incidência de radiação fotossinteticamente ativa, bem como, entre a temperatura foliar e a umidade relativa, sendo apontadas temperaturas foliares máximas para folhas de sombra da espécie *E. coriacea* entre 37,9 e 46,7°C, em condições de 45% de umidade relativa e irradiância de 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , no período seco; e temperaturas foliares mínimas entre 21,2 e 22,6 °C, em condições de 100% de umidade relativa e 50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , no período chuvoso.

Neste estudo foi verificado que a redução da taxa fotossintética em todas as fases fenológicas, devido ao aumento da temperatura a partir da temperatura ótima para a fotossíntese, foi acompanhada pela redução da condutância estomática, o que foi fortemente evidenciado na FV, pois a mesma ao apresentar as menores taxas fotossintéticas, também, apresentou as menores taxas de condutância estomática. Este decréscimo nas taxas de condutância estomática refletiu na diminuição das taxas transpiratórias em todas as fases foliares, sendo observado que, muito embora a transpiração tenha aumentado com o aumento da temperatura, as reduzidas taxas de condutância estomática em altas temperaturas limitaram este processo (Figura 15). Estes resultados foram semelhantes aos apresentados por Tribuzy (2005), como também, aos resultados apresentados por Pons e Welchen (2003) em estudo com *Eperua glandiflora* e Chang e Lin (2007) em estudo com *Litchi chinensis*, que concluíram que a diminuição da abertura estomática, devido ao aumento da temperatura foliar, contribuiu para a diminuição da fotossíntese. Ademais, Tribuzy (2005) ainda sugere que a redução da taxa fotossintética, devido ao declínio da condutância estomática, pode também ser acompanhada pelo aumento da taxa respiratória com a elevação da temperatura.

A temperatura ótima da transpiração foi 7,7 °C maior que a temperatura ótima para a fotossíntese na FMT (Tabela 5); mesmo que as folhas FV e FMR não tenham apresentado diferenças entre estas temperaturas ótimas nos valores observados, é esperado que a temperatura ótima de transpiração seja maior que a temperatura ótima de fotossíntese, como foi apresentado em outros trabalhos (Santos Jr., 2008). Diante destes resultados, é possível especular que os dados de transpiração nas FMR e FV podem ter sido influenciados por instabilidades nas leituras do equipamento durante a medida.

A temperatura ótima para a condutância estomática foi inferior a temperatura ótima para a fotossíntese em todas as fases foliares (Tabela 5), sendo a diferença mais evidente na FV, novamente, ressaltando o efeito do envelhecimento sobre a atividade metabólica da folha. Estes resultados corroboram aos encontrados em folhas maduras por Tribuzi (2005) e Santos Jr. (2008).

Sumariamente, a variação da temperatura foliar causou mudanças no padrão de resposta da taxa assimilatória de CO<sub>2</sub> em todas as fases foliares, adicionalmente, foi observado que o envelhecimento foliar desfavoreceu as respostas fotossintéticas com o aumento da temperatura. O fator primário a causar a redução destas taxas após a temperatura ótima foi , provavelmente, o declínio acentuado da condutância estomática.

### **6.2.3. Relação entre fotossíntese e emissão de isopreno**

As respostas fotossintéticas e de emissão de isopreno ao aumento da temperatura demonstraram curvas com comportamentos diferentes (Figura 19), sendo demonstrado o comportamento parabólico para a fotossíntese e exponencial para a emissão de isopreno, estes resultados corroboram os encontrados por Lerdaу e Keller (1997), Lerdaу e Throop (1999) e Harley *et al.* (2004).

Esta diferença nas curvas provocou diferentes temperaturas ótimas para fotossíntese e emissão de isopreno, sendo a primeira a apresentar menores temperaturas ótimas (Tabela 8). Outras pesquisas exibem resultados semelhantes, verificando-se que a fotossíntese começa a declinar entre os valores de, aproximadamente, 30°C e 40°C, e que a emissão de isopreno continua crescente até temperaturas iguais ou maiores que 40°C (Lerdaу e Keller, 1997; Lerdaу & Throop, 1999). Adicionalmente, Lerdaу e Throop (1999) apresentaram que, embora tenha ocorrido alta variabilidade na taxa basal de isopreno entre as espécies analisadas, a forma das curvas de resposta de emissão de isopreno em relação à temperatura foram similares para a maioria das espécies, apresentando-se cada vez mais íngremes com o aumento da temperatura. Todavia, ainda que as temperaturas ótimas para emissão tenham sido sugeridas neste trabalho, valores mais exatos não puderam ser propostos, pois como ressaltado anteriormente (seção 6.2.1.), as FV e FMR não atingiram temperaturas acima de 42,7 e 39,7°C, respectivamente. Desta forma, entende-se que

testes com temperaturas mais elevadas podem ser úteis para explicitar a temperatura ótima de emissão nestas fases fenológicas, pois, para as FV e FMR, em medidas realizadas em temperaturas menores posteriormente às maiores, foram apresentados valores de emissão superiores aos encontrados anteriormente na mesma faixa de temperatura, sugerindo que a capacidade máxima de produção e emissão deste composto ainda não tenha sido atingida (Figura 19). Todavia, tomando-se como base as temperaturas ótimas para FMT, pode-se sugerir que diferença entre as temperaturas ótimas de emissão e fotossíntese pode ser cerca de 10°C.

