

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA – PPG-BOT

**Crescimento e fotossíntese de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae) em
resposta à elevada concentração de CO₂ e déficit hídrico**

MARCILIA FREITAS DE OLIVEIRA

Manaus – Amazonas

Abril, 2016

MARCILIA FREITAS DE OLIVEIRA

Crescimento e fotossíntese de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae) em resposta à elevada concentração de CO₂ e déficit hídrico

Orientador: Dr. Ricardo Antonio Marengo

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

Manaus – Amazonas

Abril, 2016

O48c Oliveira, Marcilia Freitas

Crescimento e fotossíntese de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae) em resposta à elevada concentração de CO₂ e déficit hídrico/ Marcilia Freitas de Oliveira. --- Manaus: [s.n.], 2016.

87 f. : il., color.

Dissertação (Mestrado) --- INPA, Manaus, 2016.

Orientador: Dr. Ricardo Antonio Marengo.

Área de concentração: Botânica.

1. Andiroba. 2. Mudanças climáticas. 3. Trocas gasosas. I.Título

CDD 634.97

Sinopse

Foram avaliados os efeitos do incremento com CO₂ e déficit hídrico em aspectos do crescimento e fotossíntese da andiroba (*Carapa surinamensis*). As plantas cultivadas em alto CO₂ (700 ppm) não apresentaram aclimatação da fotossíntese, o que mostra que o aumento do CO₂ futuro causará impacto positivo sobre as taxas fotossintéticas, pois foi verificado que a fotossíntese das plantas submetidas ao alto CO₂ apresentaram maior taxa fotossintética e incremento em biomassa quando comparadas com as plantas do controle (400 ppm). Ademais, as plantas em alto CO₂ apresentaram aumento de 200% na eficiência no uso da água da planta inteira o que mitigou os efeitos do déficit hídrico. A restrição hídrica levou à diminuição da produção de biomassa e redução da área foliar, por outro lado aumentou a eficiência no uso da água da planta inteira. Estes resultados são consistentes com modelos que preveem que o aumento do dióxido de carbono atmosférico pode reforçar o papel da floresta amazônica como sumidouro de carbono em uma escala global.

Palavras-chave: 1. Andiroba 2. Mudanças climáticas 3. Restrição hídrica 4. Trocas gasosas. 5. Biomassa

À minha família que é meu porto seguro e que sempre me deu forças e encorajamento para
buscar meus sonhos

DEDICO

Agradecimentos

Primeiramente a Deus por ter me concedido o sopro da vida.

Ao Laboratório de Ecofisiologia de Arvores do INPA pelo suporte e infraestrutura.

Ao Prof. Ricardo Marenco pela orientação, paciência, compartilhamento de conhecimentos e por sempre estar disponível para ouvir.

A equipe do Laboratório de Ecofisiologia de Arvores, em especial Paula Gouvêa, pela amizade e por compartilhar todos os altos e baixos desse processo. Também a Elessandra e Francinete pelo auxílio e força nos momentos de sufoco.

Ao Laboratório de Fitopatologia do INPA por ceder o espaço para a realização de análises químicas.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado e à FAPEAM pelo custeio do projeto.

A minha família em especial aos meus pais por serem meu porto seguro, por todo apoio, carinho e encorajamento e orações, mesmo distantes. Também a minha tia.

Aos colegas da pós-graduação que também vivenciaram comigo as aflições, medos, correria, alegrias e pelo apoio moral durante esse curso em especial à Dariene, Raquel e Lucélia.

A Ana Dixie pela amizade, por dividir momentos de distração e alegria e também pelos conselhos.

As Secretárias da Botânica por todo suporte e paciência.

A todos que de alguma forma contribuíram nessa jornada de desafios e conquistas.

MUITO OBRIGADA

***“É impossível para um homem aprender aquilo
que ele acha que já sabe.”***

Epicteto

Resumo geral

Muitos modelos têm sido feitos na tentativa de prognosticar como mudanças climáticas podem influenciar a fisiologia das árvores, entretanto, a maioria dos estudos concentra-se em áreas de florestas temperadas, tendo poucas pesquisas que mostrem como aumentos na concentração de CO₂ e mudanças nos regimes hídricos influenciam o funcionamento de árvores tropicais principalmente espécies da Amazônia. A floresta Amazônica tem grande importância no ciclo do carbono e no regime hídrico regional, portanto é importante que essa lacuna no conhecimento seja preenchida. Para tanto os objetivos desse estudo foram determinar como o enriquecimento com CO₂ e o déficit hídrico afetam os parâmetros da fotossíntese e a produção de biomassa em uma espécie florestal da Amazônia (*Carapa surinamensis* Miq.). O estudo foi realizado em câmara de crescimento e em casa de vegetação no Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) em Manaus-AM. Foram aplicados os seguintes tratamentos: dois níveis de CO₂ (400 - atual e 700 ppm - estimativa para 2100) e dois regimes hídricos (solo com 100 e 50% da capacidade de campo). Os tratamentos de CO₂ elevado foram conduzidos em câmara de crescimento e os tratamentos de CO₂ ambiente em casa de vegetação. O experimento começou com plantas em idade de seis meses e teve duração de 163 dias. Foram determinados parâmetros de trocas gasosas, de crescimento e de biomassa das plantas. As plantas crescidas em alto CO₂ não experimentaram aclimação da fotossíntese, o que mostra que o aumento do CO₂ futuro causará impacto positivo sobre as taxas fotossintéticas, pois foi verificado que a fotossíntese das plantas submetidas a 700 ppm de CO₂ aumentou em 100% e o ganho de biomassa foi 62% maior do que em plantas cultivadas no CO₂ ambiente (400 ppm). Além disso, as plantas em alto CO₂ apresentaram aumento de 200% na eficiência no uso da água da planta inteira o que mitigou os efeitos do déficit hídrico. A restrição hídrica levou à diminuição da produção de biomassa (54%) e redução da área foliar em 47%, por outro lado aumentou em 35% a eficiência no uso da água da planta inteira. Estes resultados são consistentes com modelos que preveem que o aumento do CO₂ atmosférico pode reforçar o papel da floresta amazônica como sumidouro de carbono em uma escala global.

Overview

Many models have been made aiming to predict how climate change can influence the physiology of trees. Most studies, however, have concentrated on temperate regions. Few studies have been made to show how increases in CO₂ concentration and changes in water regimes can influence the functioning of tropical tree species, particularly in the Amazon. The Amazon forest is very important in the carbon cycle and the regional water regime, so it is important to know how the water regime and ambient CO₂ increase can affect this forest. Therefore the objectives of this study were to determine how the enrichment with CO₂ and water deficit can affect photosynthetic parameters and biomass gain in *Carapa surinamensis* Miq. The study was conducted in a growth chamber and greenhouse at the National Institute for Research in the Amazon (INPA) in Manaus-AM. The following treatments were applied: two levels of CO₂ (400 - current and 700 ppm - estimate for 2100) and two water regimes (soil with 100 and 50% of field capacity). The high CO₂ treatments were conducted in a growth chamber and ambient CO₂ treatment in the greenhouse. The experiment began with plants at the age of six months and lasted 163 days. They were determined parameters of gas exchange, growth and biomass gain of plants. Plants grown at high CO₂ experienced no acclimation of photosynthesis, which shows that future increase in CO₂ will cause positive impact on photosynthetic rates. This is because it found that photosynthesis of plant subjected to 700 ppm CO₂ increased by 100%, and the biomass gain was 62% higher than in plants grown at ambient CO₂ (400 ppm). In addition, water-use efficiency increased by 200% in plants grown under elevated CO₂ (700 ppm), which mitigated the effects of the drought stress. Water stress led to decrease in biomass production (54%) and reduction of leaf area by 47%, but it increased the in whole-plant water-use efficiency by 35%. These results are consistent with models that predict that further increase in atmospheric CO₂ may enhance the role of the Amazon forest as a carbon sink at a global scale.

