

Ministério da Ciência, Tecnologia, Inovações e Comunicações - MCTIC
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais - PPG CFT

**FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA E EMISSÕES DE ISOPRENO EM
FUNÇÃO DO AUMENTO DA TEMPERATURA EM INDIVÍDUOS DE *Vismia*
guianensis NA AMAZÔNIA CENTRAL**

TAYANA BARROZO RODRIGUES

Manaus, Amazonas

2019

TAYANA BARROZO RODRIGUES

**FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA E EMISSÕES DE ISOPRENO EM
FUNÇÃO DO AUMENTO DA TEMPERATURA EM INDIVÍDUOS DE *Vismia
guianensis* NA AMAZÔNIA CENTRAL**

ORIENTADOR: Dr. Kolby Jeremiah Jardine

Dissertação de mestrado submetido ao Programa de Pós-Graduação em Ciências de Florestas Tropicais do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências de Florestas Tropicais.

Manaus, Amazonas

2019

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS

DEFESA PÚBLICA DISSERTAÇÃO / PPG-CFT - INPA

Ata da Defesa Pública da Dissertação de Mestrado de TAYANA BARROZO RODRIGUES aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, realizada no dia 13 de março de 2019.

Aos treze dias do mês de março de 2019, às 09h00, no Auditório dos PPGs ATU/CFT/ECO, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado intitulada: "FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA E EMISSÕES DE ISOPRENO EM FUNÇÃO DO AUMENTO DA TEMPERATURA EM INDIVÍDUOS DE *Vismia guianensis* NA AMAZÔNIA CENTRAL" em conformidade com o Artigo 68 do Regimento Interno do PPG-CFT e Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) como parte final de seu trabalho para a obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS DE FLORESTAS TROPICAIS, área de concentração em *Manejo Florestal*. A Banca Examinadora foi constituída pelos seguintes professores doutores: SABRINA GARCIA (INPA), LILIANE MARTINS TEIXEIRA (IPAAM) e CACILDA ADÉLIA SAMPAIO DE SOUZA (INPA). O (a) Presidente da Banca Examinadora, Dr (a) Niro Higuchi (INPA) representando o orientador Dr. Kolby Jeremiah Jardine, por estar residindo permanentemente na Califórnia - EUA, deu início à sessão convidando os senhores membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares e informou sobre os procedimentos a serem observados para o prosseguimento do exame. A palavra foi, então, facultada ao (à) Mestrando (a) que apresentou uma síntese do seu estudo e respondeu às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Depois da apresentação e arguição, a referida Banca Examinadora se reuniu e decidiu por

A sessão foi encerrada às 11:45 e, para constar eu, Ana Serra Campos, Secretária do PPG-CFT lavrei a presente Ata, que depois de lida e aprovada foi assinada pelo Presidente e membros da Banca Examinadora. Banca Examinadora:

Dr (a) SABRINA GARCIA

Aprovado (a)

Reprovado (a)

Dr (a) LILIANE MARTINS TEIXEIRA


Aprovado (a)

Reprovado (a)

Dr (a) CACILDA ADÉLIA S. DE SOUZA

Aprovado (a)

Reprovado (a)



Dr. Niro Higuchi
Coordenador do PPG-CFT

R696f Rodrigues, Tayana Barrozo

FLUORESCÊNCIA DA CLOROFILA E EMISSÕES DE
ISOPRENO EM FUNÇÃO DO AUMENTO DA TEMPERATURA EM
INDIVÍDUOS DE *Vismia guianensis* NA AMAZÔNIA
CENTRAL / Tayana Barrozo Rodrigues; orientador
Kolby Jeremiah Jardine. -- Manaus:[s.l],
2019. 49 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós
Graduação em Ciências de Florestas Tropicais) --
Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA,
2019. 1. Processos fotossintéticos.
2. Fluorescência. 3. Emissão de isopreno. 4.
Mudança do clima. I. Jardine, Kolby Jeremiah,
orient. II. Título.

CDD: 333.75

Sinopse:

Estudou-se o efeito do aumento da temperatura nos processos fotossintéticos da espécie *Vismia guianensis* (Aubl) Pers. na Amazônia central, observando o comportamento da espécie e sua distribuição de energia a partir da energia luminosa e CO₂ para fotoquímica, reemissão de fluorescência e síntese e emissão de isopreno.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus pai, filho e espírito santo, que me acompanhou nessa caminhada me guiando e ensinando.

A minha mãe Vaneti, meu pai Cilas, minha irmã Mariana e meu marido Mário, que estiveram ao meu lado dando todo apoio e ajuda.

Aos meus tios, tias, primos, primas, sogra e cunhadas por todo apoio.

Ao meu orientador Dr. Kolby Jardine pelo acompanhamento, dedicação e ensino.

Ao Dr. Niro Higuchi por todo apoio e oportunidades desde 2013.

A toda equipe do laboratório de manejo florestal e equipe de campo, pela ajuda e companheirismo.

A nossa equipe do projeto Ngee, Valdiek, Jardel, Gustavo, Rosilena, Israel e Bruno pela companhia, campos, ajudas e conhecimentos.

A todos os amigos da sala de mestrado, Bruna, Jéssica, Larissa, Anne e Daisy pela companhia, amizade e ajuda.

As Dras. Adélia, Sabrina e Liliane que acreditaram que eu conseguia fazer um trabalho melhor.

A todos os professores, orientadores e coorientadores que tive e me passaram seus conhecimentos e incentivo.

As minhas amigas Fabricia, Geisa e Adriana pela amizade e aguentar os meus desabafos.

A todos os meus amigos da UFAM e do CFT por todo apoio.

Ao projeto NGEE-tropics, o qual fiz parte, ao projeto INCT pelo financiamento das idas ao campo, ao LMF pela logística e apoio, ao INPA e ao CFT pela oportunidade de ingressar no mestrado e ao CNPQ pela concessão da bolsa.

A todos que, de alguma forma, direta ou indireta, contribuíram para que a realização deste trabalho fosse possível.

Muito obrigada!

Epígrafe

**O coração do homem planeja o seu caminho,
mas o Senhor lhe dirige os passos.**

Provérbios 16:9

RESUMO

Os modelos climáticos indicam um aumento médio na temperatura global que pode afetar as florestas tropicais. Este aumento poderá refletir em consequência para os processos metabólicos das plantas como, por exemplo, a fotossíntese. Embora quase todas as plantas possam ser afetadas por este aumento futuro da temperatura média global, as espécies pioneiras são mais resistentes devido à ação da seleção natural e a ocupação de nichos específicos onde a incidência de radiação solar é predominante, além de apresentarem um ciclo de vida mais curto. Diante disso é necessário compreender os efeitos do aumento da temperatura nos processos fotoquímicos e assimilação de carbono nas espécies que possuem maior resistência à radiação e a temperatura como as plantas pioneiras. Sendo assim o objetivo deste estudo foi avaliar como a variação de temperatura foliar afeta o desempenho fotoquímico e o metabolismo do carbono de *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers. (Hypericaceae) na Amazônia central. Foram feitas curvas de temperatura em folhas adaptadas a luz e ao escuro em três indivíduos de *Vismia guianensis*. Para cada temperatura, foram coletados dados de fluorescência, fotossíntese e cartuchos de dessorção térmica capazes de armazenar compostos orgânicos voláteis (COVs) afim de se verificar possíveis emissões de isopreno. Para a coleta destas variáveis foi utilizado um analisador de gás à infravermelho (modelo LI 6400 - XT), com sistema de coleta de COVs adaptado na câmara do equipamento. Nas temperaturas mais altas foram encontrados os maiores valores de taxa de transporte de elétrons (ETR), eficiência operacional do fotossistema II (ϕ PSII), proporção de centros de reação abertos (qP) e emissões de isopreno e em contrapartida foram observados menores valores de condutância estomática (g_s). A fotossíntese líquida (P_n) e a transpiração (E) apresentaram uma temperatura ótima seguida de um declínio. Os resultados deste trabalho indicam que os indivíduos da espécie *Vismia guianensis* possuem estratégias de distribuição de energia e carbono para manutenção dos processos fotossintéticos em função do aumento de temperatura, pois os parâmetros ETR, ϕ PSII, qP aumentaram, assim como as emissões de isopreno. Entretanto, similar às espécies não pioneiras, os parâmetros P_n , g_s e E diminuíram com o aumento da temperatura. As emissões de isopreno apresentaram uma correlação positiva com os parâmetros ETR, ϕ PSII e qP, e correlação negativa com P_n , e, aparentemente, não é dependente de carbono atmosférico e agindo como dreno de energia e proteção a altas temperaturas. Adicionalmente, os resultados obtidos por este estudo poderão alimentar os modelos climáticos atuais como o Modelo Sistema Terra (em inglês, *Earth*

System Model) e mais especificamente o modelo E3SM-FATES (em inglês, *Energy Exascale Earth System Model-Functionally Assembled Terrestrial Ecosystem Simulator*) que está sendo desenvolvido pelo projeto NGEE – tropics (*Next Generation Ecosystem Experiment*) no qual essa dissertação está inserida.

Palavras chaves: energia, processos fotossintéticos, fluorescência, emissões de isopreno, mudança do clima.

ABSTRACT

Climate models indicate an average increase in global temperature that can affect tropical forests. This increase may reflect in consequence to the metabolic processes of plants such as, for example, photosynthesis. Although all plants may be affected in the future by average increase in global temperature, pioneer species are naturally more resistant as a result of natural selection mechanisms and occupation of specific niches where the incidence of solar radiation is predominant, besides presenting a shorter life cycle. Therefore, it is necessary to understand the effects of temperature increase on the photochemical processes and carbon assimilation in higher resistant species to radiation and temperature as the pioneer plants. Thus, the focus of this study was to evaluate how leaf temperature variation affects photochemical performance and carbon metabolism of *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers. (Hypericaceae) in central Amazonia. Temperature curves were made from light and dark adapted leaves in three individuals of *Vismia guianensis*. As well, for each temperature, fluorescence, photosynthesis and volatile organic compounds (VOCs) data were collected in order to verify isoprene emissions. Collects were made with infrared gas analyzer (LI 6400 - XT). At higher temperatures, the highest values of the electron transport rate (ETR) parameters, the operational efficiency of photosystem II (ϕ PSII), the ratio and open reaction centers (qP) and isoprene emissions were found, in contrast, the stomatal conductance (g_s) was the lowest. However, net photosynthesis (P_n) and transpiration (E) presented optimal temperature followed by a decline. The results of this work indicate that individuals of the species *Vismia guianensis* have energy and carbon distribution strategies for the maintenance of photosynthetic processes as a function of temperature increase, since the ETR, ϕ PSII, qP parameters increased as well as the isoprene emissions, while the parameters P_n , g_s and E decreased. Isoprene emissions presented a strong positive correlation with the ETR, ϕ PSII and qP parameters, and a negative correlation with P_n , that apparently, isn't dependent on atmospheric carbon and acting as a drain of energy and protection at high temperatures. Results obtained by this study may also feed on current climate models such as the *Earth System Model* and, more specifically, the E3SM-FATES (*Energy Exascale Earth System Model-Functionally Assembled Terrestrial Ecosystem Simulator*) model which is being developed by the NGEE - tropics project (*Next Generation Ecosystem Experiment*) in which this dissertation is inserted.