A ausência de tratamentos com temperaturas superiores às supracitadas, também, pode ter influenciado na maneira pela qual o modelo G99, para predição de emissão em relação a temperatura, apresentou as temperaturas ótimas (Tabela 8), pois a forma da curva de resposta da emissão em relação a temperatura, incluindo a temperatura ótima, muda de acordo com o crescimento da temperatura (Pétron *et al.*, 2001).

O comportamento exponencial de emissão similar entre as diferentes fases fenológicas, como também, o comportamento similar de redução da condutância estomática com o aumento da temperatura, demonstraram correlação significativa e negativa (Figura 12), reforçando o que é proposto por Fall e Monson (1992) que apresentaram a independência da emissão de isopreno quando a condutância estomática é reduzida. Contudo, a reduzida condutância estomática em níveis altos de temperatura promoveu a redução da atividade transpiratória, fato que diminuiu a energia dissipada na forma de calor latente. Deste modo, a redução da dissipação de energia, somada ao fato de que a produção de isopreno aumenta com a temperatura, salienta a hipótese de que este composto dentro das folhas pode melhorar a termotolerância da fotossíntese, como reportado por Sharkey e Singsaas (1995). A prova definitiva de que o isopreno provê a termotolerância requer o conhecimento do mecanismo pelo qual este processo se completa. Contudo, dadas as incertezas de como altas temperaturas causam danos à fotossíntese, é difícil hipotetizar como o isopreno age na proteção contra este aquecimento. Por outro lado, se o isopreno provê substancial termotolerância, os danos causados pelas altas temperaturas deveriam ter alguma relação com o que o isopreno pode influenciar (Sharkey, 2005). Ademais, outras pesquisas reforçaram a hipótese da termotolerância provida ao

processo fotossintético, uma vez que foi apresentado que as espécies que emitem isopreno apresentam maiores valores de fotossíntese em temperaturas mais elevadas comparadas as mesmas espécies quando a emissão foi inibida (Peñuelas *et al.*, 2005; Velikova & Loreto, 2005).

Como mencionado anteriormente, medidas de fotossíntese e emissão de isopreno nas FV e FMR em menores temperaturas, realizadas posteriormente a maiores temperaturas, apresentaram para ambos os processos valores superiores aos encontrados anteriormente (Figura 19). Isto reforça a idéia de que o isopreno aumenta a termotolerância para a fotossíntese, pois a maior quantidade deste composto sugere o favorecimento deste processo relacionado à recuperação da maquinaria fotossintética. Assim, a termotolerância pode ser muito mais facilmente vista durante a recuperação de condições de aquecimento devido a altas temperaturas (retorno a temperaturas menores), que durante os episódios iniciais de estresse causados pelo aumento da temperatura (Sharkey *et al.*, 2001 ; Velikova & Loreto, 2005). No entanto, é importante ressaltar que esta hipótese precisa ser avaliada em novos experimentos que possam elucidar até que período de tempo o retorno da dinâmica fotossintética a temperaturas menores continua demonstrando tal resposta.

A termotolerância atribuída ao processo fotossintético pode, também, ser sugerida pelo fato de que, com o aumento da temperatura, maior porcentagem de carbono assimilado foi emitido por meio de isopreno (Figura 20). A FV foi a que apresentou a menor porcentagem e a FMR a maior, desta maneira, a alta porcentagem de emissão de carbono na forma de isopreno pela FMR sugere que folhas neste estágio fenológico investem mais carbono para a produção e emissão de isopreno, o que às protege contra às altas temperaturas e às mantêm em condições favoráveis para a alta atividade fotossintética. Por outro lado, a alta porcentagem de carbono emitido por isopreno pela FMR pode ser decorrente da maior taxa assimilatória apresentada pela mesma, fazendo com que o dispêndio de carbono para a produção deste composto seja relativamente reduzido, uma vez que ao estabelecer comparações entre os resultados apresentados pelas tabelas 7 e 9, observa-se que quando a porcentagem de emissão de carbono por meio de isopreno foi tratada nas condições padrão obtidas pela curva de luz, a FV foi a fase fenológica que apresentou maior porcentagem de emissão de carbono.

Deste modo, embora as fases foliares tenham sido as mesmas, tanto para a curva de luz quanto para a curva de temperatura, as medidas foram realizadas em folhas diferentes, logo, um maior nível amostral pode descrever melhor estas respostas, pois é esperado que a emissão em condições padrão seja próxima para ambas as curvas e os resultados obtidos até então também apontam nesta direção.

## 7. Conclusões

---

A emissão de isopreno e fotossíntese apresentaram para ambas as curvas, luz e temperatura, as menores taxas fotossintéticas e os menores fluxos de emissão para a FV, taxas e fluxos intermediários para a FMT, e os maiores valores para ambos processos para a FMR, sugerindo que o envelhecimento foliar favorece a redução da atividade fotossintética e a produção e emissão de isopreno.

As temperaturas ótimas e irradiâncias de saturação foram diferentes para a fotossíntese e emissão de isopreno. Em relação a irradiância de saturação, a fotossíntese apresentou níveis de saturação inferiores aos da emissão deste composto, sendo este último a apresentar valores de emissão crescentes até a irradiância de 2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . As temperaturas ótimas demonstraram-se entre 32 e 37,5°C nas três fases foliares para a fotossíntese, e para a emissão de isopreno as temperaturas ótimas não apresentaram-se menores que, aproximadamente, 39,5°C. A fotossíntese foi mais sensível ao efeito do aquecimento, já para a emissão de isopreno, os dados sugerem que a mesma poderia aumentar até em temperaturas maiores às apresentadas.