Sumário

LISTA DE TABELAS	x
LISTA DE FIGURAS	xii
LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIACÕES	xvii
INTRODUÇÃO GERAL	1
OBJETIVOS	4
Objetivo geral.....	4
Objetivos específicos.....	4
CAPÍTULO I: Fotossíntese e fluorescência de <i>Carapa surinamensis</i> Miq. (Meliaceae) em resposta ao enriquecimento com CO₂ e déficit hídrico	6
RESUMO	6
ABSTRACT	7
INTRODUÇÃO	8
MATERIAL E MÉTODOS	9
Material vegetal e condução do experimento.....	9
Condições ambientais durante o período experimental.....	10
Casa de vegetação.....	10
Câmara de crescimento.....	10
Determinação das condições hídricas do solo e potencial hídrico foliar	10
Mensuração da fluorescência da clorofila.....	11
Mensuração das trocas gasosas	12
Delineamento experimental e análise estatística.....	13
RESULTADOS	14
Potencial hídrico foliar	14
Fluorescência da Clorofila <i>a</i>	15
Curvas de <i>A/RFA</i> e trocas gasosas	16
DISCUSSÃO	25
Potencial hídrico foliar	25
Fluorescência da clorofila	26
Trocas gasosas.....	26
Estudo da aclimação ao CO ₂	28
CONCLUSÃO	30
CAPÍTULO II: Efeitos do CO₂ elevado e déficit hídrico no crescimento, biomassa e eficiência no uso da água de <i>Carapa surinamensis</i> Miq. (Meliaceae)	32

RESUMO	32
ABSTRACT	33
INTRODUÇÃO	34
MATERIAL E MÉTODOS	35
Material vegetal e condução do experimento	35
Condições ambientais durante o período experimental	36
Casa de vegetação.....	36
Câmara de crescimento.....	36
Determinação das condições hídricas do solo	36
Avaliações de crescimento e características foliares	37
Mensuração de biomassa e eficiência no uso da água da planta inteira	38
Delineamento experimental e análise estatística	38
RESULTADOS	39
Crescimento e características foliares	39
Biomassa e uso da água	42
DISCUSSÃO	46
Efeito do CO₂ no crescimento, características foliares e biomassa	46
Influência do regime hídrico no crescimento, características foliares e biomassa .	48
Efeitos do CO₂ e regimes hídricos na eficiência no uso da água	49
CONCLUSÃO	50
SÍNTESE GERAL	51
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52
APÊNDICES	62
ANEXOS	67

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Potencial hídrico foliar (Ψ_f) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC..... 14

Tabela 2. Rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), dissipação não fotoquímica (NPQ), rendimento quântico efetivo do FSII (Φ_{FSII}) e taxa de transporte de elétrons (ETR) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC..... 15

Capítulo 2

Tabela 1. Taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-a) e em diâmetro (TCA-d), altura final (A) e diâmetro final (D) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC..... 40

Tabela 2. Número de folhas (NF), número de folíolos (NFol), tamanho médio foliolar (TMFol), área foliar (AF), área foliar específica (AFE) e massa foliar específica (MFE) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC..... 42

Tabela 3. Massa seca foliar (MSF), massa seca caulinar (MSC), massa seca radicular (MSR), alocação de massa seca foliar (AMF), alocação de massa seca caulinar (AMC) e alocação de massa seca radicular (AMR) de plantas (<i>Carapa surinamensis</i>) submetidas a dois ambientes de CO ₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo - CC) ao final do período experimental (163 dias). T1 : 400 ppm de CO ₂ e 100% CC; T2 : 400 ppm de CO ₂ e 50% CC; T3 : 700 ppm de CO ₂ e 100% CC; T4 : 700 ppm de CO ₂ e 50% CC.....	43
--	----

APÊNDICE

Tabela 1. Resultados das análises de variância (ANOVAs) dos dados do Capítulo I mostrando grau de liberdade (gl), <i>F</i> (de Fisher), significância das variáveis (<i>p</i>) e diferença mínima significativa (Fisher-LSD) para <i>Carapa surinamensis</i> em resposta aos tratamentos (trat.): regimes hídricos (H ₂ O; 100 e 50% da capacidade de campo) e níveis de CO ₂ (CO ₂ ; 400 e 700 ppm).....	63
---	----

Tabela 2. Resultados das análises de variância (ANOVAs) dos dados do Capítulo II mostrando grau de liberdade (gl), <i>F</i> (de Fisher), significância das variáveis (<i>p</i>) e diferença mínima significativa (Fisher-LSD) para <i>Carapa surinamensis</i> em resposta aos tratamentos (trat.): regimes hídricos (H ₂ O; 100 e 50% da capacidade de campo) e níveis de CO ₂ (CO ₂ ; 400 e 700 ppm).....	65
--	----

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figura 1.** Relação entre taxa de transporte de elétrons (**ETR**) e condutância estomática (g_s) em $230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa (**RFA**) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). A linha sólida representa a tendência geral de todos os tratamentos. Cada círculo preenchido (●) representa uma folha e o losango (◆) indica um outlier..... 16
- Figura 2.** Curva de resposta da fotossíntese (**A**) à radiação fotossinteticamente ativa (**RFA**) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). (**A**) **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; (**B**) **T3**: 700 ppm de CO_2 e 100% CC; (**C**) **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; (**D**) **T4**: 700 ppm de CO_2 e 50% CC. As linhas representam o ajuste dos dados utilizando equação de regressão não linear de Von Bertalanffy (Fotossíntese= $a+b(1-\exp(-k*\text{RFA}))$). Os pontos representam as médias e as barras verticais os desvios padrão (n=5)..... 17
- Figura 3.** (**A**) Fotossíntese máxima (A_{max}), (**B**) respiração no escuro (R_D), (**C**) condutância estomática (g_s) e (**D**) transpiração (E) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO_2 e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice..... 18

Figura 4. Relação entre fotossíntese máxima (A_{max}) e concentração de CO_2 intercelular (C_i) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). A linha sólida representa a tendência geral de todos os tratamentos. Cada símbolo representa uma planta. **T1** (\circ): 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2** (\blacklozenge): 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3** (\square): 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4** (\blacktriangle): 700 ppm de CO_2 e 50% CC e (\blacktriangle) indica um outlier..... 20

Figura 5. (A) Eficiência no uso da água (*EUA*) e (B) eficiência intrínseca no uso da água (*EIUA*) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) durante 163 dias. **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO_2 e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice..... 21

Figura 6. Curva de resposta da fotossíntese líquida (A) à concentração de CO_2 intercelular (C_i) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). (A) **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; (B) **T3**: 700 ppm de CO_2 e 100% CC; (C) **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; (D) **T4**: 700 ppm de CO_2 e 50% CC. As linhas sólidas representam os dados ajustados por equação não linear ($A = A_{pot} [1 - (1 - y_0/A_{pot})^{1-C_i/\square}]$) e a linha vertical pontilhada indica o valor de C_i que corresponde a 700 ppm de CO_2 na câmara do IRGA. Os símbolos (\circ) representam as médias e as barras verticais os desvios padrão (n=5)..... 22

Figura 7. (A) Taxa de fotossíntese líquida em 400 ppm de CO_2 ($A_{(400\text{ ppm})}$) e (B) fotossíntese potencial (A_{pot}) em 2000 ppm de CO_2 de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO_2 e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados Tabela 1 do Apêndice..... 22

Figura 8. (A) Condutância estomática (g_s (400 ppm)) e (B) taxa de transpiração (E (400 ppm)) (obtidas em 400 ppm de CO₂ na câmara do IRGA) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados Tabela 1 do Apêndice..... 23

Figura 9. Relação entre fotossíntese (A (400 ppm)) e condutância estomática (g_s (400 ppm)) de plantas (*Carapa surinamensis*) ao final do período experimental (163 dias). Cada símbolo (♦) representa uma planta..... 24

Figura 10. (A) Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) e (B) taxa de transporte de elétrons (J_{max}) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice..... 24

Capítulo 2

Figura 1. (A e B) Crescimento em altura (C e D) e crescimento em diâmetro de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) durante 163 dias. **T1** (●): 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2** (♦): 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3** (■): 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4** (▲): 700 ppm de CO₂ e 50% CC. Os pontos representam as médias e as barras verticais os desvios padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice..... 40

Figura 2. Área foliar (**AF**) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) durante 163 dias. **T1** (●): 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2** (◆): 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3** (■): 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4** (▲): 700 ppm de CO₂ e 50% CC. Os pontos representam as médias e as barras verticais os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice..... 42

Figura 3. (A) Massa seca total (**MST**) e (B) razão parte aérea/raiz (**PA/R**) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1**: 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro representam os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice..... 43

Figura 4. (A) Incremento em massa seca total (Δ_{MST}) e (B) consumo cumulativo de água (**CCA**) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1**: 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice..... 44

Figura 5. Eficiência no uso da água da planta inteira (**EUA_P**) em *Carapa surinamensis* submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1**: 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice..... 45

Apêndice

Figura 1. Fotos representativas de andiroba jovens (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. Os retângulos indicam a altura no início do experimento e as setas a altura final. Referência de tamanho mostrada nas fotos: régua de 1m de comprimento..... 62

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIACÕES

$A_{(400\text{ ppm})}$: Fotossíntese em 400 ppm de CO_2

A: Altura

AF: Área foliar

AFE: Área foliar específica

A_{max} : Fotossíntese máxima

AMC: Alocação de massa seca caulinar

AMF: Alocação de massa seca foliar

AMR: Alocação de massa seca radicular

A_{pot} : Fotossíntese potencial

CC: Capacidade de campo

CCA: Consumo cumulativo de água

C_i : Concentração de CO_2 intercelular

D: Diâmetro

$E_{(400\text{ ppm})}$: Transpiração em 400 ppm de CO_2

E: Transpiração

E_{IUA}: Eficiência intrínseca no uso da água

ETR: Taxa de transporte de elétrons

E_{UA}: Eficiência no uso da água

E_{UA_P}: Eficiência no uso da água da planta inteira

FSII: Fotossistema II

F_v/F_m : Rendimento quântico máximo do fotossistema II

$g_s_{(400\text{ ppm})}$: Condutância estomática em 400 ppm de CO_2

g_s : Condutância estomática

IRGA: Analisador de gás infravermelho

J_{\max} : Taxa de transporte de elétrons

MFE: Massa foliar específica

MSC: Massa seca caulinar

MSF: Massa seca foliar

MSR: Massa seca radicular

MST: Massa seca total

NF: Número de folhas

NFol: Número de folíolos

NPQ: Dissipação não fotoquímica

ppm: Partes por milhão

Razão PA/R: Razão parte aérea/raiz

R_D: Respiração no escuro

TCA-a: Taxa de crescimento absoluto em altura

TCA-d: Taxa de crescimento absoluto em diâmetro

TMFol: Tamanho médio foliolar

V_{\max} : Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco

Δ_{MST} : Incremento em massa seca total

Ψ_f : Potencial hídrico foliar

Φ_{FSII} : Rendimento quântico efetivo do fotossistema II

$[\text{CO}_2]$: Concentração de dióxido de carbono

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais possuem um papel importante no ciclo global de carbono, pois armazenam cerca de metade do carbono presente na biomassa vegetal na biosfera terrestre, e representam um terço da produtividade global (Pan *et al.* 2011; Saatchi *et al.* 2011). Nesse cenário a região amazônica se destaca por ser a maior floresta tropical, contendo 90 Pg de carbono em sua vegetação (Saatchi *et al.* 2011), e por abrigar pelo menos 12% das angiospermas (Miles *et al.* 2004) e mais de 5000 espécies de árvores. Além disso, a Amazônia também atua ativamente no ciclo da água, pois é responsável por cerca de 50% da precipitação regional proveniente da transpiração da floresta (Fisher *et al.* 2009).