Keywords: energy, photosynthetic processes, fluorescence, isoprene emissions, climate change.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	14
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	17
2.1	Aumento da temperatura e reflexos nas taxas de fotossíntese.....	17
2.2	Fluorescência e fotossíntese.....	19
2.3	Emissões de isopreno.....	21
3	HIPÓTESES.....	23
4	OBJETIVOS.....	24
5	MATERIAL E MÉTODOS.....	25
5.1	Localização e caracterização da área de estudo.....	25
5.2	Escolha da espécie.....	26
5.3	Dados de trocas gasosas.....	27
5.4	Emissões de isopreno.....	29
5.5	Coleta de Fluorescência.....	30
5.6	Análise de dados.....	31
6	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	33
6.1	A temperatura afeta emissões de isopreno e fatores fotossintéticos de indivíduos de <i>Vismia</i> demonstrando que o isopreno não é dependente do CO ₂ atmosférico.33	
6.2	Distribuição de energia a altas temperaturas.....	36
7	CONCLUSÕES.....	42
8	USUÁRIOS E BENEFICIÁRIOS DO ESTUDO.....	43
9	REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA.....	44

LISTA DE FIGURAS

Figura 1- Dissipação de energia da molécula de clorofila	19
Figura 2- Esquema simplificado da via de formação do isopreno, adaptado de Jardine et al. (2014).	21
Figura 3- Localização da área de estudo ZF-2.....	25
Figura 4- Indivíduo de <i>Vismia guianensis</i> (Aubl) Pers.	27
Figura 5- Folhas evitadas na coleta	28
Figura 6- Coleta de dados em campo.	29
Figura 7- Equipamentos para coleta de isopreno.....	30
Figura 8- Coleta da fluorescência..	31
Figura 9- Resposta média da fotossíntese líquida (P_n), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e Isopreno.	34
Figura 10: Correlação entre isopreno e fotossíntese líquida (P_n)	35
Figura 11- Resposta média dos valores de Isopreno, proporção dos centros de reações abertos (qP), eficiência operacional do fotossistema II (ϕ_{PSII}), taxa de transporte de elétrons (ETR) e dissipação por calor (NPQ).....	37
Figura 12- Resposta média na luz e escuro da emissão de Isopreno	38
Figura 13- Resposta média na luz e no escuro da eficiência quântica (F_v/F_m)	40
Figura 14- Correlações entre isopreno, eficiência operacional do fotossistema II (ϕ_{PSII}), taxa de transporte de elétrons (ETR) e proporção de centros de reações abertos (qP)	41

LISTA DE SIGLAS

P_n : Fotossíntese líquida
 g_s : Condutância estomática
 F_o : Fluorescência mínima
 F_m : Fluorescência máxima
 F_s : Fluorescência em estado estacionário
 F_v : Fluorescência Variável
NPQ: Quantum não fotoquímico
 q_N : Quantum não fotoquímico
 q_P : Quantum fotoquímico
ETR: Taxa de transporte de elétrons
 ϕ_{PSII} : Eficiência operacional do transporte de elétrons do fotossistema II
ATP: Adenosina trifosfato
ADP: Adenosina difosfato
NADPH: Fosfato de dinucleótido de nicotinamida e adenina
MEP: Metileritritol fosfato
GA3P: Gliceraldeído 3-fosfato
DMADP: Difosfato de dimetilalilo
PGA: 3-fosfoglicerato
PGAL: Gliceraldeído 3-fosfato
RuBP: Ribulose 1, 5-bifosfato
Rubisco: Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
PSI: Fotossistema I
PSII: Fotossistema II
COVs: Compostos Orgânicos Voláteis
H: Hidrogênio
CO₂: Dióxido de carbono
O₂: Oxigênio

1 INTRODUÇÃO

As florestas tropicais são ecossistemas heterogêneos, complexos e frágeis. O equilíbrio ecológico perpetuado ao longo de milhares de anos pode ser afetado pelo aumento de temperatura global e a redução da precipitação (Clark 2004) interferindo diretamente na produtividade primária líquida da floresta. O quinto relatório de avaliação (AR5, em inglês) do IPCC (Painel Intergovernamental sobre Mudança do Clima) apontou que durante o período de 1880 a 2012, a temperatura média da Terra aumentou em $0,85 \pm 0,2^{\circ}\text{C}$ (IC 95%). Esta informação confirmou como inequívoca é a mudança climática na terra durante o período avaliado. O excesso de calor pode ser fator de estresse abiótico para a floresta amazônica (Ayeneh et al. 2002, Clark 2004), tendo influência sobre os ciclo do carbono e da água (Malhi et al. 2008), diminuindo, por exemplo, a fixação de carbono pela floresta por meio da fotossíntese (Phillips et al. 2009).

A temperatura é uma variável que interfere nos mecanismos fisiológicos da planta, como, por exemplo, seus processos metabólicos (Gates 1964). A fotossíntese é um exemplo de processo fisiológico que é sensível à variação de temperatura, aumentando a sua taxa até um determinado nível ótimo (T_{opt}) seguido por um declínio (Sage and Kubien 2007). Altas temperaturas podem ter efeitos sobre as taxas de reações químicas das células e causar danos nos aparatos fotossintéticos e de fotoinibição (Berry and Bjorkman 1980). A energia luminosa é transformada em energia química, que quando não usada para fotoquímica é dissipada por outras duas formas alternativas, seja por calor ou reemitida por fluorescência (Stirbet et al. 2014). Uma forma de avaliar a eficiência fotossintética é utilizando dados de fluorescência, uma vez que o aumento da fluorescência significa redução da eficiência fotossintética (Henriques 2009).

Os modelos climáticos estão cada vez mais rebuscados, entretanto, um dos grandes desafios da ciência do clima é diminuir as incertezas dos modelos climáticos atuais (Pachauri et al. 2014). Com a propagação das incertezas desses modelos, a dificuldade em entender melhor as vulnerabilidades do planeta em relação à mudança climática pretérita (1880-2012) é potencializada. Sem entender as vulnerabilidades, será difícil definir estratégias para as possíveis e necessárias adaptações. Na comunidade científica, cresce o consenso que o gargalo dos modelos está concentrado nas regiões tropicais, especialmente, no que concerne a verdade de campo. Outro consenso é que a busca pela verdade de campo em toda a região

tropical é muito dispendioso e, nem mesmo amostrar toda a floresta amazônica. Diante disso, vários projetos de cooperação científica estão concentrados na região de Manaus, como ATTO (Amazonia Tall Tower Observatory do acordo entre INPA, UEA e Max Planck da Alemanha), NGE (Next Generation Ecosystem Experiments do acordo entre INPA e Universidade de Berkeley dos EUA) e AMAZONFace (Free Air CO₂ Enrichment – programa de pesquisa do INPA). São todos, projetos de longa duração e multidisciplinares.

As árvores são componentes importantes dos ecossistemas amazônicos; agindo como produtoras primárias e desempenhando um grande papel nas ciclagens da água, carbono e energia (Jasechko et al. 2013). Além disso, os compostos orgânicos biogênicos voláteis (BVOCs, sigla em inglês) produzidos pelas árvores são considerados, hoje, elementos-chave na química da atmosfera e nos ciclos d'água e do carbono de regiões florestadas (Martin et al. 2016, Cecchini et al. 2017). Os BVOCs podem atuar também como um antioxidante eficiente e podem reduzir os efeitos negativos das espécies reativas a oxigênio, sob elevadas temperaturas e estresse (Jardine et al. 2017). Além disso, a floresta é provedora (participando diretamente na ciclagem e armazenamento) dos dois mais importantes precursores de gases de efeito estufa para a atmosfera, a água e o carbono.

A combinação entre ciências do clima e ciências florestais passa pela necessidade de se obter verdade de campo para parametrizar os modelos climáticos que estão em fase de teste. Este trabalho tem por objetivo contribuir para diminuir as incertezas dos modelos climáticos e também para o avanço do conhecimento na área de fisiologia. As taxas fotossintéticas podem diferir em plantas de diferentes estágios sucessionais. Plantas pioneiras e de rápido crescimento tendem a apresentar maiores taxas fotossintéticas sob temperaturas mais elevadas em comparação com espécies de lento crescimento (Slot and Winter 2017). Analisar a mudança da taxa de fotossíntese em razão do aumento da temperatura é de grande importância para se entender como as plantas irão responder ao possível aumento da temperatura em consequência da mudança climática pretérita (Tan et al. 2017).

O alvo deste estudo foi compreender parte da fisiologia de uma espécie pioneira de ampla distribuição para alimentar os modelos teóricos e elucidar algumas respostas das plantas que se desenvolvem em ambientes com temperaturas extremas. Sendo assim, a espécie *Vismia guianensis* (Aubl) Pers. foi, então, escolhida para o estudo. O gênero *Vismia* é dominante em áreas perturbadas por distúrbios antrópicos na bacia amazônica (Chambers et al. 2009). Uma possível explicação para

o seu sucesso em colonizar ambientes degradados é sua alta taxa de fotossíntese, mesmo sob condições de stress (Jardine et al. 2016). O gênero *Vismia* também é conhecido pela sua eficiência no processo de sucessão ecológica como, por exemplo, em área de pastagem (Silva et al. 2011) e agricultura (Nogueira et al. 2018), além de possuir capacidade de rebrota quando submetida ao fogo (Mesquita et al. 2015). A espécie *Vismia guianensis* tem sido estudada devido a sua adaptabilidade e capacidade de sobrevivência em condições extremas (solos degradados e altas temperaturas por exemplo) e por isso pode ser considerada como uma planta de grande importância em estudos de fisiologia, ecologia e mudança climática.

Dentro da diversa gama de compostos secundários, além dos mecanismos fisiológicos intrínsecos do gênero *Vismia* pode-se destacar a emissão do composto orgânico volátil isopreno (Jardine et al. 2016). O isopreno (2-metil-1,3-butadieno) é um composto proveniente do metabolismo secundário gerado a partir do ciclo de Calvin (Sharkey et al. 2007). As emissões foliares de isopreno geralmente representam 1 a 2% de fotossíntese a temperaturas foliares abaixo de T_{opt} , mas foram relatadas como representando de 10 a 50% em temperaturas acima da temperatura ótima para a fotossíntese (T_{opt}) (Jardine et al. 2014). Estudos demonstram que a síntese e emissão de isopreno pode estar relacionada com a proteção ao estresse causado pelo aumento de temperatura (Sharkey and Yeh 2001).

Este estudo foi realizado na estação de silvicultura tropical do INPA (ZF-2). Foram selecionados indivíduos de *Vismia guianensis* no ramal próximo ao km 23. Para as coletas foi utilizado o analisador de gás à infravermelho (LI 6400 – XT). Realizou-se coletas de dados de curvas de temperatura, na luz e no escuro, para obter respostas de fluorescência, fotossíntese e de compostos orgânicos voláteis com o objetivo de avaliar a influência da temperatura nos processos fotossintéticos e nas emissões de isopreno.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Aumento da temperatura e reflexos nas taxas de fotossíntese

Modelos climáticos preveem um aumento da temperatura global de até 3,7 °C dentro de um cenário considerado como pessimista e de 1 °C num cenário otimista (IPCC. 2014). Esse aumento na temperatura global poderá ser diferente em algumas regiões e, nos trópicos, tende a ser menor quando comparado a altas latitudes. Em altas latitudes estima-se para o final deste século um aumento de até 10 °C e nos trópicos, de até 4 °C (Schneider et al. 2009). Este aumento da temperatura nos trópicos, mesmo sendo menor quando comparado a altas latitudes, pode interferir no processo de fixação de carbono pelas florestas tropicais afetando, por exemplo, a atividade metabólica das plantas (Clark 2004). A fotossíntese é o processo mais sensível à mudança de temperatura quando comparada aos demais processos celulares (Sharkey and Schrader 2006), onde a taxa fotossintética tende a ser inibida em temperaturas superiores a 35°C (Berry and Bjorkman 1980).

Com a inibição das taxas fotossintéticas, ocorre a diminuição da fixação de carbono e aumento da fotorrespiração. Em virtude disso, a planta passa a emitir mais carbono ao invés de capturá-lo, pois os processos respiratórios estão maiores quando comparados aos de fotossíntese (Vårhammar et al. 2015). Com a mudança do clima global, as plantas terão que apresentar algum tipo de capacidade de aclimação ao novo ambiente, ou morrerão pelo processo de seleção natural (Kumarathunge et al. 2018). As plantas podem apresentar outros meios de sobrevivência às adversidades como, por exemplo, a emissão foliar do isopreno, um composto orgânico volátil que age como proteção térmica. Esta proteção teria sido adquirida através de processos evolutivos, e uma forma de adaptação à altas temperaturas (Sharkey et al. 2007, Monson et al. 2013). Para um melhor entendimento e diminuição das incertezas dos modelos atuais é necessário levar em consideração os principais fatores que influenciam a fotossíntese, os processos estomáticos e a respiração, tanto em escala de folha, quanto em escala de dossel (Lin et al. 2012, Tan et al. 2017, Sampaio Filho et al. 2018).

Um fator importante que deve ser considerado nas relações entre fotossíntese e temperatura são as espécies de diferentes estágios de sucessão ecológica. Mesmo nos casos onde não há diferença significativa na temperatura ótima para a fotossíntese (T_{opt}) entre espécies pioneiras e clímax, de modo geral as espécies

pioneiras conseguem manter altas taxas de fotossíntese mesmo com um aumento linear da temperatura (Slot and Winter 2017), diferindo das demais espécies também na capacidade de fixação de carbono. Um estudo realizado por Slot (Slot et al. 2018) com três espécies nativas em florestas tropicais da Ásia foi verificado que para algumas espécies há diferença na tolerância térmica quando a folha está exposta ao sol ou em sombra. Neste trabalho, indivíduo do gênero *Inga* apresentou maior tolerância térmica nas folhas expostas ao sol do que as folhas que estava a sombra. Este resultado mostra a plasticidade fotossintética e a capacidade de aumentar e diminuir a tolerância ao calor.

A Amazônia poderá sofrer mudanças na sua composição de espécies caso a temperatura fundamental para manutenção da floresta seja excedida (Wright et al. 2009). Esta temperatura é de até 28 °C para árvores tropicais de dossel, podendo ser maior para outros ecossistemas que tenham composições florísticas com predominância de gramíneas e arbustos (Tan et al. 2017). A ultrapassagem da temperatura fundamental pode ocorrer durante fenômenos climáticos como El Niño que na Amazônia reflete em secas e altas temperaturas (Nobre et al. 2016). Caso as emissões de gases de efeito estufa se mantenham nos níveis atuais e os cenários de mudança do clima mantiverem as projeções de aumento de temperatura numa ordem de até 6°C teremos um possível processo de savanização e conversão da floresta para áreas degradadas (Cox et al. 2000).