A fotossíntese e emissão de isopreno apresentaram correlação significativa na curva de luz para as FV e FMR, pois estes processos apresentaram um comportamento semelhante ao modelo da hipérbole retangular. Já a curva de temperatura para ambos processos em todas as fases fenológicas, a correlação não foi significativa pelo fato da emissão de isopreno ter apresentado comportamento exponencial, diferente da fotossíntese que apresentou uma faixa de temperatura ótima. Assim, é sugerida a hipótese de termotolerância à fotossíntese, provida pela produção e emissão de isopreno.

Sumariamente, em relação às perspectivas ecofisiológicas e de modelagem atmosférica, estes resultados concordam com os argumentos: que o isopreno age como um protetor aos danos causados por altas temperaturas; que este composto é dependente da luz; e que o isopreno é ligado ao balanço de carbono foliar; como também, que o conhecimento das variações de emissão deste composto, em relação às variações de luz e de temperatura, pode contribuir para a compreensão das reações químicas que ocorrem na atmosfera.

## 8. Considerações Finais

---

Considerando que o isopreno é o composto mais abundante nas emissões de florestas tropicais, somado a sua influência sobre a química atmosférica e balanço de carbono, e que a sua emissão pode ser influenciada pela fenologia foliar e pelas variações de luz e de temperatura, este trabalho apresenta perspectivas para pesquisas futuras na Amazônia, no que tange:

- a efetuação de coletas, com maior amostragem, em diferentes espécies e com diferentes estádios fenológicos;
- a consideração de metodologias de coleta com a capacidade de provocar maiores temperaturas para as folhas;
- a verificação das possíveis diferenças de emissão, considerando as diferentes posições em que as folhas se localizam no dossel, relacionadas ao microclima (luz e temperatura) em que as mesmas estão adaptadas;
- a indentificação de possíveis mudanças nos padrões de emissões em diferentes estações do ano, a fim de se compreender se as possíveis variações de temperatura e de radiação solar disponível à superfície agem sobre a emissão deste composto.

## 9. Referências Bibliográficas

---

Affek, H. P.; Yakir, D. 2002. Protection by isoprene against singlet oxygen in leaves. *Plant Physiology*, 129: 269-277.

Ainsworth, E.A.; Rogers, A. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: Mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment*, 30: 258-270.

Alonso, A.; Pérez, P.; Morcuende, R.; Martinez-Carrasco, R. 2008. Future CO<sub>2</sub> concentrations, though not warmer temperatures, enhance wheat photosynthesis temperature responses. *Plant Physiology*, 132: 102–112.

Andreae, M. O., *et al.* 2002. Biogeochemical cycling of carbon, water, energy, trace gases and aerosols in Amazonia: The LBA-EUSTACH experiments. *Journal of Geophysical Research*, 107: 8066.

Aquino, C. A. B. 2006. *Identificação de Compostos Orgânicos Voláteis (COVs) emitidos por Florestas na região Amazônica*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Mato Grosso – UFMT, Cuiabá-MT. 106p.

Araújo, A. C.; Nobre, A. D.; Kruijt, B.; Elbers, J. A.; Dallarosa, R.; Stefani, P.; von Randow, C.; Manzi, A. O.; Culf, A. D.; Gash, H. C.; Valentini, R.; Kabat, P.; 2002. Comparative measurements of carbon dioxide fluxes from two nearby towers in a central Amazonian rainforest: The Manaus LBA site. *Journal of Geophysical Research*, 107: 8090.

Baldocchi, D. D.; Amthor, J. S. 2001. Canopy photosynthesis: history, measurements and models. *In: Terrestrial Global Productivity*. San Diego : Academic Press, 9-31.

Barkley, M.; Palmer, P.; Kuhn, U.; Kesselmeier, J.; Chance, K.; Kurosu, T. P.; Martin, R. V.; Helmig, D.; Guenther, A. 2008. Net ecosystem fluxes of isoprene over tropical South America inferred from Global Ozone Monitoring Experiment (GOME) observations of HCHO columns. *Journal of Geophysical Research*, 113: D20304.

- Barkley, M.; Palmer, P.; Smedt, I.; Karl, T.; Guenther, A.; Rozendael, M. 2009. Regulated large-scale annual shutdown of Amazonian isoprene emissions? *Geophysical Research Letters*, 36: L04803.
- Bernacchi, C. J.; Singsaas, E. L.; Pimentel, C.; Portis, A. R.; Long, S. P. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 24: 253-259.
- Buckley, T.N.; Farquhar, G.D.; Mott, K.A. 1999. Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 118: 132-143.
- Carneiro, V. M. C. 2004. *Composição Florística e análise estrutural da floresta primária de terra firme da bacia do Rio Cuieiras, Manaus-AM*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus-AM. 77p.
- Chang, J-C.; Lin, T-S. 2007. Gas exchange in litchi under controlled and field conditions. *Scientia Horticulturae*, 114: 268-274.
- Chauvel, A. 1982. Os latossolos amarelos, álicos, argilosos dentro dos ecossistemas das bacias experimentais do INPA e da região vizinha. *Acta Amazonica*, 12: 47-60.
- Claeys, M.; Graham, B.; Vas, G.; Wang, W.; Vermeylen, R.; Pashynska, V.; *et al.* 2004. Formation of secondary organic aerosols through photooxidation of isoprene. *Science*, 303: 1173–1176.
- Crutzen, P. J.; Fall, R.; Galbally, I.; Lindinger, W. 1999. Parameters for global ecosystem models. *Nature*, 399, 535.
- Doughty, C. E. 2011. An *In Situ* Leaf and Branch Warming Experiment in the Amazon. *Biotropica*, 1-8.
- Fall, R.; Monson, R.K. 1992. Isoprene emission rate and intercellular isoprene concentration as influenced by stomatal distribution and conductance. *Plant Physiology*, 100: 987-992.