Em decorrência do aumento da concentração de gases, principalmente daqueles oriundos da queima de combustíveis fósseis, do desmatamento das florestas e das queimadas, a concentração de dióxido de carbono [CO₂] tem aumentando expressivamente de 280 ppm na era pré-industrial aos valores atuais em torno de 400 ppm (Cernusak *et al.* 2013). Estimativas indicam que a [CO₂] poderá ultrapassar 700 ppm até 2100 (Webber *et al.* 1994; Long *et al.* 2004; Cernusak *et al.* 2013) e influenciar no aumento da temperatura global pois à medida que aumenta o CO₂, a temperatura também aumenta devido ao efeito estufa (Friedlingstein *et al.* 2006). Com aumento da temperatura a previsão é de que haja mudanças nas taxas de precipitação e algumas áreas da Amazônia poderão sofrer déficit hídrico (Cox *et al.* 2000; Lee e Boyce 2010).

Aqui se deve ressaltar que historicamente os níveis de CO₂ na atmosfera terrestre nunca foram estáveis totalmente, foram muito altos durante o início do Paleozoico, teve uma grande queda durante o Devoniano e Carbonífero, até valores baixos durante o Cenozoico (Berner e Kothavala 2001).

Atualmente a disponibilidade de água no solo é considerada como um dos principais fatores ambientais que afetam o crescimento das árvores tropicais (Wagner *et al.* 2012). Podendo, portanto, ser um dos fatores mais significativos na limitação da produtividade de florestas tropicais quando em certas épocas do ano há insuficiente disponibilidade hídrica no solo (Engelbrecht *et al.* 2007; Wagner *et al.* 2012). Esse efeito pode ser maximizado à medida que diminuem as taxas de precipitação.

Nas condições atmosféricas atuais (~ 400 ppm de CO₂) o déficit hídrico pode afetar os principais processos fisiológicos das plantas. Uma das primeiras respostas das plantas crescendo em condições de baixa disponibilidade hídrica no solo é a diminuição da condutância estomática (g_s) para limitar a perda de água via transpiração foliar (Wilkinson e Davies 2002). Entretanto essa resposta também pode restringir a difusão de CO₂ para o mesófilo e conseqüentemente diminuir as taxas fotossintéticas (Kramer e Boyer 1995). Além do decréscimo na fotossíntese pela limitação estomática, o déficit hídrico pode inibir ou reduzir a atividade de enzimas relacionadas com a fixação de CO₂, como a Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase / oxigenase (Rubisco) e em paralelo pode causar redução no transporte de elétrons entre os fotossistemas (Mittler 2002; Bota *et al.* 2004; Farooq *et al.* 2009).

Na tentativa de manter a menor perda de água possível, geralmente em médio prazo as plantas em déficit hídrico apresentam uma diminuição da área foliar (Mahajan e Tuteja 2005; Sánchez-Gómez *et al.* 2013). Outra mudança morfológica que geralmente acontece devido o déficit hídrico é a redução do crescimento aéreo em detrimento de maior expansão radicular, a fim de conseguir maior área para obtenção de água do solo (Kramer e Boyer 1995; Mahajan e Tuteja 2005). No entanto, é importante lembrar que as respostas das plantas ao déficit hídrico podem variar de acordo com a espécie, idade e estágio de desenvolvimento bem como de acordo com a intensidade e duração da condição de estresse (Bray 1997). As relações hídricas das plantas também são influenciadas por diversos fatores externos, como características do solo e condições ambientais (Wagner *et al.* 2012), tais como a elevação de CO₂ atmosférico (Cernusak *et al.* 2013).

O dióxido de carbono é de particular importância pelo seu efeito na fotossíntese. Por isso aumentos na [CO₂] provavelmente tenham efeitos no metabolismo das plantas e, conseqüentemente, no funcionamento da floresta. Em geral, o CO₂ elevado promove aumentos na taxa fotossintética, no crescimento, acúmulo de biomassa e na eficiência no uso da água (*EUA*), combinados com a diminuição da condutância estomática e da taxa de transpiração (Körner 2006). Assim espera-se que com enriquecimento de CO₂, os efeitos do déficit hídrico sejam mitigados (Cernusak *et al.* 2011). Esse incremento na fotossíntese deve-se principalmente à atividade da Rubisco que é a enzima mais abundante na natureza (Ellis 1979), compreende a aproximadamente 50% das proteínas de uma folha (Stitt 1991) e é extremamente importante, pois é a principal catalizadora nas reações de assimilação de CO₂ atmosférico pelas plantas através da carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Stitt 1991). A atividade carboxilase pode ser comprometida devido a mesma enzima também atuar

na oxigenação da RuBP (fixando O₂ no lugar de CO₂), processo denominado fotorrespiração (Woodrow e Berry 1988) reduzindo dessa forma a ganho líquido de carbono pela planta. Porém em ambiente com CO₂ elevado há uma otimização da atividade carboxilase.

Ainda não estão bem elucidados como árvores tropicais responderão ao aumento contínuo de CO₂ atmosférico, pois os aspectos fisiológicos de espécies arbóreas tropicais em respostas às mudanças ambientais previstas, especialmente ao aumento de níveis de CO₂ no ar têm sido bem menos estudados do que as respostas de árvores de florestas temperadas (Leakey *et al.* 2012).

O papel crítico das florestas tropicais, em especial a Amazônia, no ciclo do carbono terrestre e a escassez de dados experimentais disponíveis, tornam experimentos de enriquecimento de CO₂ associado a outros fatores como a disponibilidade hídrica no solo em espécies florestais nativas da Amazônia, uma prioridade em pesquisas sobre as alterações climáticas. Assim sendo, nesse estudo foi escolhida a anbiroba, *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae), espécie arbórea nativa da floresta Amazônica que ocorre no Norte do Brasil, Guiana, Guiana Francesa e Suriname e é importante para a região tanto ecologicamente quanto economicamente (Ferraz *et al.* 2004; Kenfack 2011).

Portanto o objetivo desta pesquisa foi aprofundar os conhecimentos sobre o comportamento ecofisiológico de plantas jovens de *C. surinamensis* em resposta ao enriquecimento com CO₂ e déficit hídrico no solo. Para isso, esta dissertação foi dividida em dois capítulos. O Capítulo 1 consistiu em investigar aspectos relacionados à fotossíntese, captura e utilização da energia luminosa nos processos fotossintéticos a fim de se obter informações quanto ao comportamento ecofisiológico de *C. surinamensis* em dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100% e 50% da capacidade de campo). No Capítulo 2 foram abordados aspectos relacionados ao crescimento, acúmulo de biomassa e uso da água nas mesmas condições de crescimento descritas para o Capítulo 1.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Entender como fatores do ambiente físico afetam os parâmetros de crescimento e da fotossíntese em plantas jovens de *Carapa surinamensis*.

Objetivos específicos

- Determinar como o CO₂ elevado e o déficit hídrico moderado afetam a fotossíntese;
- Determinar se o aumento na concentração de CO₂ leva à aclimação da fotossíntese;
- Avaliar como o CO₂ elevado e o déficit hídrico afetam os parâmetros de fluorescência da clorofila;
- Determinar como o incremento com CO₂ e déficit hídrico afetam o crescimento, produção de biomassa e partição de assimilados;
- Entender como o enriquecimento com CO₂ e o déficit hídrico influenciam na eficiência no uso da água da planta.

CAPÍTULO 1

Oliveira, M. F. & Marengo, R. A. 2016. Fotossíntese e fluorescência de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae) em resposta ao enriquecimento com CO₂ e déficit hídrico. Manuscrito formatado para *Acta Amazonica*.