Com a maior degradação das florestas, devido à mudança do clima e o uso do solo, as espécies pioneiras poderão ser favorecidas. As espécies pioneiras surgem em áreas com algum tipo de distúrbio, sendo as primeiras a se estabelecerem em ambientes com alta incidência luminosa. Posteriormente, com a gradativa mudança do ambiente, outras espécies se estabelecem, iniciando assim a dinâmica da sucessão ecológica (Miranda 2009). Esta sucessão também varia de acordo com o histórico do solo, seja desmatamento, pasto, agricultura e queimada, entre outros (Mesquita et al. 2015). O processo de sucessão é importante para a recuperação de uma área e o reestabelecimento de outras espécies. Sendo assim, a *Vismia guianensis* é uma espécie pioneira que surge em ambientes que sofreram algum tipo de distúrbio natural ou antrópico tais como, pastagens, agricultura e clareiras (Chambers et al. 2009, Mesquita et al. 2015, Nogueira et al. 2018). Potencialmente, ela também pode ser uma espécie que dominará ambientes degradados e de elevada temperatura.

2.2 Fluorescência e fotossíntese

Na fotossíntese, a luz (energia luminosa) é transformada em energia química e pode ser dissipada por três vias: a via fotoquímica, a via de fluorescência da clorofila e a via de calor (Maxwell and Johnson 2000) (**Figura 1**). Na dissipação por fluorescência os fótons são reemitidos em um comprimento de onda mais longo, em um processo chamado fluorescência de clorofila (Yang et al. 2015). Existe a *clorofila a*, que está presente em maior quantidade e a *clorofila b*, que é o pigmento acessório, que auxilia a *clorofila a* na fotossíntese. Esses pigmentos fotossintéticos possuem o pico de absorção de fótons na região de 428 e 660 nm e 452 e 641,8 nm (*clorofila a* e *clorofila b*, respectivamente) (Lichtenthaler 1987).

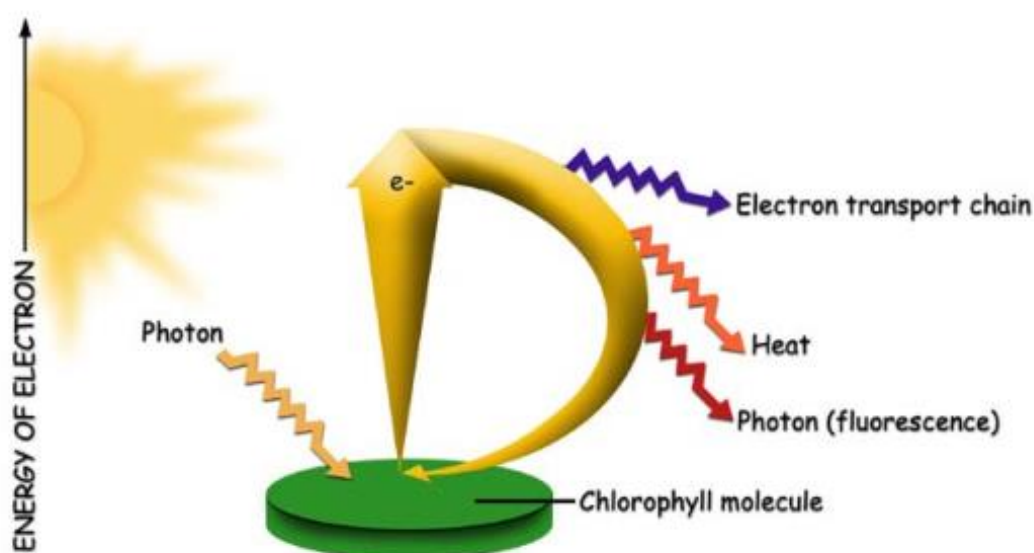


Figura 1- Dissipação de energia da molécula de clorofila. Fonte figura: Licor Bioscience Manual Version 6

A fluorescência, junto com a produção de calor no infravermelho e a fase fotoquímica, representa uma fração do quantum de luz que tem como valor 1. Conforme a quantidade de luz na superfície da folha é aumentada, a fase fotoquímica diminui e tanto o calor quanto a fluorescência aumentam (Henriques 2009). Em uma intensidade máxima de luz a fração fotoquímica é zero e a fluorescência e o calor atingem seu ponto máximo. A fluorescência tem sua maior emissão no fotossistema II, onde o seu aumento, juntamente com a dissipação por calor, significam uma diminuição da eficiência do fotossistema II e conseqüentemente a diminuição da eficiência fotossintética (Henriques 2009). No fotossistema I há uma contribuição de ondas maiores para a fluorescência inicial (Krause and Weis 1984). Este fenômeno é uma maneira de estimar a fotossíntese usando fluorescência (Yang et al. 2015).

Em ambiente com baixa intensidade luminosa e com elevada liberação de O₂ ou fixação de CO₂ de cada mol de fótons absorvidos, 97% da energia absorvida é utilizada na produção de ATP e NADPH, no processo fotoquímico; 2,5% é dissipado em forma de calor e 0,5% é dissipado por re-emissão de fluorescência. No caso do processo fotoquímico não estar ocorrendo, 95-97% da energia é transformada em calor e 2,5-5,0% é dissipada por fluorescência (Bolhàr and Öquist 1993). A fluorescência tem seu maior valor nas plantas adaptadas ao escuro. A energia não utilizada na fase fotoquímica é dissipada por calor e fluorescência, e nas folhas adaptadas ao escuro o mecanismo dissipação de calor não está operando, pois precisa que o transporte de elétrons esteja funcionando. Sendo assim, a fluorescência é a única via disponível para dissipação de energia (Henriques 2009).

A reemissão de energia luminosa é uma forma de foto proteção, reemitindo uma quantidade de energia luminosa que está em excesso (1 a 2% da energia de luz total absorvida) (Maxwell and Johnson 2000). Assim como em outros metabólitos, a temperatura também exerce influência sobre a fluorescência, uma vez que ela está ligada a fotossíntese. Mudanças na temperatura influenciam na dissipação de energia por fluorescência, dependendo, dentre outros fatores, da relação da planta com o ambiente em que ela se encontra (Collins et al. 1998).

Sendo assim a fluorescência pode ser aplicado como um bioindicador ecológico, podendo prever e identificar estresse em plantas e tendo a versatilidade de ser aplicada desde a nível de folha, indivíduo e até em níveis de ecossistema (Kalaji et al. 2016). As análises dos processos de fluorescência podem oferecer a possibilidade de obter informações sobre possível distribuição da energia absorvida para os caminhos fotossintéticos e manutenção da fotossíntese (Stirbet et al. 2014). É um método não invasivo e rápido para avaliação de tolerância a mudança de temperatura (Santos et al. 2018, Slot et al. 2018). A análise dos processos do fotossistema II, pode ser aplicado para identificar a eficiência do uso de energia para crescimento e sobrevivência e o potencial de adaptação em diferentes condições estresses (Stirbet et al. 2018). Estudar indivíduos resistentes à altas temperaturas e ambientes degradados como o gênero *Vismia* e a sua fluorescência é de fundamental importância para se entender os mecanismos ligados à estas plantas extremamente resistentes.

2.3 Emissões de isopreno

O isopreno (2-methyl-1,3-butadieno) é um dos compostos orgânicos voláteis mais emitidos pelas folhas (Loreto & Schnitzler, 2010). Estima-se cerca de 500 Tg são emitidos pela vegetação terrestre por ano (Guenther et al. 2006). O isopreno representa o maior percentual de emissão dentre os compostos orgânicos voláteis biogênicos com cerca de 40% das emissões anuais (Claeys et al. 2004). Esse composto é produzido a partir de substratos do Ciclo de Calvin (**Figura 2**), onde o gliceraldeído - 3 - fosfato (GA3P) sai do ciclo de Calvin e passa por outros processos, controlado pelo fornecimento de dimetilalil difosfato (DMADP) e pela atividade da isopreno sintase (IspS) (Monson et al. 2013, Jardine et al. 2014).

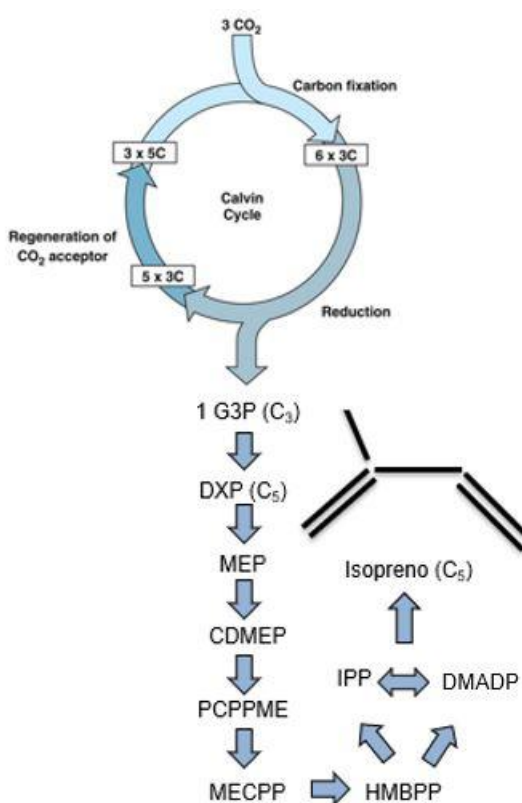


Figura 2-Esquema simplificado da via de formação do isopreno, adaptado de Jardine et al. (2014). G3P: Gliceraldeído-3-fosfato; DXP: 1-desoxi-D-xilulose-5-P; MEP: metileritritol 4-fosfato; CDMEP: 4-(citidina 5'-difosfo)-2-C-metil-D-eritritol; PCPPME: 2-fosfo-4-(citidina-5'-difosfo)-2-Cmetil-D-eritritol; MECPP: 2-C-metil-D-eritritol-2,4-ciclodifosfato; HMBPP: 1-hidroxi-2-metil-2-(E)-butenil 4-difosfato; IPP: isopentenil pirofosfato; DMADP: dimetilalil difosfato.

A emissão de isopreno pelas plantas se deve ao processo de evolução pelos quais elas passaram, tendo momentos de produção desse composto e também de perda do mesmo ao longo de tempo (Sharkey et al. 2007). Algumas plantas desenvolveram a enzima isopreno sintase. São necessárias algumas poucas mutações para que essa característica evolua, e este processo pode variar de acordo com alguns fatores tais como: o clima, fluxo de CO₂ atmosférico, fenótipos e padrões

de migrações geográficas dentro das linhagens das plantas e benefícios adaptativos para as mesmas (Monson et al., 2013).

O isopreno apresenta grande custo para a planta. Para uma molécula de isopreno são necessários 20 ATP e 14 NADPH a partir de uma molécula de CO₂ (Sharkey and Yeh 2001). Devido ao seu alto custo energético, acredita-se que sua síntese apresenta benefícios para as plantas, como por exemplo a ação antioxidante nas folhas. O isopreno pode proteger a planta contra radicais livres produzido em plantas sob condições de estresse e assim como há interações entre o isopreno e hidroxilas na atmosfera também pode ocorrer o mesmo processo no interior das folhas (Sharkey et al. 2007). Dentro das folhas o isopreno é fotooxidado e libera compostos para a atmosfera, como por exemplo, o formaldeído (Velikova et al. 2011). Folhas expostas a grande quantidade de ozônio apresentaram menores áreas necrosadas quando apresentaram emissão isopreno, o que comprova sua ação antioxidante (Sharkey and Yeh. 2001).

Durante altas temperaturas a taxa líquida da fotossíntese diminui e a produção de isopreno é estimulada (Goldstein et al. 1998). A produção de isopreno pode ter um aumento significativo quando submetido a ambientes de estresse, como por exemplo, as secas de 2005, 2010 e 2015 que ocorreram na bacia Amazônica (Marengo et al. 2016). A produção de isopreno também abrange escalas de ecossistemas, com um aumento de 15 a 50% em condições de seca e estresse (Harley et al. 2004). A molécula de isopreno reage com a química da atmosfera, afetando o tempo de vida de gases como o metano (CH₄), sendo precursor de ozônio (O₃) (Collins et al. 2002) e também tem influência na formação de aerossóis orgânicos secundários (em inglês, SOA) (Claeys et al. 2004).

Um estudo recente avaliou a emissão de isopreno pelas plantas e o impacto na atmosfera em situação de secas extremas, gerando um modelo algorítmico para estas situações (Jiang et al. 2018). Contudo, ainda são necessários estudos com diferentes espécies e em escalas de tempo maiores. Apesar do isopreno apresentar um tempo de vida curto na atmosfera, de aproximadamente 5 horas, as reações com outros gases são realizadas de modo ainda mais rápido, e pode afetar a composição de gases na atmosfera. As mudança no uso da terra, como a agricultura, podem por exemplo diminuir as emissões de isopreno (Laothawornkitkul et al. 2009), e por isso o estudo das emissões de isopreno de plantas pioneiras como o gênero *Vismia* são de fundamental importância para os modelos climáticos atuais.

3 HIPÓTESES

Objetivo 1: A temperatura tem influência nos padrões dos processos fotossintéticos e emissão de isopreno do gênero *Vismia*?

H₀: A temperatura não tem influência nos padrões dos processos fotossintéticos e emissão de isopreno.

H₁: A temperatura tem influência nos padrões dos processos fotossintéticos e emissão de isopreno.

Objetivo 2: Existe correlação entre os processos fotossintéticos e emissões de isopreno quando os indivíduos do gênero *Vismia* são submetidos à diferentes níveis de temperatura?

H₀: Não há a correlação entre os processos fotossintéticos com a emissão de isopreno.

H₁: Há correlação entre os processos fotossintéticos com a emissão de isopreno.