Fehsenfeld, F.; Calvert, J.; Fall, R.; Goldan, P.; Guenther, A.; Hewitt, C.; Lamb, B.; Liu, S.; Trainer, M.; Westberg, H.; Zimmerman, P. 1992. Emissions of volatile organic compounds from vegetation and the implications for atmospheric chemistry. *Global Biogeochemistry Cycles*, 6: 389-430.

Feller, U. 2006. Stomatal opening at elevated temperature an underestimated regulatory mechanism? *Gen. Appl. Plant Physiology*, Special issue, 19-31.

Fuentes, J. D.; Lerdau, M.; Atkinson, R.; Baldocchi, D.; Botteneheim, J. W.; Ciccioli, P.; Lamb, B.; Geron, C.; Gu, L.; Guenther, A. 2000. Biogenic hydrocarbons in the atmosphere boundary layer: a review. *Bull. Am. Met. Soc.* 81: 1537-1575.

Gounaris, K.; Brain, A. P. R.; Quinn, P. J.; Williams, W. P. 1984. Structural reorganization of chloroplast thylakoid membranes in response to heat stress. *Biochim. Biophys. Acta*, 766: 198-208.

Graham, E. A.; Mulkey, S. S.; Kitajima, K.; Phillips, N. G.; Wright, S. J. 2003. Cloud cover limits net CO<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100: 572-576.

Guenther, A. 2002. The contribution of reactive carbon emissions from vegetation to the carbon balance of terrestrial ecosystems. *Chemosphere*, 49: 837-844.

Guenther, A.; Baugh, B.; Brasseur, G.; Greenberg, J.; Harley, P.; Klinger, L.; Serca, D.; Vierling, L. 1999. Isoprene emission estimates and uncertainties for the Central African EXPRESSO study domain. *Journal of Geophysical Research*, 104: 30625-30639.

Guenther, A.; Hewitt, C. N.; Erickson, D.; Fall, R.; Geron, C.; Graedel, T.; Harley, P.; Klinger, L.; Lerdau, M.; McKay, W. A.; Pierce, T.; Scholes, B.; Steinbrecher, R.; Tallamraju, R.; Taylor, J.; Zimmerman, P. 1995. A global model of natural volatile organic compounds emissions. *Journal of Geophysical Research*, 100: 8873-8892.

Guenther, A.; Karl, T.; Harley, P.; Wiedinmyer, C.; Palmer, P.; Geron, C. 2006. Estimates of global terrestrial isoprene emissions using MEGAN (Model of Emissions of Gases and Aerosols from Nature). *Atmospheric Chemistry and Physics*, 6: 3181-3210.

Guenther, A.; Zimmerman, P. R.; Harley, P.; Monson, R.; Fall, R. 1993. Isoprene and monoterpene emission rate variability: model evaluations and sensitivity analysis. *Journal of Geophysical Research*, 98: 12609–12617.

Harley P.; Monson R. K.; Lerdau, M. T. 1999. Ecological and evolutionary aspects of isoprene emission from plants. *Oecologia*, 118: 109–123.

Harley, P.; Litvak, M. E.; Sharkey, T. D.; Monson, R. K. 1994. Isoprene emission from velvet bean leaves: interactions between nitrogen availability, growth, photon flux density and leaf development. *Plant Physiology*, 105: 279-285.

Harley, P.; Vasconcelos, P.; Vierling, L.; Pinheiros, C.; Greenberg, J.; Guenther, A.; Klinger, L.; Almeida, S.; Neill, D.; Baker, T.; Phillips, O.; Malhi Yadvinder. 2004. Variation in potential for isoprene emissions among Neotropical forest sites. *Global Change Biology*, 10: 630-650.

Huete, A.; Didan, K.; Shimabukuro, Y.; Ratana, P.; Saleska, S.; Hutyyra, L.; Yang, W.; Nemani, R.; Myneni, R. 2006. Amazon rainforests green-up with sunlight in dry season. *Geophysical Research Letters*, 33: L06405.

Ishida, A.; Toma, T.; Marjenah. 1999. Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conifera*, a tropical pioneer tree. *Tree Physiology*, 19: 467-473.

Jacob, D. J.; Wofsy, S. C. 1988. Photochemistry of Biogenic Emissions over the Amazon Forest. *Journal of Geophysical Research*, 93: 1477-1486.

Jardim, F. C. S.; Hosokawa, R. T. 1987. Estrutura da floresta equatorial úmida da Estação Experimental de Silvicultura Tropical do INPA. *Acta Amazonica*, 16/17(único): 411-508.

Jun-wen, C.; Kun-fang, C. 2005. Plant VOCs emission: a new strategy of thermotolerance. *Journal of Geophysical Research*, 16: 323-326.

Karl, T.; Guenther, A.; Yokelson, R. J.; Greenberg, J.; Potosnak, M.; Blake, D. R.; Artaxo, P. 2007. The tropical forest and fire emissions experiment: Emission, chemistry, and transport of biogenic volatile organic compounds in the lower atmosphere over Amazonia. *Journal of Geophysical Research*, 112: D18302.