Fotossíntese e fluorescência de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae) em resposta ao enriquecimento com CO₂ e déficit hídrico

Marcilia Freitas de OLIVEIRA & Ricardo Antônio MARENCO

RESUMO

A concentração atmosférica de CO₂ está aumentando e é esperado que dobre até o final do século. Associada às mudanças climáticas alguns modelos preveem que haverá redução de chuvas em várias partes da Amazônia. Diante disso, essa pesquisa buscou entender os efeitos do incremento de CO₂ e déficit hídrico nos parâmetros da fotossíntese e da fluorescência em *Carapa surinamensis*, uma espécie arbórea amazônica. Os tratamentos conduzidos foram dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos (100 e 50% da capacidade de campo), durante 163 dias. Foram medidas fluorescência da clorofila, fotossíntese máxima e potencial e condutância estomática. O enriquecimento com CO₂ proporcionou aumento de 100% nas taxas fotossintéticas, não sendo verificado efeito de aclimação da fotossíntese em plantas mantidas em alto nível de CO₂. Houve redução da fotossíntese, condutância estomática e transporte de elétrons nas plantas expostas à restrição hídrica. Nas plantas mantidas em CO₂ elevado (700 ppm) o efeito do estresse hídrico foi amenizado, em comparação àquelas mantidas em CO₂ ambiente (400 ppm).

Palavras-chave: mudanças climáticas, espécie arbórea, restrição hídrica, trocas gasosas.

**Photosynthesis and fluorescence of *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae)
in response to CO₂ enrichment and water deficit**

ABSTRACT

The atmospheric concentration of CO₂ is increasing and is expected to double by the end of this century. Associated to climate change some models predict that there will be reduction in rainfall in many parts of the Amazon. Therefore this research aimed to understand the effects of increased CO₂ and water deficit on parameters of photosynthesis and fluorescence in *Carapa surinamensis*, Amazon tree species. The treatments were two levels of CO₂ (400 and 700 ppm) and two water regimes (100 and 50% of field capacity), the experiment was run for 163 days. There were assessed chlorophyll fluorescence, maximum photosynthesis, potential photosynthesis and stomatal conductance. CO₂ enrichment leads to an increase of 100% in photosynthetic rates. Plants kept at high CO₂ level did not show acclimatization of photosynthesis. There was a reduction of photosynthesis, stomatal conductance and electron transport in plants exposed to water stress. In comparison to plant kept in ambient CO₂ (400 ppm), the effect of water stress was mitigated in plants kept in high CO₂ (700 ppm).

Keywords: climate change, gas exchange, tree species, water restriction.

INTRODUÇÃO

Os modelos climáticos prognosticam que a concentração de CO₂ continuará a aumentar nas próximas décadas, podendo até ultrapassar 700 ppm no final do século (Cernusak *et al.* 2013). Em decorrência das mudanças climáticas também haverá alterações nas taxas de precipitações em diversas regiões (Cox *et al.* 2000; Lee e Boyce 2010). Nesse cenário a Amazônia merece destaque, pois participa ativamente do ciclo de carbono (Saatchi *et al.* 2011) e da água (Fisher *et al.* 2009).

Entretanto, mesmo com a enorme importância, poucos estudos têm sido feitos analisando o efeito do aumento na concentração de CO₂ atmosférico e do déficit hídrico em espécies nativas dessa floresta (Cernusak *et al.* 2013). Em geral, a alta concentração CO₂ provoca aumento na fotossíntese líquida em plantas que usam a rota fotossintética C₃, como a maioria das árvores (Lloyd e Farquhar 1996; Drake *et al.* 1997). Esse incremento deve-se principalmente à atividade da Rubisco que é principal catalizadora nas reações de assimilação de CO₂ atmosférico pelas plantas na carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Stitt 1991). A Rubisco possui maior afinidade pelo CO₂, porém nas condições atmosféricas atuais, há maior concentração de O₂ no ar (21,8%) que de CO₂ (0,04%) (Marenco *et al.* 2014), favorecendo a fotorrespiração e tornando a carboxilação da RuBP o fator que comumente mais limita a eficiência fotossintética de plantas C₃ na concentração atual de CO₂ atmosférico (Hikosaka *et al.* 2006), porém em CO₂ elevado a atividade de carboxilação é estimulada (Marenco *et al.* 2014).

Além do aumento da fotossíntese, a exposição da planta a altas concentrações de CO₂ (duas vezes a concentração normal de CO₂ no ambiente) normalmente resulta em diminuição da condutância estomática e transpiração, diminuindo assim o uso da água (Leakey *et al.* 2009). Por outro lado, vários estudos têm mostrado (Delucia *et al.* 1985; Drake *et al.* 1997; Webber *et al.* 1994) que plantas cultivadas numa atmosfera enriquecida com CO₂ podem se aclimatar (ajuste homeostático) à concentração de dióxido de carbono no ar. O fenômeno de aclimação à alta concentração de CO₂ no ambiente é chamado de “desaceleração” (*down regulation*) da fotossíntese (Long *et al.* 2004), o qual tem sido atribuído à redução tanto do conteúdo da enzima Rubisco como da capacidade de transporte de elétrons (Drake *et al.* 1997).

As respostas das plantas ao déficit hídrico são dependentes da taxa de perda de água e da duração da condição sob estresse, podendo variar de acordo com a espécie, idade e estágio de desenvolvimento (Bray 1997). Geralmente as plantas em restrição hídrica apresentam menor condutância estomática. Essa resposta desencadeia outros mecanismos tais como diminuição das taxas fotossintéticas, visto que com a menor condutância menos CO₂ chega ao mesófilo foliar (Kramer e Boyer 1995).

A diminuição na fotossíntese líquida pode estar associada às limitações estomáticas devido à menor difusão de CO₂ para o interior da folha, reduzindo a atividade da Rubisco e favorecendo a fotorrespiração em planta C₃, como a *Carapa surinamensis* (Lawlor 1995). Entretanto o efeito do déficit hídrico pode ser mitigado quando as plantas são submetidas à atmosfera com alta concentração de CO₂. Portanto conhecer como espécies florestais da Amazônia podem responder aos aumentos na concentração de CO₂ e ao déficit hídrico é crítico pela importância da floresta amazônica no ciclo biogeoquímico do carbono, no balanço hídrico regional e na biodiversidade do planeta. Assim, o objetivo desse estudo foi investigar os efeitos do incremento em CO₂ e déficit hídrico nos parâmetros da fluorescência e da fotossíntese em plantas jovens de *C. surinamensis*.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condução do experimento

O experimento foi conduzido no Laboratório de Ecofisiologia de Árvores, localizado no Campus III (V-8) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA), em casa de vegetação e em câmara de crescimento. As sementes de *C. surinamensis* foram coletadas de árvores em propriedade rural localizada no Município de Manaus na Rodovia AM-010 km 47 (02° 45' 19''S, 59° 55' 58'') e germinadas em vermiculita expandida. Após 15 dias da germinação, as plântulas foram transferidas para vasos contendo 7 kg de solo argilo-arenoso, peneirado e adubado (5g/kg substrato) com fertilizante NPK (10% de N, 10% P₂O₅ e 10% de K₂O). Até seis meses de idade todas as plantas foram cultivadas em 100% da capacidade de campo e CO₂ ambiente (400 ppm) então as plantas foram submetidas aos seguintes tratamentos: Dois níveis de CO₂ atmosférico (400 ppm e 700 ppm) e dois regimes hídricos (100% e 50% da capacidade de campo – CC), totalizando quatro tratamentos (**T1**: 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO₂ e 50% CC).

Os tratamentos com CO₂ ambiente (400 ppm) foram conduzidos em casa de vegetação e os tratamentos com CO₂ elevado em uma câmara de crescimento (BioChambers Inc. Winnipeg, Canadá) com dimensões: 2,46 m (comprimento), 0,7 m (largura) e 1,52 m (altura). O regime hídrico de 100% CC representa uma condição sem estresse e 50% CC é a condição prevista para a Amazônia se os modelos climáticos estiverem corretos. O período experimental teve duração de 163 dias (de 14 de julho a 23 de dezembro de 2015), tempo suficiente para permitir a emissão de folhas.

Condições ambientais durante o período experimental

Casa de vegetação

Foram registradas temperatura média de 29 °C durante o dia e 26 °C à noite, umidade relativa diária de 70% e 80% noturna e 200 μmol m⁻² s⁻¹ de RFA durante o período experimental na casa de vegetação. A temperatura e a umidade relativa do ar foram coletadas utilizando sensores específicos (Li-191 SA, Li-Cor, EUA; Humitter 50Y, Vaisala, Oyj, Finlândia) e a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) com um sensor de quantum (Li-190 SA, Li-Cor, NE, EUA) ambos conectados a um datalogger (Li-1400, Li-Cor, NE, EUA) programado para registrar os dados em intervalos de 15 min.

Câmara de crescimento

Na câmara de crescimento as plantas foram expostas à concentração constante de 700 ppm de CO₂, RFA de 12 horas (12 h com 200 μmol m⁻² s⁻¹ e 12 h no escuro), umidade relativa do ar de 80% (diurna) e 90% (noturna) e temperatura diurna e noturna de 27 e 25 °C, respectivamente, (média de 26 °C), que representa a temperatura média para a Amazônia Central (Malhi e Wright 2004).