4 OBJETIVOS

Geral:

Avaliar como a variação de temperatura foliar afeta o desempenho fotoquímico (fluorescência da clorofila a) e o metabolismo do carbono (assimilação e síntese de isopreno) em *Vismia guianensis* (Aubl) Pers. na Amazônia central.

Específicos

- I. Quantificar os valores de fluorescência, fotossíntese e emissão de isopreno a nível foliar em função do aumento de temperatura;
- II. Correlacionar o padrão de curva de temperatura dos processos da fluorescência, fotossíntese e emissões de isopreno.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 Localização e caracterização da área de estudo

O estudo foi realizado na Estação Experimental de Silvicultura Tropical do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (EEST/INPA), área denominada ZF-2, localizada a 70 km da capital Manaus e tem seu acesso pela BR 174, no km 50. A ZF-2 possui área de 22.735 ha (**Figura 3**). A vegetação predominante é a floresta tropical úmida densa de terra firme, típica da parte central da região amazônica, com grande diversidade de espécies lenhosas e herbáceas (Higuchi et al. 1998). De acordo com a classificação de Köppen o tipo climático é o “Af”; caracterizado como tropical sem estação seca definida a temperatura média anual é de 26,7 °C com pequena variação nas estações e uma precipitação média anual de 2.420 mm e umidade média de 72,8% (Alvares et al. 2013). O solo varia de acordo com a topografia, os solos do platô são predominantemente de textura argilosa, classificados como Latossolo amarelo (Ferraz et al. 1998).

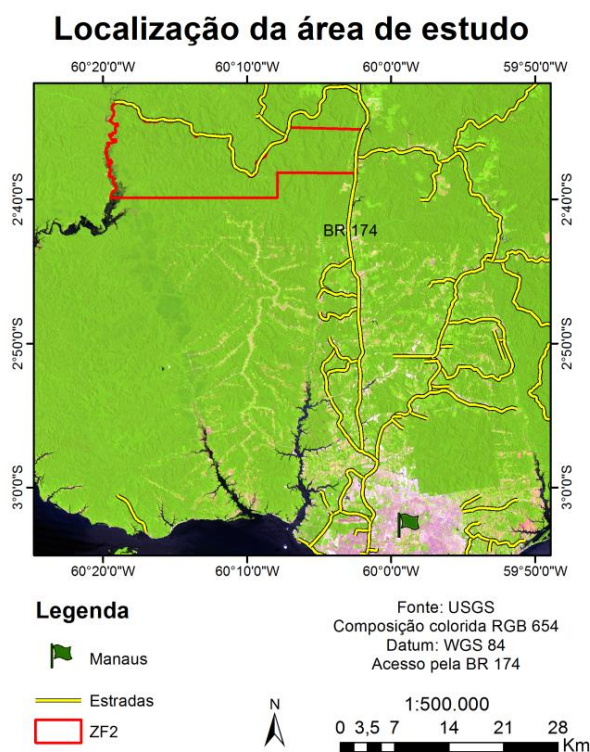


Figura 3-Localização da área de estudo ZF-2

5.2 Escolha da espécie

A espécie *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers. é uma espécie pioneira, pertencente à família Hypericaceae, caracterizada por pequenas árvores e arbustos lactescentes (Álvarez et al. 2009). Conhecida popularmente na Amazônia como Lacre vermelho, com aproximadamente 3 a 7 metros de altura, possui folha simples oblongas, cartácea com a face abaxial marrom e seiva de cor amarelo-alaranjado (**Figura 4**). É relatada na literatura como sendo uma espécie que possui alta taxa fotossintética e capacidade de emitir isopreno (Jardine et al. 2016). A *Vismia* é umas das primeiras a aparecerem em ambiente degradado ou que sofreram algum tipo de perturbação (Chambers et al. 2009).

Esta espécie possui alta resistência a diferentes ambientes degradados por ação antrópica. Em áreas de pastagem abandonadas na Amazônia a espécies de *Vismia* apresentaram melhor desempenho na assimilação de carbono (Silva et al. 2011), e representaram cerca de 85% das espécies que se estabeleceram no local (Nogueira et al. 2018). Em análise de sucessão ecológica e uso do solo na Amazônia foi relatado a capacidade do gênero *Vismia* em rebrotar após ser submetida ao fogo e sua persistência em permanecer em área de pastagem coberta por gramíneas, sobrevivendo a competição (Mesquita et al. 2015).

Diante do exposto, a espécie *V. guianensis* foi escolhida pela sua resistência a diferentes ambientes e situações de degradações, alto desempenho fotossintético e a capacidade de emissão do composto isopreno, sendo assim uma planta de grande importância em estudos fisiológicos em situações de aumento de temperatura e mudança do clima.

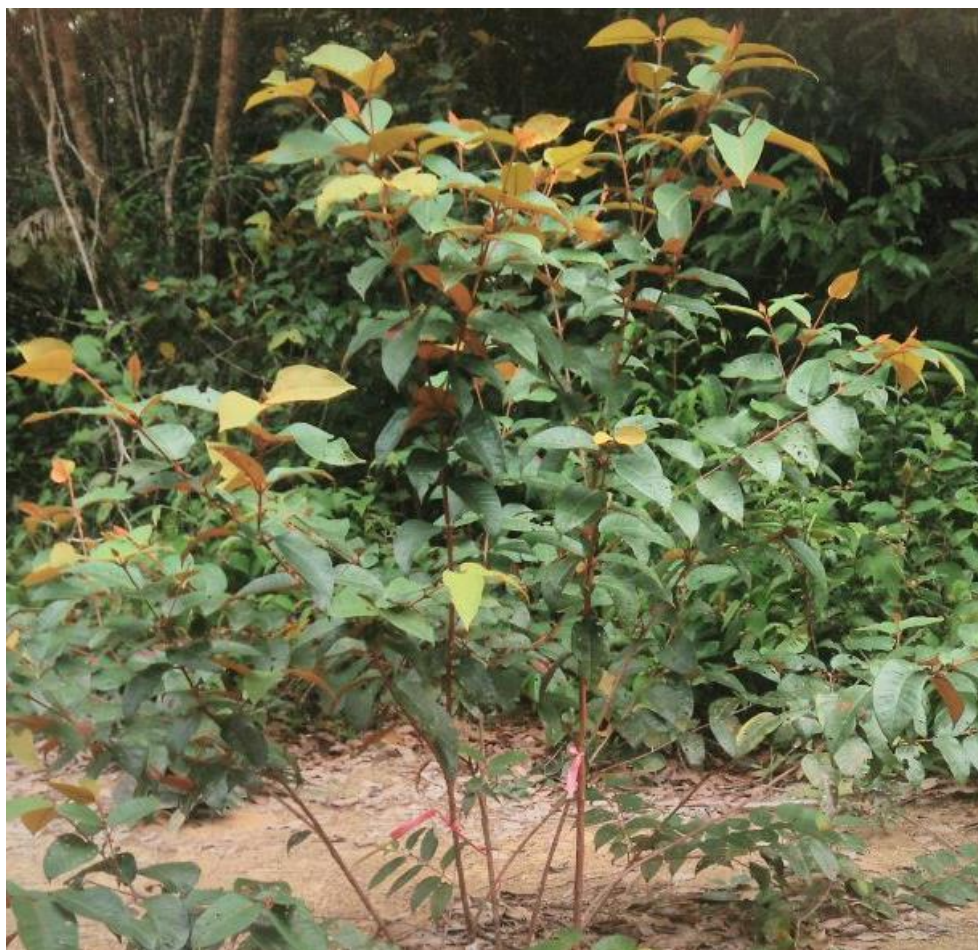


Figura 4-Indivíduo de *Vismia guianensis* (Aubl) Pers.

5.3 Dados de trocas gasosas

As medições de campo foram feitas em outubro de 2017 e abril, maio, junho, julho e agosto de 2018. Foram utilizados três indivíduos de *V. guianensis*, as curvas de respostas a temperatura foliar foram coletadas entre 7: 00-15: 00, horário local. Nesse trabalho foi considerado a repetição do número de amostras como sendo o número de folhas, sendo então o $n = 23$. O critério de seleção adotado para as folhas foi: folhas maduras, verde-escuras, sem danos capazes de serem visualizados e pouca herbivoria (**Figura 5**).

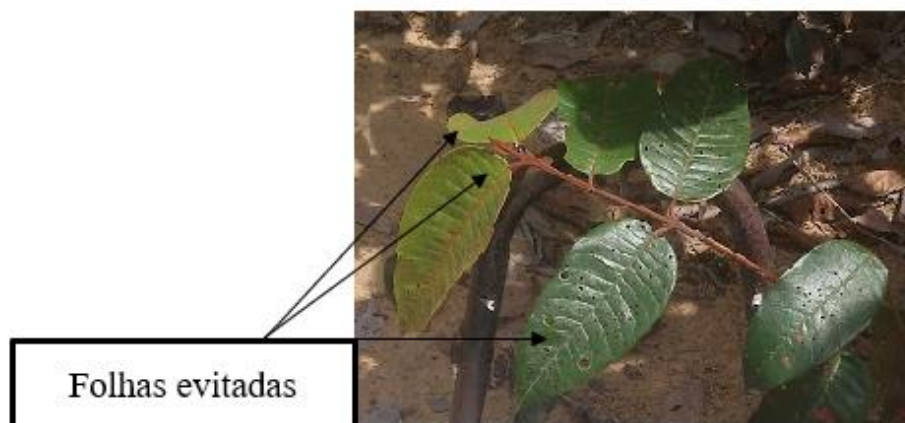


Figura 5-Folhas evitadas na coleta

As respostas de trocas gasosas à temperatura foliar de *V. guianensis* foram coletadas em campo utilizando um sistema fotossintético portátil com câmara de fluorescência foliar de 2 cm² (6400XT, Licor Biosciences, EUA) com uma adaptação para a coleta de isopreno pelo desvio de uma fração (100 ml min⁻¹) da amostra de ar para tubo de dessorção térmica (“cartuchos”) com adsorventes Quartzwool, Tenax TA e Carbograph 5TD (Markes International, Reino Unido) por 10 min usando uma bomba de sucção automática (APEX, Casella, EUA). Dentro da câmara do Licor, foi mantida a radiação fotossinteticamente ativa constante (PAR) de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante todos os experimentos de curva de resposta a temperatura e desligada para as curvas realizadas no escuro. Em todas as curvas de luz e escuro, a concentração de CO₂ de referência foi mantida em 400 ppm, e a taxa de fluxo de ar que entrava na câmara foi mantida constante a 400 $\mu\text{mol / s}$. Uma vez que a folha foi colocada na câmara com PAR desligado, um pano escuro foi usado para cobrir a câmara com a folha de *V. guianensis* como um procedimento de adaptação da folha ao escuro. A adaptação da folha no escuro foi realizada até a estabilização dos gráficos no aparelho de trocas gasosas e então iniciou-se a curva de resposta à temperatura. Após a conclusão da curva de resposta de temperatura no escuro o pano foi removido e logo em seguida o PAR foi configurado no valor de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Após um breve período de adaptação da folha à luz, foi iniciada a curva de resposta à temperatura sob luz constante. As curvas da folha adaptada ao escuro foram realizadas a fim de se comparar a relação Fv/Fm e emissões de isopreno nas diferentes temperaturas. As curvas da folha adaptada a luz foram realizadas a fim de avaliar a mudança nas taxas dos processos fotossintéticos com o aumento da temperatura e a correlação da emissão de isopreno com os parâmetros fotossintéticos.

As curvas de resposta à temperatura foliar foram geradas ajustando-se a temperatura do bloco para os respectivos valores 25, 27,5, 30,0, 32,5, 35, 37,5, 40, 42,5 °C. Uma vez que a temperatura da folha estabilizou para cada valor previamente configurado (procedimento verificado nos gráficos disponíveis no console do Licor), as emissões de isopreno foram coletadas utilizando-se um único tubo de dessorção térmica durante 10 minutos. Os dados de trocas gasosas foram registrados no Li6400XT a cada 15 segundos.



Figura 6-Coleta de dados em campo. **a**-Câmara com folha clipada; **b**-equipamentos em campo; **c**-coleta de dados; **d**-proteção do aparelho no sol

5.4 Emissões de isopreno

Após a coleta das amostras em campo, os tubos de dessorção térmica foram transportados para o laboratório de manejo florestal no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia em Manaus, Brasil. Para a análise do isopreno adsorvido foi utilizado um sistema automático de dessorção térmica (TD-100, Thermal Desorber, Markes International, Reino Unido) acoplado a um sistema de cromatografia gasosa (série 7890A, Agilent Technologies, EUA) e espectrômetro de massa (Agilent

ChemStation, Agilent Technologies, EUA) (TD-GC-MS). O sistema foi calibrado para isopreno usando m/z 67 como descrito por Jardine (Jardine et al. 2014, 2016).