Karl, T.; Guenther, A.; Turnipseed, A.; Tyndall, G.; Artaxo, P.; Martin, S. 2009. Rapid formation of isoprene photo-oxidation products observed in Amazonia. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 9: 7753-7767.

Keller, M.; Lerdau, M. 1999. Isoprene emission from tropical forest canopy leaves. *Global Biogeochemical Cycles*, 13: 19-29.

Kesselmeier, J.; Ciccioli, P.; Kuhn, U. *et al.* 2002a. Volatile organic compound emissions in relation to plant carbon fixation and the terrestrial carbon budget. *Global Biogeochemical Cycles*, 16: 1126.

Kesselmeier, J.; Kuhn, U.; Rottenberger, S.; Biesenthal, T.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Andreae, M. O.; Ciccioli, P. *et al.* 2002b. Concentrations and species composition of atmospheric volatile organic compounds (VOCs) as observed during the wet and dry season in Rondônia (Amazonia). *Journal of Geophysical Research*, 10: 1029.

Kesselmeier, J.; Kuhn, U.; Wolf, A.; Andreae, P.; Ciccioli, E.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Guenther, A.; Greenberg, J.; De Castro Vasconcellos, P.; Oliva, T.; Tavares, T.; Artaxo, P. 2000. Atmospheric volatile organic compounds (VOC) at a remote tropical Forest site in central Amazonia. *Atmospheric Environment*, 34: 4063-4072.

Kesselmeier, J.; Staudt, M. 1999. Biogenic volatile organic compounds (VOC): an overview on emission, physiology and ecology. *Journal of Atmospheric Chemistry*. 33: 23-88.

Kitajima, K.; Mulkey, S.; Samaniego, M.; Wright, A. J. 2002. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species. *American Journal of Botany*, 89: 1925-1932.

Koch, G. W.; Amthor, J. S.; Goulden, M. L. 1994. Diurnal Patterns of Leaf Photosynthesis Conductance and Water Potential at the Top of a Lowland Rain-Forest Canopy in Cameroon - Measurements from the Radeau-Des-Cimes. *Tree Physiology*, 14: 347-360.

Kuhn, U.; Andreae, M. O.; Ammann, C.; Araújo, A. C.; Brancaleoni, E.; Ciccioli, P.; Dindorf, T.; Frattoni, M.; Gatti, L. V.; Ganzeveld, L.; Kruijt, B.; Lelieveld, J.; Lloyd, J.; Meixner, F. X.; Nobre, A. D.; Püschl, U.; Spirig, C.; Stefani, P.; Thielmann, A.; Valentini, R.; Kesselmeier, J. 2007. Isoprene and monoterpene fluxes from Central Amazonian rainforest inferred from tower-based and airborne measurements, and implications on the atmospheric chemistry and the local carbon budget. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 7: 2855-2879.

Kuhn, U.; Rottenberger, S.; Biesenthal, T. 2002. Isoprene and monoterpene emissions of Amazonian tree species during the wet season: Direct and indirect investigations on controlling environmental functions. *Journal of Geophysical Research*, 107: 8071.

Kuhn, U.; Rottenberger, S.; Biesenthal, T.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Tavares, T. M.; Kesselmeier, J. 2004a. Seasonal differences in isoprene and light-dependent monoterpene emission by Amazonian tree species. *Global Change Biology*, 10: 663-682.

Kuhn, U.; Rottenberger, T.; Biesenthal, T.; Wolf, A.; Schebeske, G.; Ciccioli, P.; Kesselmeier, J. 2004b. Strong correlation between isoprene emission and gross photosynthetic capacity during leaf phenology of the tropical tree species *Hymenaea courbaril* with fundamental changes in volatile organic compounds emission composition during early leaf development. *Plant, Cell & Environment*, 27: 1469-1485.

Kuzma, J., Fall, R. 1993. Leaf isoprene emission rate is dependent on leaf development and the level of isoprene synthase. *Plant Physiology*, 101: 435-440.

Lerdau, M. T.; Throop, H. L. 1999. Isoprene emission and photosynthesis in a tropical forest canopy: Implications for model development. *Ecological Applications*, 9: 1109-1117.

Lichtenthaler, H. K. 1999. The 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 50: 47-65.

Lima Filho, D. A.; Matos, F. D. A.; Amaral, I.L.; Revilla, J.; Coêlho, L. S.; Ramos, J.F.; Santos, J.L. dos. 2001. Inventário florístico de floresta ombrófila densa de terra firme, na região do rio Urucu-AM, Brasil. *Acta Amazonica*, 31: 565-579.

Lima filho, D. A.; Revilla, J.; Amaral, I. L.; Matos, F. D.; Coêlho, L. S.; Ramos, J.F.; Silva, G.B.; Guedes, J. O. 2004. Aspectos florísticos de 13 hectares da área de Cachoeira Porteira-PA. *Acta Amazonica*, 34: 415-423.

Litvak, M.E.; Loreto, F.; Harley, P.C.; Sharkey, T.D.; Monson, R.K. 1996. The response of isoprene emission rate and photosynthetic rate to photon flux and nitrogen supply in aspen and white oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 19: 549-559.

Loreto, F.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Cecinato, A.; Frattoni, M. 1998. Measurement of isoprenoid content in leaves of Mediterranean *Quercus* spp. by a novel and sensitive method and estimation of the isoprenoid partition between liquid and gas phase inside the leaves. *Plant Science*, 136: 25-30.