Determinação das condições hídricas do solo e potencial hídrico foliar

Para o cálculo do conteúdo de água em capacidade de campo, antes do transplante, cinco vasos com 7 kg de solo seco foram saturados com água e deixados drenar ao ar livre durante 12 h no período noturno para a percolação de toda água gravitacional (Cernusak *et al.* 2011). Após esse período os vasos foram pesados utilizando uma balança eletrônica digital (capacidade para pesagem de até 60 kg e precisão de 1 g modelo B-60, Exacta, Paraná). Cada vaso reteve em média 3,2 kg de água o qual foi considerado o nível hídrico do tratamento 100% CC. Os vasos do tratamento com 50% CC foram deixados ao ar livre até a massa do

solo úmido diminuir 1,8 kg (50% da água retida em CC). A cada três dias, em média, (entre 8 e 9 h), os vasos foram pesados para verificação da quantidade de água consumida pelas plantas, e posteriormente, adicionados os volumes necessários com a finalidade de manter o regime hídrico de cada tratamento. A evaporação a partir da superfície do solo nos vasos foi evitada vedando a superfície do vaso com sacos plásticos até a base de cada planta.

O teor de umidade do solo foi medido, a 6 cm de profundidade, utilizando uma sonda medidora de umidade (MPM-160B, ICT International Pty Ltd., Armidale, New South Wales, Austrália), quando cada vaso estava com a quantidade de água referente ao seu respectivo tratamento. Esta mensuração foi realizada no período da manhã (6 às 8h), encontrando-se que as médias de umidade do solo foram $31 \pm 0,5\%$ nos tratamentos com solo em 100% CC e $21 \pm 0,5\%$ nos tratamentos com 50% CC. Esses valores foram mantidos durante todo o período experimental.

O potencial hídrico foliar (Ψ_f) foi medido ao final do período experimental, no início da manhã (5 às 6 h) e ao meio dia (12 às 13h), uma folha por planta, utilizando uma câmara de pressão tipo Scholander (1505 D, PMS Instrument Company, Albany, OR, EUA).

Mensuração da fluorescência da clorofila

Os parâmetros da fluorescência da clorofila *a* foram mensurados utilizando um fluorômetro portátil modulado (PAM-2500, Walz GmbH, Effeltrich, Alemanha). Para isso, utilizaram-se as mesmas folhas usadas nas trocas gasosas. As folhas foram cobertas com papel alumínio 12 h (noite) antes da mensuração. Ao amanhecer (6 às 7h) foram obtidos os valores da eficiência quântica potencial (F_v/F_m). Para determinar F_m aplicou-se um pulso de $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ durante 1s. Na mesma folha, entre 11 e 12 h, determinou-se o rendimento quântico efetivo (Φ_{FSII}), a taxa de transporte de elétrons (ETR) e a dissipação não fotoquímica (NPQ). Φ_{FSII} foi determinado após exposição à luz actínica (RFA) de $230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por um minuto antes da aplicação de um pulso de saturação de $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por 1s.

As variáveis da fluorescência foram calculadas conforme Maxwell e Johnson (2000):

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$$

$$\Phi_{\text{FSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$$

$$\text{ETR} = 0.5 (I_e \times \Phi_{\text{FSII}})$$

$$\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$$

Em que: F_v representa a fluorescência variável, F_m é a fluorescência máxima do estado escuro-adaptado; F_0 denota a fluorescência mínima do estado escuro-adaptado; F_s é estado de equilíbrio (equilíbrio dinâmico); F_m' indica a fluorescência máxima da folha iluminada; I_e é a RFA (radiação fotossinteticamente ativa) absorvida pela folha; $0,5$ é a fração de irradiância (RFA) absorvida pelo fotossistema II em relação ao fotossistema I. As mensurações da fluorescência da clorofila foram efetuadas em CO_2 e temperatura ambiente (400 ppm; 26-27°C).

Mensuração das trocas gasosas

Os parâmetros de fotossíntese foram mensurados no final da exposição aos tratamentos hídricos e de CO_2 utilizando um analisador de gás infravermelho (IRGA) (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, EUA). As medições foram realizadas entre 8 e 14 h em duas folhas por planta, emitidas e completamente expandidas durante o período experimental. Em todas as análises foram mantidas temperatura do bloco em 27 ± 1 °C, umidade da amostra em $70 \pm 5\%$ e taxa do fluxo de ar em $500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$.

Os parâmetros mensurados foram:

Taxa de fotossíntese máxima (A_{max}), fotossíntese em 400 ppm de CO_2 ($A_{(400 \text{ ppm})}$), fotossíntese potencial (A_{pot}), condutância estomática (g_s), transpiração (E), eficiência no uso da água (EUA) (A_{max}/E), eficiência intrínseca no uso da água ($EIUA$) (A_{max}/g_s), respiração no escuro (R_D), velocidade máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) e taxa de transporte de elétrons (J_{max}).

Para determinar A_{max} , gerou-se uma curva de resposta à luz (A/RFA) que foi obtida medindo a fotossíntese em 0, 10, 25, 50, 75, 100, 250, 500, 1000 e 2000 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ e concentração de CO_2 na câmara de acordo com os tratamentos: **400 ppm** nos tratamentos T1 (400 ppm de CO_2 e 100% CC) e T2 (400 ppm de CO_2 e 50% CC) e **700 ppm** nos tratamentos T3 (700 ppm de CO_2 e 100% CC) e T4 (700 ppm de CO_2 e 50% CC).

As curvas de luz foram ajustadas conforme equação de regressão não linear de Von Bertalanffy, conforme Horton e Neufeld (1998):

$$A = a + b(1 - \exp^{-k \cdot RFA}); \text{ os parâmetros } a, b \text{ e } k \text{ são constantes de ajuste.}$$

Para determinar A_{pot} , $A_{(400 \text{ ppm})}$, V_{cmax} e J_{max} foram geradas curvas de fotossíntese em resposta ao C_i (A/C_i) obtidas em luz saturante ($1000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$) variando o CO_2 em 0, 100, 250, 400, 1000, 1500 e 2000 ppm. A fotossíntese potencial (A_{pot}) foi obtida em 2000 ppm de

CO₂ da curva e $A_{(400 \text{ ppm})}$ em 400 ppm, afim de verificar se houve aclimatação da fotossíntese nas plantas cultivadas em alto CO₂ atmosférico. Adicionalmente, no ponto em 400 ppm de CO₂ da curva A/C_i foram obtidos outros valores de condutância estomática ($g_s_{(400 \text{ ppm})}$) e transpiração ($E_{(400 \text{ ppm})}$).

A partir da análise da curva A/C_i foram calculadas a velocidade máxima de carboxilação pela Rubisco (V_{cmax}) e a taxa de transporte de elétrons (J_{max}), conforme descrito por Farquhar *et al.* (1980), utilizando os parâmetros de Bernacchi *et al.* (2001):

$$P_c = [V_{cmax} (C_i - \Gamma^*)]/[C_i + K_c(1 + O/K_o)]$$

$$P_j = [J_{max} (C_i - \Gamma^*)]/([4 C_i + 8 \Gamma^*])$$

Onde P_c e P_j representam a fotossíntese líquida limitada pela atividade de Rubisco ou pela concentração de RuBP, respectivamente; Γ^* representa o ponto de compensação de CO₂ na ausência de respiração mitocondrial (42,75 ppm, em 25 °C); O , a concentração de oxigênio nos cloroplastos (0,210 mol⁻¹ mol, a 25 °C); K_c (404,9 μmol mol⁻¹, em 25 °C) e K_o (278,4 mmol mol⁻¹, a 25 °C) representam a constante de Michaelis para carboxilação e oxigenação da Rubisco, respectivamente.

Os dados da curva A/C_i foram ajustados por regressão não linear, de acordo com o modelo proposto por Herrick e Thomas (2001) como:

$$A = A_{pot} [1 - (1 - y_o/A_{pot})^{1 - C_i/\Gamma}]$$

Onde A_{pot} representa a fotossíntese saturada em CO₂; y_o é o intercepto do eixo y; Γ indica o ponto de compensação de CO₂.

Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com dois fatores (H₂O e CO₂). Dois regimes hídricos (100% e 50% da capacidade de campo) e dois níveis de CO₂ atmosférico (400 e 700 ppm), cada tratamento com cinco repetições (considerando cada vaso uma unidade amostral).

As diferenças significativas entre tratamentos foram verificadas por análise de variância de dois fatores (*two-way* ANOVA) e quando houve efeito dos tratamentos, as médias foram separadas pelo teste de Fisher-LSD ($p < 0,05$). Para atender ao pressuposto de normalidade de variância os valores de respiração no escuro (R_D) foram transformados para Log₁₀ antes da análise. Apesar disso, nos resultados são mostrados os valores originais.

As relações entre taxa de transporte de elétrons (ETR) e condutância estomática (g_s), fotossíntese ($A_{(400\text{ppm})}$) versus condutância estomática ($g_{s(400\text{ppm})}$) e fotossíntese (A_{max}) versus concentração de CO_2 intercelular (C_i) foram examinadas por análise de regressão. Todas as análises estatísticas foram realizadas no Software SigmaPlot.

RESULTADOS

Potencial hídrico foliar

Na Tabela 1 estão apresentados os dados de potencial hídrico foliar (Ψ_f) em dois horários do dia. No início da manhã (6h) houve diferença no Ψ_f entre os tratamentos hídricos bem como entre os níveis de CO_2 , sem interação significativa. As plantas cultivadas em 50% da capacidade de campo (CC) exibiram valores menores que aquelas com alto suprimento de água. E nas plantas em 700 ppm de CO_2 o Ψ_f foi maior que naquelas em 400 ppm (Tabela 1).