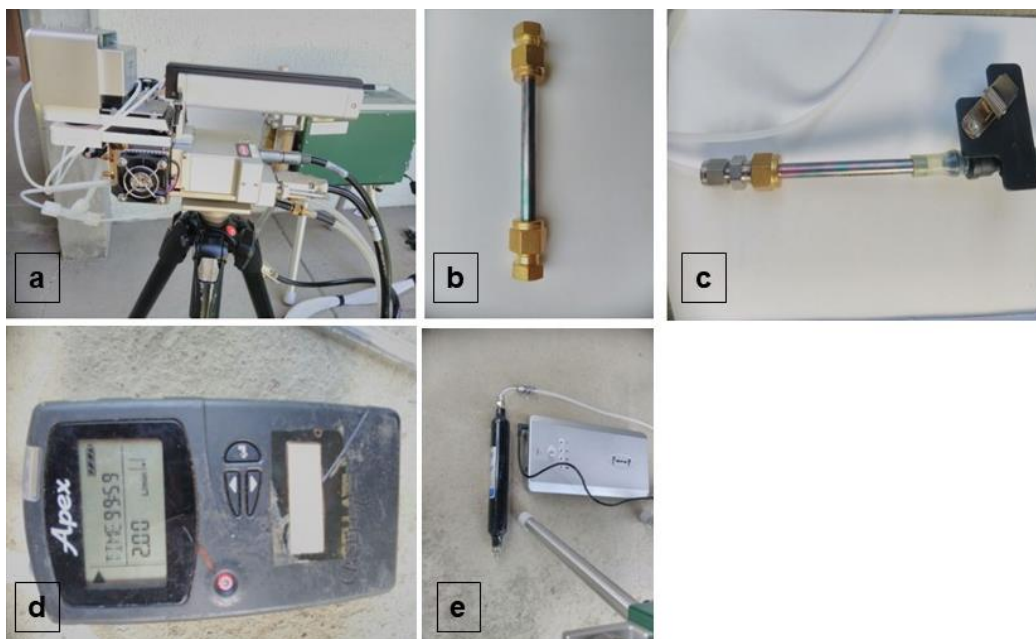


Figura 7-Equipamentos para coleta de isopreno. **a**-tubo adaptado para coleta do composto; **b**-tubo de dessorção térmica QTC; **c**-ligação tudo adaptado ao QTC e a bomba de sucção; **d**-bomba de sucção APEX; **e**-filtro de COVs

5.5 Coleta de Fluorescência

A câmara utilizada no aparelho de trocas gasosas do Licor, foi trocada para a câmara de fluorescência (LCF LIg400-40). A medição ocorreu da mesma forma que as trocas gasosas, usando os mesmos parâmetros, mas os pulsos de luz foram acionados manualmente uma vez a cada temperatura antes de iniciar a coleta automática de trocas gasosas e emissões de isopreno.

A modulação foi de 20 KHz e 10% de luz azul, resultando em um sinal de fluorescência média de 20.000 amostras por segundo (pulso de saturação > 7.000 μmol). Este pulso de luz fornece os dados básicos de fluorescência mínima (F_0), fluorescência máxima (F_m) e fluorescência de estado estacionário (F_s) que são medidas a partir da linha de base. Os valores da linha de base são obtidos por meio dos diferentes tipos de luzes e suas combinações (Baker and Rosenqvist 2004).

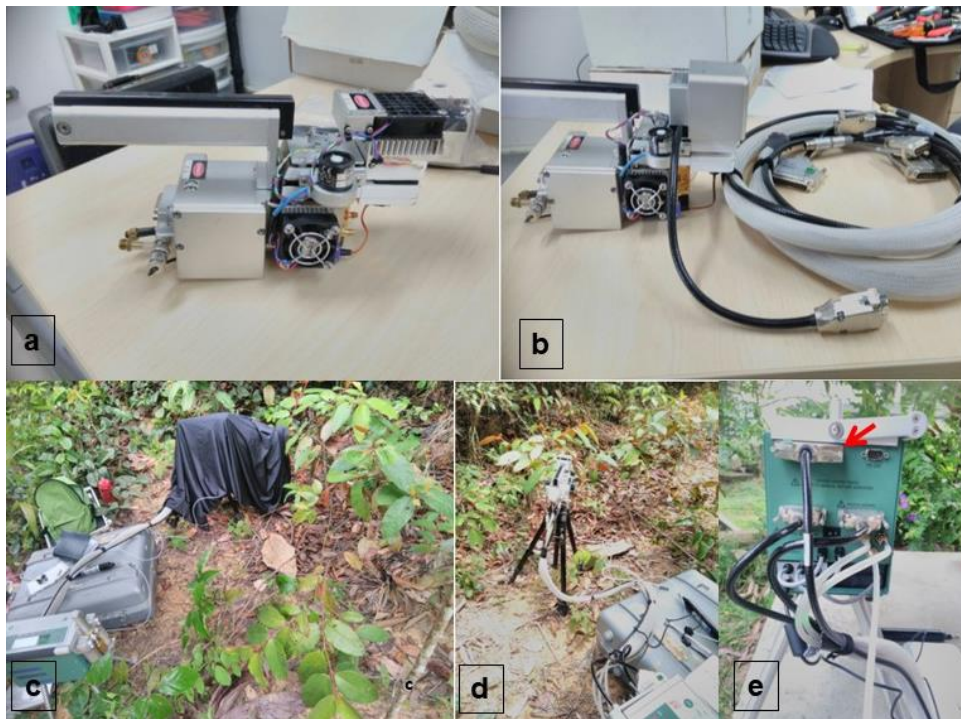


Figura 8-Coleta da fluorescência. **a**-câmara que vem no LICOR 6400-XT; **b**-câmara com sensor de fluorescência; **c**-coleta de dados em adaptação no escuro; **d**-coleta de dados na luz; **e**-cabo de pulso de luz da fluorescência.

5.6 Análise de dados

Os dados de trocas gasosas coletados pelo licor (Fotossíntese e fluorescência) foram trabalhados utilizando as equações apresentadas a seguir:

- **Equação 1:** A fluorescência variável (F_v): que representa o rendimento quântico:

$$F_v = F_m' - F_o'$$

- **Equação 2:** A Taxa de transporte de elétrons (ETR): Que representa o fluxo real de fótons que conduz o fotossistema II deduzida a partir da fluorescência da clorofila.

$$ETR = \left(\frac{F_m' - F_s}{F_m'} \right) f l \alpha_{tleaf}$$

Onde, F_s é a fluorescência estacionária, ou seja, sem saturação de luz e f é a fração do quantum absorvido (0,5 para plantas C3).

- **Equação 3:** Estimativa da eficiência de captura de luz dos centros de reação:

$$\frac{F_v'}{F_m'}$$

- **Equação 4:** Quantum fotoquímico (q_P): Proporção de centros de reações abertos.

$$q_P = \left(\frac{Fm' - F_S}{Fm' - F_O} \right)$$

- **Equação 5:** Quantum não fotoquímico (NPQ): Dissipação de energia por calor.

$$NPQ = \frac{Fm - Fm'}{Fm'}$$

- **Equação 6:** Eficiência operacional do fotossistema II

$$\phi_{PSII} = \frac{Fm' - F_S}{Fm'}$$

Posteriormente foi calculado também o fluxo de emissão de isopreno com os dados obtidos do TD-CG-MS. Esses dados foram analisados para caracterizar o padrão de comportamento das variáveis e quantificar os valores conforme o aumento da temperatura. Também foi feita correlação de Pearson, para saber se há relação entre as variáveis dos processos de fotossíntese com a emissão de isopreno, se o valor de uma variável influencia a outra variável. Para as análises foi utilizado os programas estatísticos Igor pro 6.0 e Excel do pacote office e a linguagem de programação Python 3.

6 RESULTADOS E DISCUSSÃO

6.1 A temperatura afeta emissões de isopreno e fatores fotossintéticos de indivíduos de *Vismia* demonstrando que o isopreno não é dependente do CO₂ atmosférico.

No experimento a temperatura foliar variou de $26,7 \pm 0,54$ °C (T_{\min}) à $38,3 \pm 0,43$ °C (T_{\max}), para obtenção do comportamento dos parâmetros da fotossíntese líquida (P_n), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e do isopreno, apresentados na **Figura 9**. A temperatura média de $32,63 \pm 0,43$ °C foi denominada de T_{opt} nesta discussão.

Observou-se na variável P_n um aumento até o valor de $10,2 \pm 1,08$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em função de T_{opt} e um declínio até o valor de $8,57 \pm 1,85$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em função de T_{\max} . A variação total observada de P_n entre T_{opt} e T_{\max} foi de declínio numa taxa de aproximadamente 16%. De forma semelhante, E apresentou o mesmo padrão de comportamento, indo de $3,29 \pm 0,78$ $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para $3,91 \pm 0,53$ $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ entre T_{\min} e T_{opt} e um declínio até $3,12 \pm 0,99$ $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ entre T_{opt} e T_{\max} , representando uma variação de 20,2% entre T_{opt} e T_{\max} . Diferentemente dos dois parâmetros anteriores, g_s apresentou apenas um padrão aparente de declínio durante toda sua curva, indo de $0,21 \pm 0,05$ $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em T_{\min} até $0,09 \pm 0,04$ $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ em T_{\max} , em uma variação total 57.8% na faixa de temperatura utilizada. Em contrapartida, o isopreno apresentou um comportamento diretamente proporcional à variação de temperatura, indo de $6,09 \pm 1,91$ $\text{nmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ na temperatura foliar mínima (T_{\min}) até $29,9 \pm 3,75$ $\text{nmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ na temperatura máxima (T_{\max}).

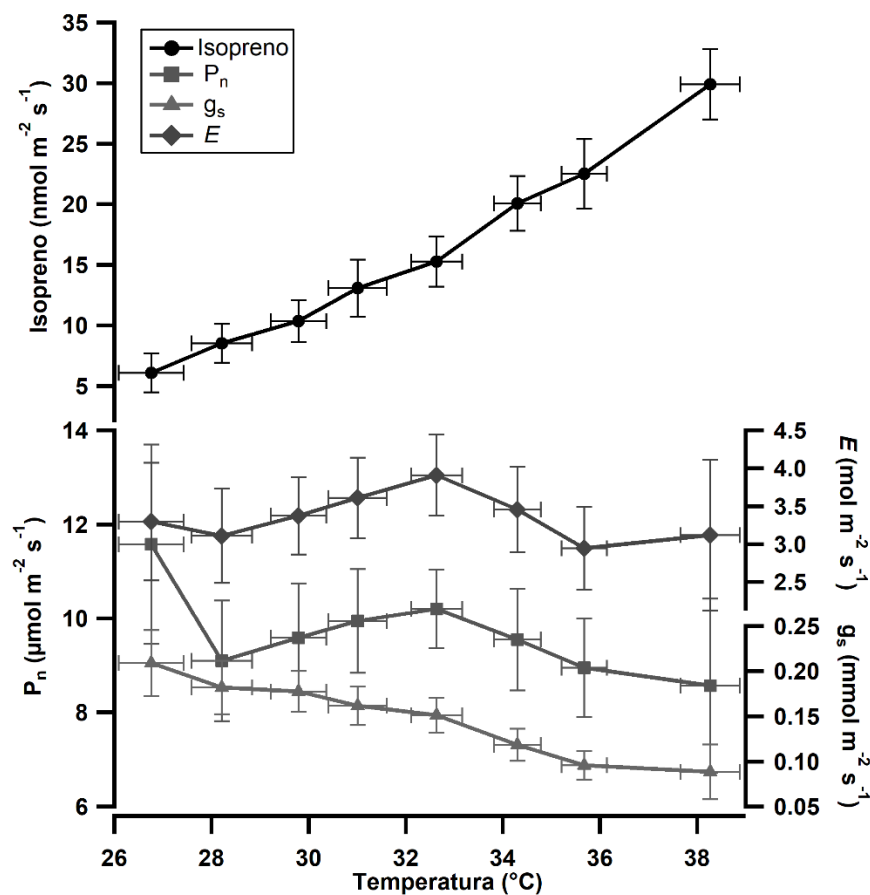


Figura 9- Resposta média da fotossíntese líquida (P_n), condutância estomática (g_s), transpiração (E) e Isopreno.

Pode-se deduzir que a redução dos valores de g_s com o aumento progressivo da temperatura foliar seja devido ao fechamento dos estômatos. Este comportamento está associado com a diminuição da captação líquida de CO_2 atmosférico e tem a finalidade de minimizar a perda de água e outras consequências mais drásticas como a falha hidráulica (McDowell 2011). Consequentemente, a fixação de carbono pela fotossíntese também diminuiu, sendo esta diminuição da capacidade fotossintética em função da temperatura já conhecida para espécies tropicais (Doughty 2011).

Um estudo realizado por (Morais et al. 2017) em uma casa de vegetação em Manaus com a espécie Taxi-Branco (*Sclerobium paniculatum*) verificou-se que as respostas de fotossíntese, condutância e respiração variam com o aumento da temperatura e diferença de disponibilidade de água. Também foi observado que no tratamento com alta temperatura sem suspensão de irrigação a fotossíntese declinou após a temperatura de 35 °C, a transpiração foi proporcional ao aumento de temperatura e a condutância também apresentou declínio após 35 °C (Morais et al. 2017).