Loreto, F.; Ciccioli, P.; Brancaleoni, E.; Cecinato, A.; Sharkey, T. 1996a. Different sources of reduced carbon contribute to form three classes of terpenoid emitted by *Quercus ilex* L. leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93: 9966-9969.

Loreto, F.; Ciccioli, P.; Cecinato, A.; Brancaleoni, E.; Frattoni, M.; Fabozzi, C.; Tricoli, D. 1996b. Evidence of the photosynthetic origin of monoterpenes emitted by *Quercus ilex* L. leaves by <sup>13</sup>C labeling. *Plant Physiology*, 110: 1317-1322.

Loreto, F.; Velikova, V. 2001. Isoprene produced by leaves protects the photosynthetic apparatus against ozone damage, quenches ozone products, and reduces lipid peroxidation of cellular membranes. *Plant Physiology*, 127: 1781-1787.

McWilliams, A. L.C., Cabral, O. M. R., Gomes, B. M. *et al.* 1996. Forest and pasture leaf-gas exchange in South-West Amazonia. *In: Amazonian Deforestation and Climate* (ed. Gash J. H. C. *et al.*), New York: John Wiley, USA, 265–285.

Medlyn, B. E.; Dreyer, E.; Ellsworth, D. 2002a. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. II. A review of experimental data. *Plant, Cell & Environment*, 25: 1167–1179.

Medlyn, B. E.; Loustau, D.; Delzon, S. 2002b. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Plant, Cell & Environment*, 25: 1155–1165.

Monson, R. K.; Harley, P. C.; Litvak, M. E.; Wildermuth, M.; Guenther, A. B.; Zimmerman, P. R.; Fall, R. 1994. Environmental and developmental controls over the seasonal pattern of isoprene emission from aspen leaves. *Oecologia* 99: 260–270.

Monson, R. K.; Trahan, N.; Rosenstiel, T. N.; Veres, P.; Moore, D.; Wilkinson, M.; Norby, R. J.; Volder, A.; Tjoelker, M. G.; Briske, D. D.; Karnosky, D. F.; Fall, R. 2007. Isoprene emissions from terrestrial ecosystems in response to global change: minding the gap between models and observations. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, 365: 1677-1695.

Mori, S. A. A Família da Castanha-do-Pará: Símbolo do Rio Negro. *In: Florestas do Rio Negro*. São Paulo: UNIP, 2001.

Mori, S. A.; Lepsch-Cunha, Nadja. 1995. The Lecythidaceae of a Central Amazonian Moist Forest. *Memoirs of The New York Botanical Garden*, 75: 34-46.

Myneni, R.; Yang, W.; Nemani, R.; Huete, A.; Dickinson, R.; Knyazikhin, Y.; Didan, K.; Fu, R.; Juárez, R.; Saatchi, S.; Hashimoto, H.; Ichii, K.; Shabanov, N.; Tan, B.; Ratana, P.; Privette, J.; Morisette, J.; Vermote, E.; Roy, D.; Wolfe, R.; Field, M.; Running, S.; Votava, P.; El-Saleous, N.; Devadiga, S.; Su, Y.; Salomonson, V. 2007. Large seasonal swings in leaf area of Amazon rainforests. *PNAS*, 104: 4820-4823.

Niinemets, U.; Hauff, K.; Bertin, N.; Tenhunen, J. D.; Steinbrecher, R.; Seufert, G. 2002. Monoterpene emissions in relation to foliar photosynthetic and structural variables in Mediterranean evergreen *Quercus* species. *New Phytologist*, 153: 243-256.

Niinemets, U.; Loreto, F.; Reichstein, M. 2004. Physiological and physicochemical controls on foliar volatile organic compound emissions. *Trends in Plant Science*, 9: 180-186.

Nilsen, E.T.; Orcutt, D.M. 1996. *The physiology of plants under stress: abiotic factors*. John Wiley, New York. 230p.

Nishio, J. N. 2000. Why are higher plants Green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement. *Plant, Cell & Environment*, 7: 201-249.

Niu, S.; Li, Z.; Xia, J.; Han, Y.; Wu, M.; Wan, S. 2007. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. *Environmental and Experimental Botany*, 63: 91-101.

Oliveira, A. N.; Amaral, I. L.; Nobre, A. D.; Couto, L. B.; Sato, R. M.; Santos, J. L.; Ramos, J. 2002b. Composição e diversidade florística de uma floresta ombrófila densa de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, BRASIL, 2a. Conferência Científica Internacional do LBA, Manaus-AM.

Oliveira, A. N.; Amaral, I. L.; Ramos, M. B. P.; Nobre, A. D.; Couto, L. B.; Sahdo, R. M. 2008. Composição e diversidade florístico-estrutural de um hectare de floresta densa de terra firme na Amazônia Central, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica*, 38: 627-642.

Oliveira, A.A. de. 2000. Inventários quantitativos de árvores em florestas de terra firme: revisão com enfoque na Amazônia brasileira. *Acta Amazonica*, 30: 543-567.

Oliveira, M.A.J.; Bovi, M.L.A.; Machado, E.C.; Gomes, M.M.A.; Habermann, G.; Rodrigues, J.D. 2002a. Fotossíntese, condutância estomática e transpiração em pupunheira sob deficiência hídrica. *Scientia Agricola*, 59: 59-63.