Para o potencial hídrico da folha ao meio dia $\Psi_f(12\text{h})$, a análise de variância revelou efeito significativo tanto para os regimes hídricos como para os níveis de CO_2 e sua interação. Assim como no horário da manhã o Ψ_f ao meio dia foi menor nas plantas do tratamento com 50% CC em relação àquelas em 100% CC. No tratamento com CO_2 elevado o Ψ_f foi maior do que em CO_2 ambiente (Tabela 1).

Quando comparados o mesmo regime hídrico em diferentes concentrações de CO_2 observa-se que nas plantas em 100% CC o potencial hídrico foi maior em CO_2 elevado do que em 400 ppm. Isso também aconteceu no tratamento com 50%. O déficit hídrico promoveu aumento de 24% no Ψ_f das plantas em CO_2 ambiente em relação ao tratamento suprimento normal de água, contudo em CO_2 elevado não houve diferença entre os regimes hídricos.

Tabela 1. Potencial hídrico foliar (Ψ_f) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO_2 e 50% CC.

	400 ppm		700 ppm	
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC
Ψ_f (6h) (MPa)	-0,21±0,02	-0,36±0,02	-0,19±0,01	-0,32±0,02
Ψ_f (12h) (MPa)	-0,66±0,03	-0,82±0,10	-0,51±0,05	-0,47±0,02

*média± desvio padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice.

Fluorescência da Clorofila *a*

Os resultados da fluorescência encontram-se resumidos na Tabela 2. Não houve efeito dos tratamentos sobre os valores do rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m). Já a dissipação não fotoquímica (NPQ) respondeu apenas aos níveis de CO_2 . Quanto ao rendimento quântico efetivo (Φ_{FSII}) e taxa de transporte de elétrons (ETR) só houve efeito dos regimes hídricos. Em nenhuma das variáveis houve interação $H_2O \times CO_2$. Nas plantas submetidas ao CO_2 elevado a NPQ foi 45% menor que naquelas em CO_2 ambiente (Tabela 2). Tanto Φ_{FSII} quanto ETR foram 30% menores nas plantas em estresse hídrico quando comparados com o controle (Tabela 2). A taxa de transporte de elétrons apresentou relação linear significativa com a condutância estomática (g_s) em $230 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ de RFA (radiação fotossinteticamente ativa) (Figura 1).

Tabela 2. Rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), dissipação não fotoquímica (NPQ), rendimento quântico efetivo do FSII (Φ_{FSII}) e taxa de transporte de elétrons (ETR) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). T1: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; T2: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; T3: 700 ppm de CO_2 e 100% CC; T4: 700 ppm de CO_2 e 50% CC.

	400 ppm		700 ppm	
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC
F_v/F_m	0,81±0,0	0,80±0,0	0,79±0,0	0,78±0,0
NPQ	2,24±0,5	1,69±0,4	1,06±0,3	1,12±0,5
Φ_{FSII}	0,29±0,0	0,21±0,0	0,28±0,0	0,19±0,0
ETR ($\mu mol m^{-2} s^{-1}$)	29,0±2,5	20,9±3,4	27,5±4,0	18,7±2,3

*média± desvio padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice.

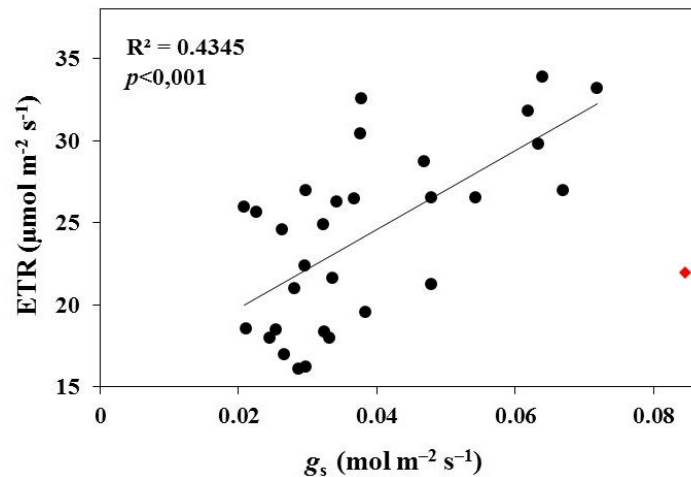


Figura 1. Relação entre taxa de transporte de elétrons (ETR) e condutância estomática (g_s) em $230 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). A linha sólida representa a tendência geral de todos os tratamentos. Cada círculo preenchido (●) representa uma folha e o losango (♦) indica um outlier.

Curvas de A/RFA e trocas gasosas

A Figura 2 mostra as curvas de fotossíntese em resposta aos níveis de radiação fotossinteticamente ativa ($A \times \text{RFA}$), comparando cenário atual de CO_2 (400 ppm) e aquele previsto para 2100 (700 ppm) com dois regimes hídricos. Diferenças marcantes podem ser observadas no formato das curvas $A \times \text{RFA}$ das plantas em CO_2 ambiente quando comparadas com aquelas em CO_2 elevado (Figura 2 A e C versus Figura 2 B e D, respectivamente). As plantas em CO_2 elevado independente do regime hídrico no solo tiveram aumento no ponto em que a fotossíntese é saturada pela luz ($\sim 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) em relação às aquelas em CO_2 ambiente ($\sim 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Adicionalmente, em CO_2 ambiente, ambos os tratamentos hídricos apresentam pontos de saturação por luz parecidos. Entretanto apesar desse aspecto em comum, percebe-se que entre os tratamentos hídricos em CO_2 ambiente a fotossíntese máxima difere (Figura 2 A vs. C e Figura 3A T1 vs. T2).

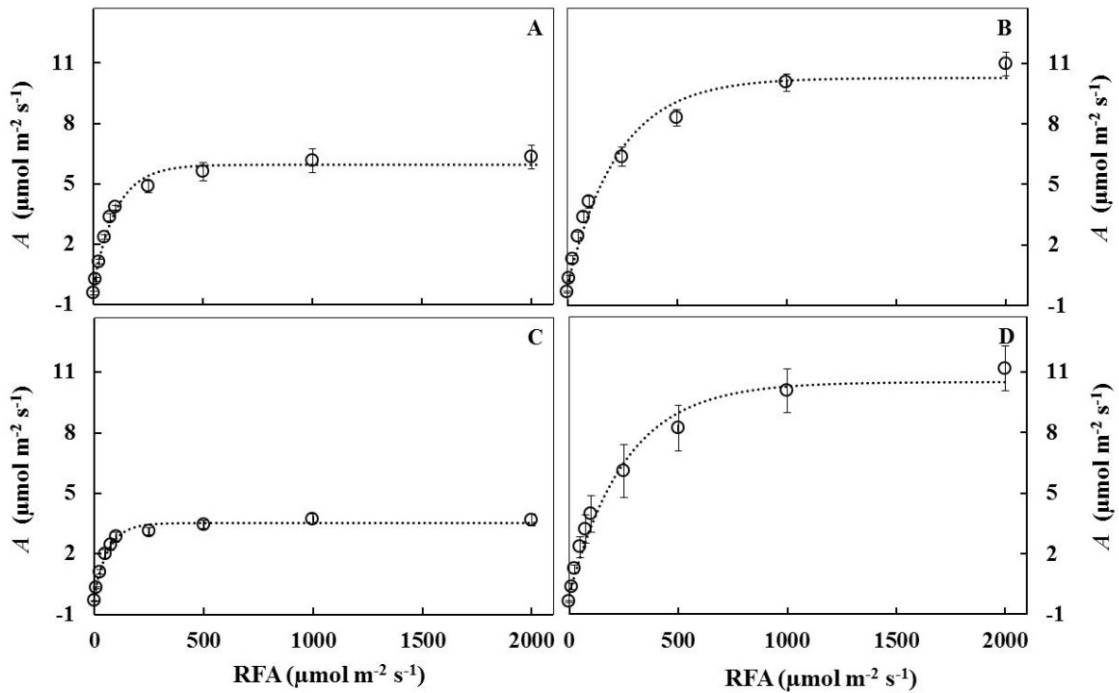


Figura 2. Curva de resposta da fotossíntese (A) à radiação fotossinteticamente ativa (RFA) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **(A) T1:** 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **(B) T3:** 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **(C) T2:** 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **(D) T4:** 700 ppm de CO_2 e 50% CC. As linhas representam o ajuste dos dados utilizando equação de regressão não linear de Von Bertalanffy (Fotossíntese= $a+b(1-\exp-k \cdot RFA)$). Os pontos representam as médias e as barras verticais os desvios padrão ($n=5$).