Esses resultados observados por (Morais et al. 2017) diferem dos encontrados por esse estudo, pois apesar do Taxi-branco apresentar declínio de fotossíntese em temperatura maior que a da *Vismia guianensis* e também queda na condutância, a transpiração aumentou o que não foi observado para o gênero *Vismia*. Em *Vismia* a transpiração, em média, diminuiu logo após 32 °C. O aumento da transpiração pode ser uma estratégia de diminuição da temperatura foliar em situação de estresse para evitar danos nos aparatos fotossintéticos (Gates 1964), porém em *Vismia* isso pode não ser necessário, uma vez que ela utiliza de outras alternativas para manter os processos fotossintéticos como, por exemplo a emissão de isopreno e o aumento na eficiência do uso de energia luminosa.

Em relação ao aumento das emissões do isopreno, sabe-se que ele é composto de 70% a 90% de carbono recentemente assimilado (Affek and Yakir 2003). Uma vez que em altas temperaturas ocorre a diminuição da entrada de carbono atmosférico, o carbono da síntese de isopreno pode ser proveniente de outras fontes, como o da fotorrespiração, já que a enzima Rubisco passa a utilizar mais moléculas de O₂ no ciclo de Calvin-Benson (Jardine et al. 2014), outra fonte é o metanol e formaldeído integrados na via C₁ (Jardine et al. 2017) e carbonos da via C₂, como por exemplo ácido acético e acetaldeído (Souza et al. 2018). Este comportamento é enfatizado pela correlação moderada e negativa entre P_n e isopreno (Erro! Fonte de referência não encontrada.) (R = - 0,69; p = 0,06), onde é mostrado que o isopreno não depende totalmente do carbono fixado pela fotossíntese.

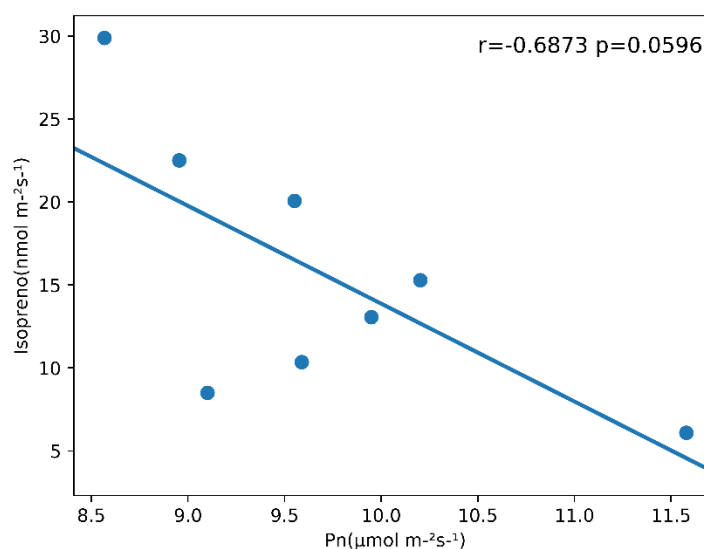


Figura 10: Correlação entre isopreno e fotossíntese líquida (P_n)

6.2 Distribuição de energia a altas temperaturas

Assim como ocorreu com as emissões de isopreno, outros parâmetros fotoquímicos foram estimulados pelas altas temperaturas no gênero *Vismia*. Nos próximos parágrafos serão analisados e discutidos os casos relativos à taxa de transporte de elétrons (ETR), a eficiência operacional do fotossistema II (ϕ PSII), a proporção de centros de reações abertos (qP) e a dissipação de energia por calor (NPQ), mostrados na **Figura 11**.

A ETR aumentou de $123,06 \pm 24,45 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ na temperatura T_{min} para $189,41 \pm 34,24 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ na temperatura T_{max} , representando 53.9% de aumento. Da mesma forma, a ϕ PSII aumentou com a temperatura, apresentando um crescimento de 34.7% com valor mínimo de $0,35 \pm 0,07$ em T_{min} , e $0,47 \pm 0,04$ em T_{max} . qP apresentou um crescimento menor, de 14.7%, aumentando de $0,74 \pm 0,45$ para $0,84 \pm 0,18$, nas temperaturas foliares de T_{min} até T_{max} , respectivamente. O NPQ apresentou estabilidade com o aumento de temperatura, com valor de $1,16 \pm 0,60$ em T_{min} , com T_{opt} na temperatura de $31,01 \text{ }^\circ\text{C} \pm 0,60 \text{ }^\circ\text{C}$ com valor de $1,34 \pm 0,33$ e $1,31 \pm 0,80$ em T_{max} .

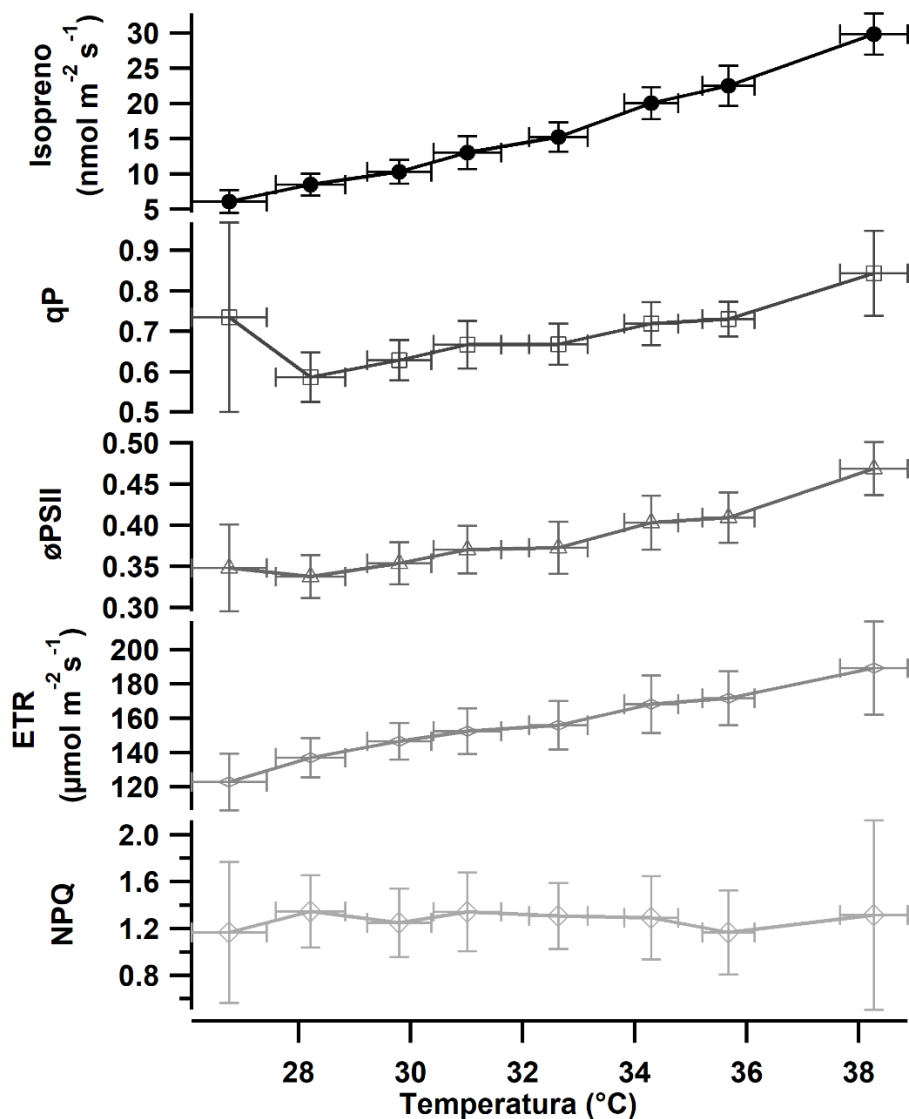


Figura 11-Resposta média dos valores de Isopreno, proporção dos centros de reações abertos (qP), eficiência operacional do fotossistema II (ϕ PSII), taxa de transporte de elétrons (ETR) e dissipação por calor (NPQ)

Os valores de qP aumentam proporcionalmente com a temperatura, ou seja, qP teve maior números de centros de reações abertos para a captura de luz. De forma semelhante, houve o aumento de ETR e ϕ PSII proporcionalmente ao aumento de temperatura. Esse comportamento pode indicar uma melhor eficiência no uso deste recurso pela espécie estudada, tendo em vista a diminuição da entrada de carbono para a fixação. Em outras espécies, um declínio desses parâmetros acima de 35 °C podem representar danos irreversíveis nos aparatos fotossintéticos das plantas (Campelo et al. 2015), como exemplo no estudo realizado na Malásia as espécies apresentaram queda no valor desses parâmetros após 35°C (Kitao et al. 2000). Neste estudo com a *V. guianensis* esse comportamento não foi observado.

Com o aumento de qP, ETR e ϕ PSII, a produção de ATP e NADPH continuou e, como essa energia não foi utilizada para fixação de carbono, a planta emitiu o isopreno como forma de drenar a energia excedente. Uma vez que o isopreno é dependente dessa energia luminosa e não é produzido na ausência de luz, como mostrado na **Figura 12**, ele precisa de 20 ATP e 14 NADPH para cada molécula de CO₂ (Sharkey and Yeh 2001). Estudos já comprovaram que mudança em isopreno é correlacionada com concentração de ATP (Loreto and Sharkey 1993).

Jardine e colaboradores (Jardine et al. 2016) em um estudo com *V. Guianensis* verificou esse aumento na emissão de isopreno com o aumento da temperatura e diminuição na fotossíntese. Porém, em seu trabalho, o autor não utilizou os parâmetros do processo de fluorescência para verificar o uso da energia na produção de isopreno. Outro estudo realizado na Amazônia foi verificado que a emissão de isopreno não apresentou temperatura ótima, pois continuou a aumentar mesmo em temperatura de 45 °C, temperatura essa maior da que usada neste estudo (Alves et al. 2014).

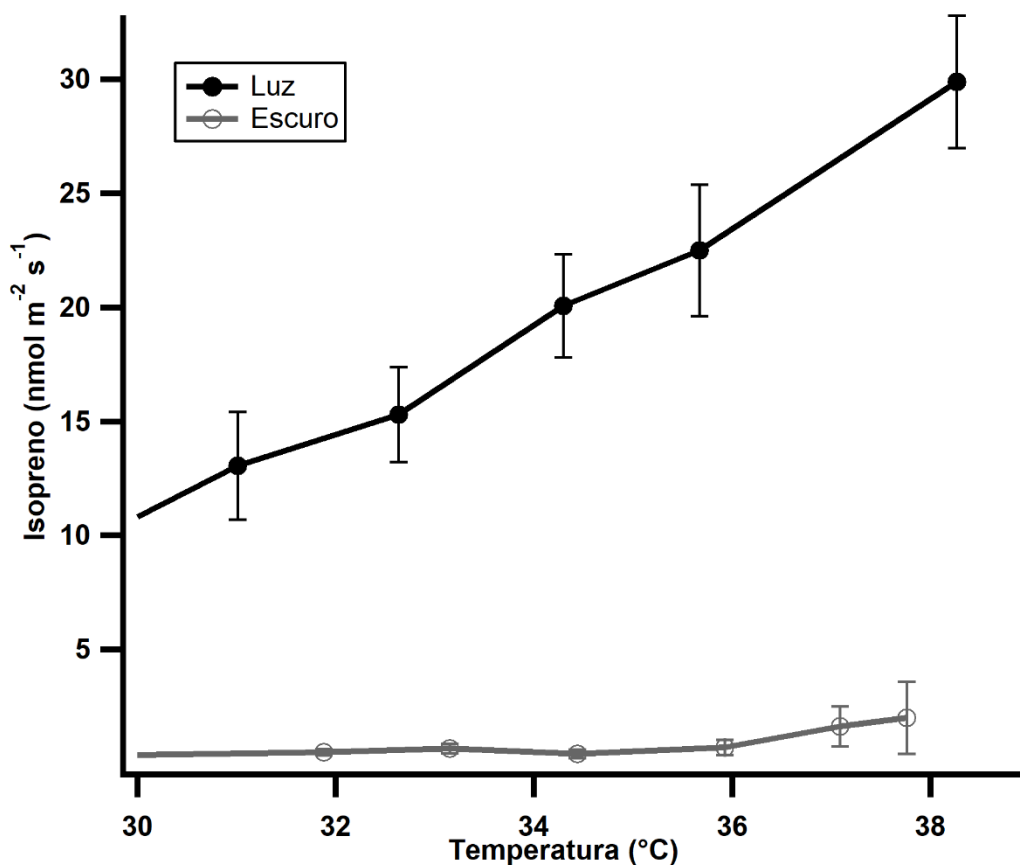


Figura 12-Resposta média na luz e escuro da emissão de Isopreno

Outro motivo para a produção de isopreno é a proteção a alta temperatura, pois ele age como antioxidante (Sharkey et al. 2007). Isto pode ser observado pela eficiência quântica (F_v/F_m) que apresentou $0,61 \pm 0,03$ como valor máximo e $0,57 \pm 0,03$ como mínimo, tendo apenas 4.9 % de declínio. Apesar da planta estar sob estresse e em estado de fotoinibição, de acordo com a relação F_v/F_m , que apresenta valor menor que 0,70 (Murchie and Lawson 2013). Nosso resultado mostra que apenas 57% da luz está sendo utilizada e que essa diminuição de taxa de luz é compensada pelo aumento na taxa de q_P , ETR e ϕ_{PSII} . A planta, quando no escuro, apresenta uma média de $0,75 \pm 0,02$ e esse valor maior pode estar associado à outros processos que não estão em funcionamento para dissipar a energia por outras vias (Henriques 2009) (**Figura 13**). O isopreno também pode ter efeito no NPQ, pois a dissipação de energia por calor não apresentou grandes alterações com o aumento de temperatura. Valores menores de NPQ foram encontrados em espécies que emitem isopreno e quando as emissões de isopreno foram suprimidas a dissipação por calor aumentou (Pollastri et al. 2014). Isso pode significar que a planta utiliza energia na síntese de isopreno ao invés de dissipá-la em forma de calor.