Pacifico, F; Harrison, S. P.; Jones, C. D.; Sitch, S. 2009. Isoprene emissions and climate. *Atmospheric Environment*, 43: 6121-6135.

Peñuelas, J.; Llusà, J.; Asensio, D.; Munné-Bosch, S. 2005. Linking isoprene with plant thermotolerance, antioxidants, and monoterpene emissions. *Plant, Cell & Environment*, 28: 278-286.

Pétron, G.; Harley, P.; Greenberg, J.; Guenther, A. 2001. Seasonal temperature variations influence isoprene emission. *Geophysical Research Letters*, 28: 1707-1710.

Pimentel, C.; Bernacchi, C.; Long, S. 2007. Limitations to photosynthesis at different temperatures in the leaves of Citrus limon. *Braz J. Plant Physiology*, 19: 141-147.

Pons, T. L.; Welschen, R. A. M. 2003. Midday depression of net photosynthesis in ten tropical rainforest tree *Eperua grandiflora* contributions of stomatal and internal conductances, respiration and Rubisco functioning, *Tree Physiology*, 23: 937-947

Prado, C.H.B.A., Wenhui, Z., Rojas, M.H.C., Souza, G.M. 2004. Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community. *Brazilian Journal Plant Physiology*, 16: 7–16.

PTR-MS. IONICON Analytik Gesellschaft m.b.H., Austria. Disponível em: [www.ptrms.com](http://www.ptrms.com). Acesso em: 18 jul 2010.

Rasmussen, R. A.; Khalil, A. K. 1988. Isoprene over the Amazon Basin. *Journal of Geophysical Research*, 93: 1417-1421.

Rinne, H.; Guenther, A.; Greenberg, J.; Harley, P. 2002. Isoprene and monoterpene fluxes measured above Amazonian rainforest and their dependence on light and temperature. *Atmospheric Environment*. 36: 2421-2426.

Rizzo, L. V.; Artaxo, P.; Karl, T.; Guenther, A. B.; Greenberg, J. 2010. Aerosol properties, in-canopy gradients, turbulent fluxes and VOC concentrations at a pristine forest site in Amazonia. *Atmospheric Environment*, 44: 503-511.

Rodríguez-Concepción, M.; Forés, O.; Martínez-García, J. F.; Gonzalez, V.; Phillips, M. A.; Boronat, A. 2004. Distinct light-mediated pathways regulate the biosynthesis and exchange of isoprenoid precursors during Arabidopsis seedling development. *The Plant Cell*, 16: 144-156.

- Sage, R.; Kubien, D. S. 2007. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 30: 1086–1106.
- Sanadze, G. A. 2004. Biogenic isoprene (a review). *Russian Journal of Plant Physiology*, 51: 729-741.
- Sanderson, M. G.; Jones, C. D.; Collins, W. J.; Johnson, C. E.; Derwent, R. G. 2003. Effect of climate change on isoprene emissions and surface ozone levels. *Geophysical Research Letters*, 30: ASC4.1-ASC4.4.
- Santos Jr., U.M. 2008. *Fisiologia e indicadores de estresse em árvores: estado nutricional, trocas gasosas e desempenho fotossintético em espécies arbóreas crescendo em ambientes alagados na Amazônia central*. Tese de Doutorado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia – INPA, Manaus-AM. 161p.
- Sauer, F.; Schafer, C.; Neeb, P.; Horie, O.; Moortgat, G. K. 1999. Formation of hydrogen peroxide in the ozonolysis of isoprene and simple alkenes under humid conditions. *Atmosphere Environment*, 33: 229-241.
- Schnitzler, J.P.; Lehning, A., Steinbrecher, R. 1997. Seasonal pattern of isoprene synthase activity in *Quercus robur* leaves and its significance for modeling isoprene emission rates. *Botanical Acta*, 11: 240–243.
- Schrader, S. M.; Kleinbeck, K. R.; Sharkey, T. D. 2007. Rapid heating of intact leaves reveals initial effects of stromal oxidation on photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 30: 671–678.
- Seinfeld, J.H. E Pandis, S.N. 1998. *Atmospheric Chemistry and Physics*, Ed: John Wiley & Sons Inc., New York.
- Shao, M.; Czapiewski, K. V.; Heiden, A. C.; Kobel, K.; Komenda, M. Koppmann, R.; Wildt, J. 2001. Volatile organic compound emissions from Scots pine: mechanisms and description by algorithms. *Journal of Geophysical Research*, 106: 20483-20491.
- Sharkey T. D.; Chen, X. Y.; Yeh, S. 2001. Isoprene increases thermotolerance of fosmidomycin-fed leaves. *Plant Physiology*, 125: 2001–2006.

Sharkey, T. D.; Singaas, E. L.; Lerdau, M. T., Geron, C. D. 1999. Weather effects on isoprene emission capacity and applications in emissions algorithms. *Ecological Applications*, 9: 1132–1137.

Sharkey, T. D. 1996. Isoprene synthesis by plants and animals. *Endeavor*, 20: 74-78.

Sharkey, T. D. 2005. Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by isoprene. *Plant, Cell & Environment*, 28: 269–277.

Sharkey, T. D.; Loreto, F. 1993. Water stress, temperature, and light effects on the capacity for isoprene emission and photosynthesis of *Kudzu* leaves. *Oecologia*, 95: 328-333.

Sharkey, T. D.; Singaas, E. L. 1995. Why plants emit isoprene. *Nature*, 374, 769.