As taxas de fotossíntese máxima (A_{max}), respiração no escuro (R_D), condutância estomática (g_s) e transpiração (E) são apresentadas na Figura 3. Foi encontrada interação significativa entre $H_2O \times CO_2$ para A_{max} indicando que o efeito dos níveis hídricos nas taxas fotossintéticas depende do nível de CO_2 presente. Observa-se que a redução no conteúdo de água no solo promoveu diminuição da fotossíntese das plantas em CO_2 ambiente, em comparação com aquelas em alto abastecimento de água no solo (Figura 3A T2 *versus* T1). Por outro lado, em CO_2 elevado não houve diferença entre os tratamentos hídricos (Figura 3A T3 *vs.* T4). Adicionalmente as plantas em total capacidade de campo apresentaram fotossíntese 61% maior quando em ambiente enriquecido com dióxido de carbono que em CO_2 ambiente (Figura 3A T3 *vs* T1). A diferença entre os tratamentos com baixo suprimento de água foi ainda mais acentuada, pois em CO_2 elevado a fotossíntese foi 168% maior (Figura 3A T4 *vs* T2). Analisando apenas o efeito dos tratamentos hídricos na fotossíntese, as plantas em estresse moderado exibiram valores de $7,2 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ enquanto naquelas em total capacidade de campo foi $8,5 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ (Figura 3A T2 e T4 *vs* T1 e T3). De igual forma,

observando o efeito do CO₂, a fotossíntese em CO₂ elevado é mais que o dobro (10,5 μmol m⁻² s⁻¹) que em CO₂ ambiente (5,2 μmol m⁻² s⁻¹) (Figura 3A T3 e T4 vs T1 e T2).

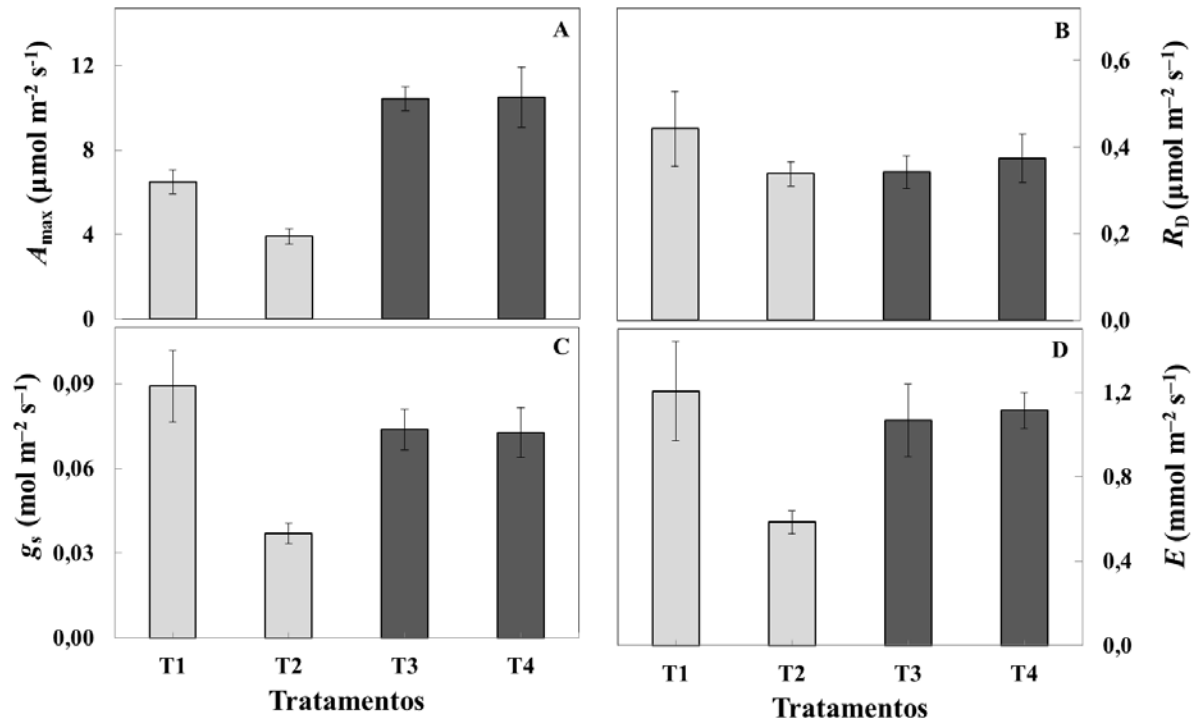


Figura 3. (A) Fotossíntese máxima (A_{max}), (B) respiração no escuro (R_D), (C) condutância estomática (g_s) e (D) transpiração (E) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice.

Nas taxas de R_D não houve efeito isolado do CO₂ e dos regimes hídricos, sendo apenas a interação, entre os fatores, significativa (Figura 3B). No tratamento 100% CC em CO₂ elevado houve uma diminuição de 23 % da taxa respiratória em relação ao mesmo regime hídrico em 400 ppm. Por outro lado, não houve diferença entre as concentrações de CO₂ no tratamento hídrico de 50% CC. A diferença entre os tratamentos hídricos numa mesma concentração de CO₂ só foi observada em 400 ppm onde as plantas sob déficit de água no solo tiveram respiração 24% menor que as do controle (Figura 3B T2 vs. T1).

Analisando a Figura 3C pode-se observar que a resposta da condutância estomática ao tratamento hídrico depende da concentração de CO₂ no ambiente de crescimento, sendo que em alto CO₂ a condutância não manifesta efeito da água, já em 400 ppm g_s responde drasticamente ao tratamento hídrico onde g_s é muito maior (mais que o dobro) nas plantas

bem irrigadas do que naquelas submetidas ao déficit hídrico (Figura 3C T1 vs. T2). Quando analisamos o mesmo regime hídrico nas duas concentrações de CO₂ nota-se que as plantas submetidas a 50% CC em CO₂ ambiente têm condutância estomática de menos da metade do que aquelas em CO₂ elevado (Figura 3C T2 x T4). Comparando apenas os tratamentos de CO₂ obtém-se que a média em CO₂ elevado é maior (Figura 3C T3 e T4 vs. T1 e T2). Analogamente, comparando os regimes hídricos, nas plantas em déficit hídrico g_s é menor que naquelas bem irrigadas (Figura 3C T2 e T4 vs. T1 e T3). A diferença entre a média geral dos níveis de CO₂ é devido ao fato de que as plantas cultivadas em CO₂ ambiente e 50% da capacidade de campo tiveram uma baixa g_s (Figura 3 C T2).

O efeito dos tratamentos na taxa de transpiração (Figura 3D) foi semelhante à g_s , sendo a interação H₂O x CO₂ também significativa. A média de E das plantas em CO₂ elevado foi superior àquelas em 400 ppm. Analisando apenas o efeito dos regimes hídricos a restrição hídrica promoveu diminuição em 25% em relação ao controle. As plantas em CO₂ ambiente tiveram taxas de transpiração cerca de 50% menores no tratamento com capacidade de campo reduzida em comparação com o controle (Figura 3D T2 vs. T1). Em [CO₂] elevada não foi detectada diferença entre os regimes hídricos. Nota-se também que não houve diferença na transpiração para o tratamento hídrico 100% CC entre os níveis de CO₂, por outro lado naquele com menor abastecimento de água verifica-se que em ambiente enriquecido com CO₂ a transpiração foi 91% maior (Figura 3D T4 x T2).

Além do efeito dos tratamentos hídricos e de CO₂ na taxa de fotossíntese máxima (A_{max}), esta teve relação significativa com a concentração de CO₂ intercelular (C_i), onde a taxa fotossintética mostrou-se dependente dos valores de C_i (Figura 4). Os valores de C_i foram 65% no T1 (400 ppm de CO₂ e 100% CC), 53% no T2 (400 ppm de CO₂ e 50% CC) e 61% tanto no T3 (700 ppm de CO₂ e 100% CC) quanto no T4 (700 ppm de CO₂ e 50% CC) em relação à concentração no entorno da folha.

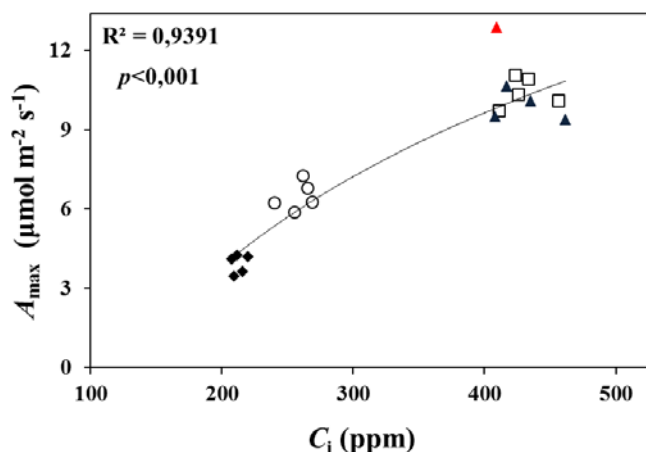


Figura 4. Relação entre fotossíntese máxima (A_{max}) e concentração de CO_2 intercelular (C_i) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). A linha sólida representa a tendência geral de todos os tratamentos. Cada símbolo representa uma planta. **T1** (○): 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2** (◆): 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3** (□): 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4** (▲): 700 ppm de CO_2 e 50% CC e (▲) indica um outlier.