Em espécies não pioneiras, estudadas na Amazônia Central, o valor da relação F_v/F_m foi de 0,85, acima do encontrado para *V. guianensis* (Santos et al. 2018). Isso pode indicar que essa espécie não possui eficiência em captura de luz, mas possui eficiência operacional nos processos fotossintéticos. A energia não tem grande dissipação pela fluorescência, devido a estabilidade do parâmetro, e nem pela via do calor NPQ, se também se mantém estável. Esta observação demonstra que a *V. guianensis* apresenta estratégia de distribuição de energia para manutenção mecanicista da fotossíntese. Além de dissipar a energia excessiva de forma controlada, utilizando as reações de síntese de compostos secundários como dreno de energia (Wilhelm and Selmar 2011).

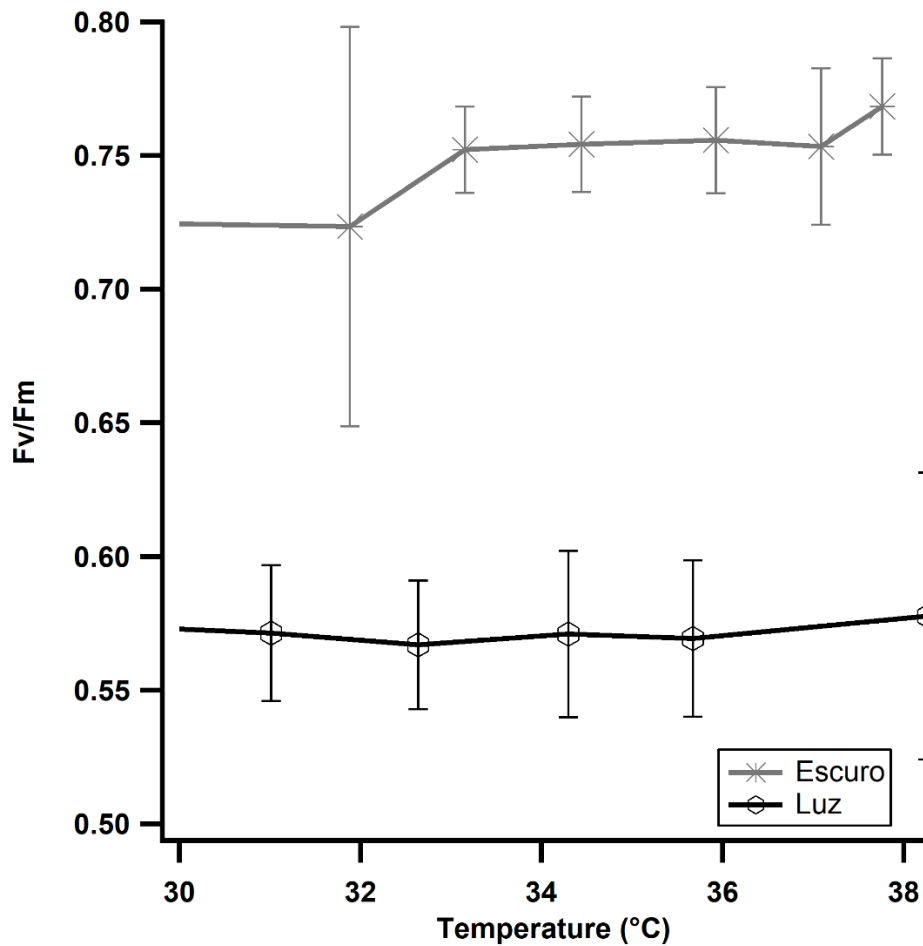


Figura 13-Resposta média na luz e no escuro da eficiência quântica (Fv/Fm)

A estabilidade dos parâmetros Fv/Fm e NPQ podem ser uma resposta à resistência da espécie. Esses parâmetros não foram correlacionado com o isopreno, pois não houve mudança com o aumento de temperatura, como pode ser observado na **Figura 12** e **Figura 13**.

O isopreno apresentou correlação forte e positiva com ETR ($R = 0,98$; $p = 0,00$), qP ($R = 0,75$; $p = 0,03$) e ϕ PSII ($R = 0,98$; $p = 0,00$) (**Figura 14**), comprovando assim a influência da eficiência fotossintética com a síntese e emissão de isopreno.

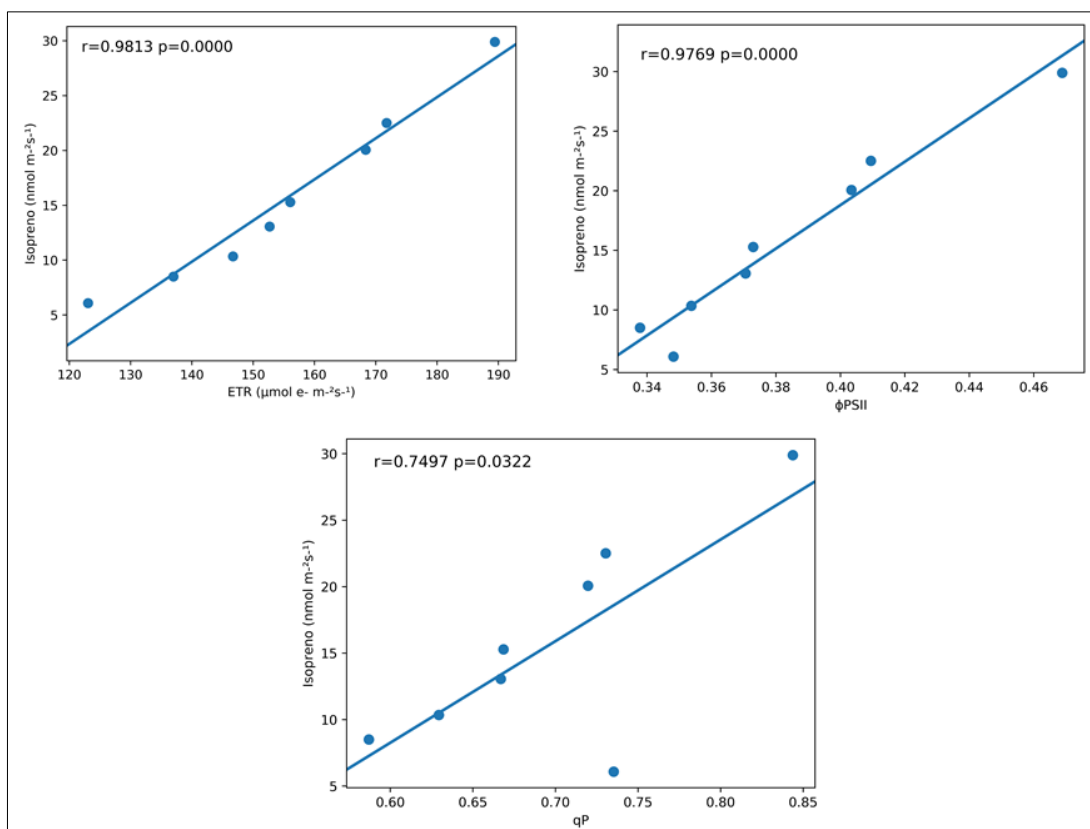


Figura 14-Correlações entre isopreno, eficiência operacional do fotossistema II ($\phi PSII$), taxa de transporte de elétrons (ETR) e proporção de centros de reações abertos (qp)

Com a possibilidade de aumento de temperatura nos trópicos (Wright et al. 2009), a *Vismia guianensis* poderá ser uma espécie dominante devido a sua resistência. Essa espécie pode apresentar mecanismos de sobrevivência a altas temperaturas, devido ao aumento na emissão de isopreno e nos parâmetros observados de ETR, qp e $\phi PSII$ do processo fotossintético. Mesmo com declínio nos parâmetros P_n , g_s e E , a *Vismia guianensis* poderá possivelmente resistir ao aumento de temperatura global. Por outro lado, quando submetida à altas temperaturas os indivíduos de *Vismia* diminuem a fixação de carbono. É esperado que espécies florestais em ambientes quentes tenham a taxa fotossintética diminuída mesmo com aclimação ao ambiente (Scafaro et al. 2017). Com isso, a emissão de isopreno poderá aumentar para essas espécies, pois o carbono tende a ser pedido como molécula de isopreno. Dessa forma ele poderá ter efeito na mudança do clima, pois o isopreno reage com a química da atmosfera, como por exemplo na formação de aerossóis (Claeys et al. 2004) e ozônio (Monson and Holland 2001).

7 CONCLUSÕES

Neste estudo foi mostrado que a síntese de isopreno não é dependente de carbono atmosférico, podendo utilizar carbono de outras fontes. A energia proveniente dos fótons de luz pode ser redistribuída para os processos fotoquímicos. Parâmetros, como a taxa de transporte de elétrons e eficiência operacional do fotossistema II, aumentam dando continuidade à produção de ATP e NADPH. Esta energia produzida pode ser tanto utilizada na produção de isopreno, para proteção a altas temperaturas, como também para gasto de energia. Desta forma, a *Vismia guianensis* (Aubl) Pers. é uma espécie que poderá se destacar em situações de aumento de temperatura, pela sua resistência e ampla distribuição. Este aumento diminui a fixação de carbono e aumenta a emissão de isopreno, o que poderá ter efeito na mudança do clima. Com isso, os compostos orgânicos voláteis podem ser considerados em modelos climáticos como emissores de carbono e assim ter maior precisão do ciclo do carbono nas projeções com o aumento de temperatura. Resultados deste estudo poderão fazer parte da modelagem do projeto NGEE-Tropics, representando o comportamento de uma espécie resistente que poderá se sobressair diante a possíveis aumentos de temperatura.

8 USUÁRIOS E BENEFICIÁRIOS DO ESTUDO

USUÁRIOS

- Pesquisadores da área de ecofisiologia, mudança do clima e pesquisadores do projeto Ngee tropics.

BENEFICIADOS

- Comunidade civil e acadêmica.

9 REFERÊNCIA BIBLIOGRÁFICA

- Affek, H.P.; Yakir, D. 2003. Natural Abundance Carbon Isotope Composition of Isoprene Reflects Incomplete Coupling between Isoprene Synthesis and Photosynthetic Carbon Flow. *Plant Physiology* 131: 1727–1736.
- Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; de Moraes, G.; Leonardo, J.; Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* 22: 711–728.
- Álvarez, E.; Jiménez, O.J.; Posada, C.M.; Rojano, B.A.; García, C.M.; Durango, D.L. 2009. Actividad antioxidante y contenido fenólico de los extractos provenientes de las bayas de dos especies del género *Vismia* (Guttiferae). *Vitae* 15.
- Alves, E.G.; Harley, P.; Gonçalves, J.F. de C.; Moura, C.E. da S.; Jardine, K. 2014. Effects of light and temperature on isoprene emission at different leaf developmental stages of *eschweilera coriacea* in central Amazon. *Acta Amazonica* 44: 9–18.
- Ayeneh, A.; Van Ginkel, M.; Reynolds, M.P.; Ammar, K. 2002. Comparison of leaf, spike, peduncle and canopy temperature depression in wheat under heat stress. *Field Crops Research* 79: 173–184.
- Baker, N.R.; Rosenqvist, E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* 55: 1607–1621.
- Berry, J.; Bjorkman, O. 1980. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology* 31: 491–543.
- Bolhár, N.H.R.; Öquist, G. 1993. *Chlorophyll fluorescence as a tool in photosynthesis research. Photosynthesis and production in a changing environment: a field and laboratory manual*. Chapman & Hall London., 193-206p.
- Campelo, D.D.H.; Lacerda, C.F.; Sousa, J.A.; Correia, D.; Marcos, A.; Bezerra, E.; et al. 2015. Leaf Gas Exchange and Efficiency of Photosystem II in Adult Plants of Six Forest Species As Function of the Water Supply in the Soil. *Revista Árvore* 39: 973–983.
- Cecchini, M.A.; Machado, L.A.T.; Andreae, M.O.; Martin, S.T.; Albrecht, R.I.; Artaxo, P.; et al. 2017. Sensitivities of Amazonian clouds to aerosols and updraft speed. *Atmospheric Chemistry and Physics* 17: 10037–10050.