Sharkey, T. D.; Wiberley, A. E.; Donohue, A. R. 2007. Isoprene Emission for Plants. *Annals of Botany*, 1- 14.

Sharkey, T. D.; Yeh, S. 2001. Isoprene emission from plants. *Annual Review of Plant Physiology plant Molecular Biology*, 52: 407-436.

Sharkey, T.D.; Singaas, E.L.; Vanderveer, P.J.; Geron, C. 1996. Field measurements of isoprene emission from trees in response to temperature and light. *Tree Physiology*, 16: 649-654.

Silva, C. P., 2010. *Estudos observacionais das principais fontes de emissão de compostos orgânicos voláteis (VOC) em floresta intacta de terra firme na Amazônia Central*. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia – INPA, Manaus-AM. 91p.

Silver, G., Fall, R. 1991. Enzymatic synthesis of isoprene from di-methylallyl diphosphate in aspen leaf extracts. *Plant Physiology*, 97: 1588-1591.

Singaas, E. L.; Lerdau, M.; Winter, K.; Sharkey, T. D. 1997. Isoprene increases thermotolerance of isoprene emitting species. *Plant Physiology*, 115: 1413-1420.

Siwko, M. E.; Marrink, S. J.; Vries, A. H.; Kozubek, A.; Uiterkamp, A. J. M. S.; Mark, A. E. 2007. Does isoprenem protect plant membranes from thermal shock? A molecular dynamics study. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1768: 198-206.

Souza, L. A. 2008. *Influência do microclima de uma floresta primária de baixio e de platô sobre a temperatura e trocas gasosa foliares de duas espécies arbóreas na Amazônia Central*. Dissertação de mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia – INPA, Manaus-AM. 104p.

Steiner, A. H.; Goldstein, A. L. 2007. Biogenic VOCs. *In: Volatile Organic Compounds in the Atmosphere*. Org: Koppmann, R. Oxford: Blackweel, 83-128.

Taipale, R.; Ruuskanen, T. M.; Rinne, J.; Kajos, M. K.; Hakola, H.; Pohja, T.; Kulmala, M. 2008. Technical Note: Quantitative long-term measurements of VOC concentrations by PTR-MS – measurement, calibration, and volume mixing ratio calculation methods. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 8: 6681-6698.

Taiz, L; Zeiger, E. 2004. *Fisiologia Vegetal*, trad. Eliane Romanato Santarém *et al.*, 3.ed. Porto Alegre: Artmed. 719p.

Tello, J.C.R. 1994. Aspectos fitossociológicos das comunidades vegetais de uma topossequência da Reserva Florestal Ducke do INPA, Manaus-AM. Tese de Doutorado, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/ Fundação Universidade do Amazonas, Manaus-AM. 301p.

Thornley, J. H. M. 1976. *Mathematical models in plant physiology, a quantitative approach to problems in plant and crop physiology*. London: *Academic Press*.

Trainer, M.; Williams, E. J.; Parrish, D. D.; Buhr, M. P.; Allwine, E. J.; Westberg, H. H.; *et al.* 1987. Models and observations of the impact of natural hydrocarbons on rural ozone. *Nature*, 329: 705–707.

Tribuzy, E. S. 2005. *Variações da temperatura foliar do dossel e o seu efeito na taxa assimilatória de CO<sub>2</sub> na Amazônia Central*. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo-USP, Piracicaba-SP. 102p.

- Trostdorf, C.; Gatti, L.; Yamazaki, A.; Potosnak, M.; Guenther, A.; Martins W.; Munger, J. 2004. Seasonal cycles of isoprene concentrations in the Amazonian rainforest. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions*, 4: 1291-1310.
- Velikova, V.; Loreto, F. 2005. On the relationship between isoprene emission and thermotolerance in *Phragmites australis* leaves exposed to high temperatures and during the recovery from heat stress. *Plant, Cell & Environment* 28: 318-327.
- Wahid, A.; Gelani, S.; Ashraf, M.; Foolad, M. R. 2007. Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61: 199–223.
- Wildermuth, M.C., Fall, R. 1998. Biochemical characterization of stromal and thylakoid-bound isoforms of isoprene synthase in willow leaves. *Plant Physiology* 116: 1111-1123.
- Wildermuth, M.C.; Fall, R. 1996. Light-dependent isoprene emission: characterization of a thylakoid-bound isoprene synthase in *Salix discolor* chloroplasts. *Plant Physiology*, 112: 171-182.
- Wilkinson, M. J., Monson, R. K.; Trahan, N.; Lee, S.; Brown, E.; Jackson, R. B.; Polley, H. W.; Fay, P. A. 2009. Leaf isoprene emission rate as a function of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Global Change Biology*, 15: 1189-1200.
- Williams, J.; Koppmann, R. 2007. Volatile Organic Compounds in *In: Volatile Organic Compounds in the Atmosphere*. Org: Koppmann, R. Orxford: Blackweel, 83-128.
- Williams, J.; Roberts, J. M.; Fehsenfeld, F. C.; Bertman, S. B.; Buhr, M. P., Goldan, P.D., *et al.* 1997. Regional ozone from biogenic hydrocarbons deduced from measurements of PAN, PPN, and MPAN. *Geophysical Research Letters*, 24: 1099–1102.
- Zimmerman, P. R.; Greenberg, J. P.; Westberg, C. E. 1988. Measurements of Atmospheric Hydrocarbons and Biogenic Emission Fluxes in Amazon Boundary Layer. *Journal of Geophysical Research*, 93: 1407-1416.