- Chambers, J.Q.; Hurtt, G.C.; Marra, D.M.; Higuchi, N.; Negrón-Juárez, R.I. 2009. Lack of intermediate-scale disturbance data prevents robust extrapolation of plot-level tree mortality rates for old-growth tropical forests. *Ecology Letters* 12: E22–E25.
- 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.
- Clark, D.A. 2004. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359: 477–491.
- Collins, S.F.; Baxter, G.W.; Wade, S.A.; Sun, T.; Grattan, K.T. V; Zhang, Z.Y.; et al. 1998. Comparison of fluorescence-based temperature sensor schemes: theoretical analysis and experimental validation. *Journal of applied physics* 84: 4649–4654.
- Collins, W.J.; Derwent, R.G.; Johnson, C.E.; Stevenson, D.S. 2002. Troposphere and Their Global Warming Potentials. *Climate Change* 52: 453–479.
- Cox, P.M.; Betts, R.A.; D., J.C.; A., S.S.; Totterdell, & I.J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature* 408: 184–187.
- Doughty, C.E. 2011. An In Situ Leaf and Branch Warming Experiment in the Amazon. *Biotropica* 43: 658–665.
- Ferraz, J.; Ohta, S.; Sales, P.C. de. 1998. Distribuição dos solos ao longo de dois transectos em floresta primária ao norte de Manaus (AM). *Espaço Comunicação Ltda., Manaus, Brazil* 264.
- Gates, D.M. 1964. Leaf temperature and transpiration. *Agronomy Journal* 56: 273–277.
- Goldstein, A.H.; Goulden, M.L.; Munger, J.W.; Wofsy, S.C.; Geron, C.D. 1998. Seasonal course of isoprene emissions from a midlatitude deciduous forest. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 103: 31045–31056.
- Guenther, A.; Karl, T.; Harley, P.; Wiedinmyer, C.; Palmer, P.I.; 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.
- Harley, P.; Vasconcellos, P.; Vierling, L.; Pinheiro, C.C. de S.; Greenberg, J.; Guenther, A.; et al. 2004. Variation in potential for isoprene emissions among

- Neotropical forest sites. *Global Change Biology* 10: 630–650.
- Henriques, F.S. 2009. Leaf chlorophyll fluorescence: Background and fundamentals for plant biologists. *Botanical Review* 75: 249–270.
- Higuchi, N.; dos Santos, J.; Vieira, G.; Ribeiro, R.J.; Sakurai, S.; Ishizuka, M.; et al. 1998. Análise estrutural da floresta primária da bacia do rio Cuieiras, ZF-2, Manaus-AM, Brasil. *Acta Amazonica* 28: 153–166.
- Jardine, K.; Chambers, J.; Alves, E.G.; Teixeira, A.; Garcia, S.; Holm, J.; et al. 2014. Dynamic balancing of isoprene carbon sources reflects photosynthetic and photorespiratory responses to temperature stress. *Plant physiology* 166: 2051–2064.
- Jardine, K.J.; Jardine, A.B.; Souza, V.F.; Carneiro, V.; Ceron, J. V.; Gimenez, B.O.; et al. 2016. Methanol and isoprene emissions from the fast growing tropical pioneer species *Vismia guianensis* (Aubl.) Pers. (Hypericaceae) in the central Amazon forest. *Atmospheric Chemistry and Physics* 16: 6441–6452.
- Jardine, K.J.; Jardine, A.B.; Holm, J.A.; Lombardozzi, D.L.; Negron-Juarez, R.I.; Martin, S.T.; et al. 2017. Monoterpene thermometer of tropical forest-atmosphere response to climate warming. *Plant, cell & environment* 40: 441–452.
- Jasechko, S.; Sharp, Z.D.; Gibson, J.J.; Birks, S.J.; Yi, Y.; Fawcett, P.J. 2013. Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature* 496: 347–350.
- Jiang, X.; Guenther, A.; Potosnak, M.; Geron, C.; Seco, R.; Karl, T.; et al. 2018. Isoprene emission response to drought and the impact on global atmospheric chemistry. *Atmospheric Environment* 183: 69–83.
- Kalaji, H.M.; Jajoo, A.; Oukarroum, A.; Brestic, M.; Zivcak, M.; Samborska, I.A.; et al. 2016. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum* 38:102.
- Kitao, M.; Lei, T.T.; Koike, T.; Matsumoto, Y.; Ang, L.-H.; Tobita, H.; et al. 2000. Temperature response and photoinhibition investigated by chlorophyll fluorescence measurements for four distinct species of dipterocarp trees. *Physiologia Plantarum* 109: 284–290.
- Krause, G.H.; Weis, E. 1984. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology - II. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthesis Research* 5: 139–157.
- Kumarathunge, D.P.; Medlyn, B.E.; Drake, J.E.; Tjoelker, M.G.; Aspinwall, M.J.; Battaglia, M.; et al. 2018. Acclimation and adaptation components of the temperature dependence of plant photosynthesis at the global scale. *New*

Phytologist.

- Laothawornkitkul, J.; Taylor, J.E.; Paul, N.D.; Hewitt, C.N. 2009. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system (vol 183, pg 27, 2009). *New Phytologist* 184: 276.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and Carotenoids: Pigments of Photosynthetic Biomembranes. *Methods in Enzymology* 148: 350–382.
- Lin, Y.S.; Medlyn, B.E.; Ellsworth, D.S. 2012. Temperature responses of leaf net photosynthesis: The role of component processes. *Tree Physiology* 32: 219–231.
- Loreto, F.; Sharkey, T.D. 1993. Isoprene emission by plants is affected by transmissible wound signals. *Plant, Cell & Environment* 16: 563–570.
- Loreto, F.; Schnitzler, J.-P. 2010. Abiotic stresses and induced BVOCs. *Trends in plant science* 15: 154–166.
- Malhi, Y.; Roberts, J.T.; Betts, R.A.; Killeen, T.J.; Li, W.; Nobre, C.A. 2008. Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. *Science* 319: 169–172.
- Marengo, J.A.; Cunha, A.P.; Alves, L.M. 2016. A seca de 2012-2015 no semiárido do Nordeste do Brasil. *Revista Climá nálise*: 1–5.
- Martin, S.T.; Artaxo, P.; Machado, L.A.T.; Manzi, A.O.; Souza, R.A.F.; Schumacher, C.; et al. 2016. Introduction: Observations and Modeling of the Green Ocean Amazon (GoAmazon2014/5). *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions* 15: 30175–30210.
- Maxwell, K.; Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659–668.
- McDowell, N.G. 2011. Mechanisms Linking Drought, Hydraulics, Carbon Metabolism, and Vegetation Mortality. *Plant Physiology* 155: 1051–1059.
- Mesquita, R. de C.G.; Massoca, P.E. dos S.; Williamson, G.B.; Bentos, T.V.; Jakovac, C.C. 2015. Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience* 65: 849–861.
- Miranda, J.C. 2009. Sucessão ecológica: conceitos, modelos e perspectivas. *SaBios: Rev. Saúde e Biologia*: 31–37.
- Monson, R.K.; Holland, E.A. 2001. Biospheric trace gas fluxes and their. *Annual Review ecology System* 32: 547–576.
- Monson, R.K.; Jones, R.T.; Rosenstiel, T.N.; Schnitzler, J.-P. 2013. Why only some plants emit isoprene. *Plant, Cell & Environment* 36: 503–516.

- Morais, R.R.; Rossi, L.M.B.; Riga, R.C. V. 2017. Gas Exchange of Seedlings of Taxi-Branco Submitted To Leaf Temperature. *Ciência Florestal* 27: 97–104.
- Murchie, E.H.; Lawson, T. 2013. Chlorophyll fluorescence analysis: A guide to good practice and understanding some new applications. *Journal of Experimental Botany* 64: 3983–3998.
- Nobre, C.A.; Cardoso, M.; Silva, J.S.; Castilla-Rubio, J.C.; Sampaio, G.; Borma, L.S. 2016. Land-use and climate change risks in the Amazon and the need of a novel sustainable development paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113: 10759–10768.
- Nogueira, W.L.P.; Ferreira, M.J.; Martins, N.O.D.A. 2018. Estádio inicial da regeneração natural de espécies arbóreas em área alterada no Estado do Amazonas. *Pesquisa Florestal Brasileira* 38.
- Pachauri, R.K.; Allen, M.R.; Barros, V.R.; Broome, J.; Cramer, W.; Christ, R.; et al. 2014. *Climate change 2014: synthesis report. Contribution of Working Groups I, II and III to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, .
- Phillips, O.L.; Aragão, L.E.O.C.; Lewis, S.L.; Fisher, J.B.; Lloyd, J.; López-González, G.; et al. 2009. Drought sensitivity of the Amazon rainforest. *Science* 323: 1344–1347.
- Pollastri, S.; Tsonev, T.; Loreto, F. 2014. Isoprene improves photochemical efficiency and enhances heat dissipation in plants at physiological temperatures. *Journal of Experimental Botany* 65: 1565–1570.
- Sage, R.F.; Kubien, D.S. 2007. The temperature response of C3 and C4 photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 30: 1086–1106.
- Sampaio Filho, I.; Jardine, K.; de Oliveira, R.; Gimenez, B.; Cobello, L.; Piva, L.; et al. 2018. Below versus above ground plant sources of abscisic acid (ABA) at the heart of tropical forest response to warming. *International journal of molecular sciences* 19: 2023.
- Santos, V.A.H.F. dos; Ferreira, M.J.; Rodrigues, J.V.F.C.; Ceron, J.V.B.; Nelson, B.W.; Garcia, M.N.; et al. 2018. Causes of reduced leaf-level photosynthesis during strong El Niño drought in a Central Amazon forest. *Global Change Biology* 24: 4266–4279.
- Scafaro, A.P.; Xiang, S.; Long, B.M.; Bahar, N.H.A.; Weerasinghe, L.K.; Creek, D.; et al. 2017. Strong thermal acclimation of photosynthesis in tropical and temperate

- wet-forest tree species: the importance of altered Rubisco content. *Global Change Biology* 23: 2783–2800.
- Schneider, D.P.; Ammann, C.M.; Otto-Bliesner, B.L.; Kaufman, D.S. 2009. Climate response to large, high-latitude and low-latitude volcanic eruptions in the community climate system model. *Journal of Geophysical Research Atmospheres* 114: 1–21.
- Sharkey, T.D.; Yeh, S. 2001. Isoprene emission from plants. *Annual Review of Plant Physiology* 52: 407–436.
- Sharkey, T.D.; Schrader, S.M. 2006. High Temperature Stress. *Physiology and Molecular Biology of Stress Tolerance in Plants*: 101–102.
- Sharkey, T.D.; Wiberley, A.E.; Donohue, A.R. 2007. Isoprene emission from plants: why and how. *Annals of Botany* 101: 5–18.
- Silva, C.E.M.; Gonçalves, J.F.C.; Alves, E.G. 2011. Photosynthetic traits and water use of tree species growing on abandoned pasture in different periods of precipitation in Amazonia. *Photosynthetica* 49: 246–252.
- Slot, M.; Winter, K. 2017. In situ temperature response of photosynthesis of 42 tree and liana species in the canopy of two Panamanian lowland tropical forests with contrasting rainfall regimes. *New Phytologist* 214: 1103–1117.
- Slot, M.; Krause, G.H.; Krause, B.; Hernández, G.G.; Winter, K. 2018. Photosynthetic heat tolerance of shade and sun leaves of three tropical tree species. *Photosynthesis Research*.
- Souza, V.F. de; Vickers, C.E.; Araújo, W.L.; Duvoisin Júnior, S.; Niinemets, Ü.; Rasulov, B.; et al. 2018. Alternative Carbon Sources for Isoprene Emission. *Trends in Plant Science* 23: 1081–1101.
- Stirbet, A.; Riznichenko, G.Y.; Rubin, A.B.; Govindjee. 2014. Modeling chlorophyll a fluorescence transient: Relation to photosynthesis. *Biochemistry (Moscow)* 79: 291–323.
- Stirbet, A.; Lazár, D.; Kromdijk, J.; Govindjee. 2018. Chlorophyll a fluorescence induction: Can just a one-second measurement be used to quantify abiotic stress responses? *Photosynthetica* 56: 86–104.
- Tan, Z.-H.; Zeng, J.; Zhang, Y.-J.; Slot, M.; Gamo, M.; Hirano, T.; et al. 2017. Optimum air temperature for tropical forest photosynthesis: Mechanisms involved and implications for climate warming. *Environmental Research Letters* 12: 54022.
- Vårhammar, A.; Wallin, G.; McLean, C.M.; Dusenge, M.E.; Medlyn, B.E.; Hasper, T.B.;

- et al. 2015. Photosynthetic temperature responses of tree species in Rwanda: evidence of pronounced negative effects of high temperature in montane rainforest climax species. *New Phytologist* 206: 1000–1012.
- Velikova, V.; Nogues, I.; Garab, G.; Peeva, V.; Busheva, M.; Sharkey, T.D.; et al. 2011. Increased Thermostability of Thylakoid Membranes in Isoprene-Emitting Leaves Probed with Three Biophysical Techniques. *Plant Physiology* 157: 905–916.
- Wilhelm, C.; Selmar, D. 2011. Energy dissipation is an essential mechanism to sustain the viability of plants: The physiological limits of improved photosynthesis. *Journal of Plant Physiology* 168: 79–87.
- Wright, S.J.; Muller-Landau, H.C.; Schipper, J. 2009. The future of tropical species on a warmer planet. *Conservation Biology* 23: 1418–1426.
- Yang, X.; Tang, J.; Mustard, J.F.; Lee, J.-E.; Rossini, M.; Joiner, J.; et al. 2015. Solar-induced chlorophyll fluorescence that correlates with canopy photosynthesis on diurnal and seasonal scales in a temperate deciduous forest. *Geophysical Research Letters* 42: 2977–2987.