Os resultados para a eficiência no uso da água (*EUA*) e a eficiência intrínseca no uso da água (*EIUA*) constam na Figura 5 A e B, respectivamente. As plantas em alto CO_2 registraram valores de *EUA* cerca de 60% superiores às aquelas em CO_2 ambiente, não sendo registrado efeito do tratamento hídrico e interação. Já a *EIUA* teve resposta significativa aos diferentes regimes hídricos e níveis de CO_2 bem como interação. A baixa disponibilidade de água promoveu aumento em 16% na eficiência intrínseca em relação ao controle. O efeito do enriquecimento com CO_2 foi ainda maior na *EIUA*, proporcionando acréscimo de 60% em relação à condição de CO_2 normal. Quanto aos tratamentos hídricos no mesmo nível de CO_2 só foi observada diferença em 400 ppm, onde as plantas em déficit hídrico tiveram *EIUA* quase o dobro maior que aquelas do controle. As plantas em 100% CC apresentaram aumento aproximado de 90% em *EIUA* quando em CO_2 elevado. E aquelas em déficit hídrico tiveram valores de 37% superior em CO_2 elevado comparando com 400 ppm (Figura 5B T3 vs. T1; Figura 5B T4 vs. T2, respectivamente).

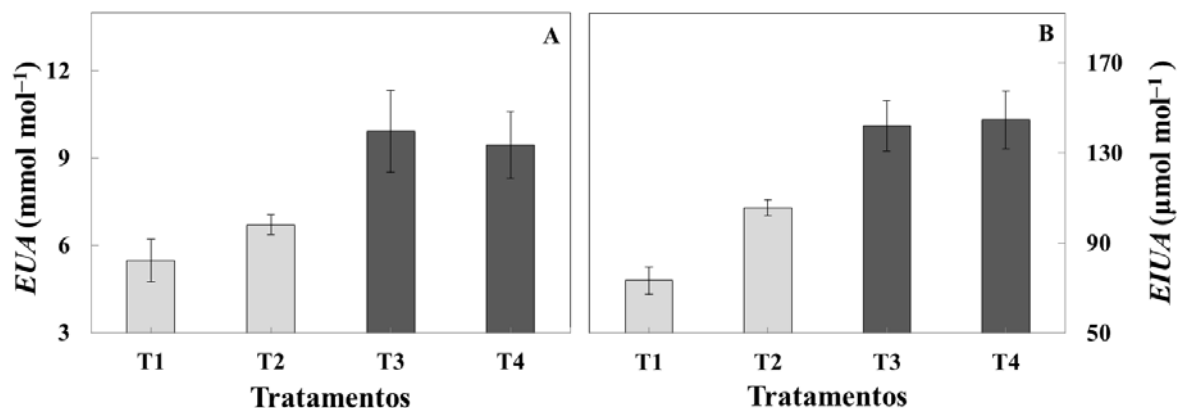


Figura 5. (A) Eficiência no uso da água (*EUA*) e (B) eficiência intrínseca no uso da água (*EIUA*) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice.

Trocas gasosas em resposta à concentração interna de CO₂ – Curva A/C_i

Na Figura 6 estão representadas as curvas de fotossíntese líquida em resposta à concentração de CO₂ intercelular (*A/C_i*). As taxas máximas de fotossíntese saturada por CO₂ (*A_{pot}*) (em 2000 ppm de CO₂) não apresentaram diferenças entre os níveis de CO₂, mas houve efeito dos tratamentos hídricos. O efeito do regime hídrico torna-se evidente ao comparar T1 com T2. Além disso, interação CO₂ x H₂O foi significativa, o que indica que a resposta da fotossíntese ao regime hídrico está condicionada ao nível de CO₂, pois só houve diferença significativa entre os tratamentos hídricos quando em CO₂ ambiente (Figuras 6 A vs. C e Figura 7B T1 vs. T2).

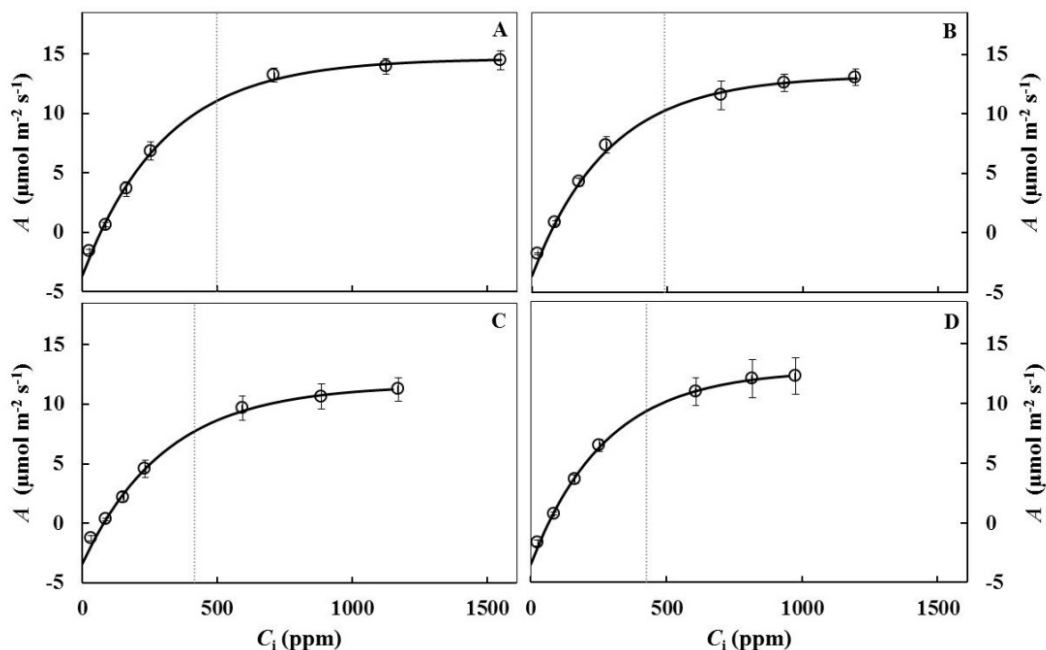


Figura 6. Curva de resposta da fotossíntese líquida (A) à concentração de CO_2 intercelular (C_i) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **(A) T1:** 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **(B) T3:** 700 ppm de CO_2 e 100% CC; **(C) T2:** 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **(D) T4:** 700 ppm de CO_2 e 50% CC. As linhas sólidas representam os dados ajustados por equação não linear ($A = A_{\text{pot}} [1 - (1 - y_0/A_{\text{pot}})^{1-C_i/y_0}]$) e a linha vertical pontilhada indica o valor de C_i que corresponde a 700 ppm de CO_2 na câmara do IRGA. Os símbolos (\circ) representam as médias e as barras verticais os desvios padrão ($n=5$).

As taxas de fotossíntese em 400 ppm de CO_2 ($A_{(400 \text{ ppm})}$) apresentaram diferenças entre os níveis de CO_2 e entre os regimes hídricos, sendo a interação também significativa (Figura 7A). As plantas do tratamento em CO_2 elevado apresentaram maior fotossíntese quando comparadas com aquelas crescidas em CO_2 ambiente. Nota-se também que o déficit hídrico promoveu redução na fotossíntese, particularmente na condição de CO_2 ambiente (Figura 7A T2 versus T1).

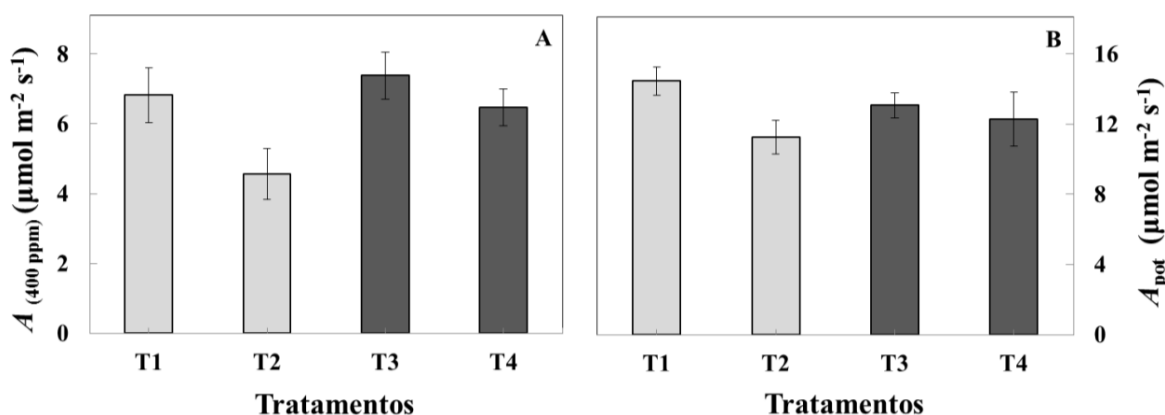


Figura 7. (A) Taxa de fotossíntese líquida em 400 ppm de CO₂ ($A_{(400 \text{ ppm})}$) e (B) fotossíntese potencial (A_{pot}) em 2000 ppm de CO₂ de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice.

Na Figura 8 estão apresentados os dados de condutância estomática (g_s (400 ppm)) (Figura 8 A) e transpiração (E (400 ppm)) (Figura 8 B) também obtidos com 400 ppm na câmara do IRGA. Ambas manifestaram efeitos dos tratamentos de CO₂ e de H₂O, mas não houve interação significativa. O tratamento com 50% CC teve g_s (400 ppm) e E (400 ppm) reduzidas comparando com aquele com alta disponibilidade de água (Figura 8 T2 e T4 versus T1 e T3). As plantas cultivadas em alto CO₂ mostraram maiores taxas de E (400 ppm) e g_s (400 ppm) que aquelas mantidas em [CO₂] atual (Figura 8 T3 e T4 versus T1 e T2).

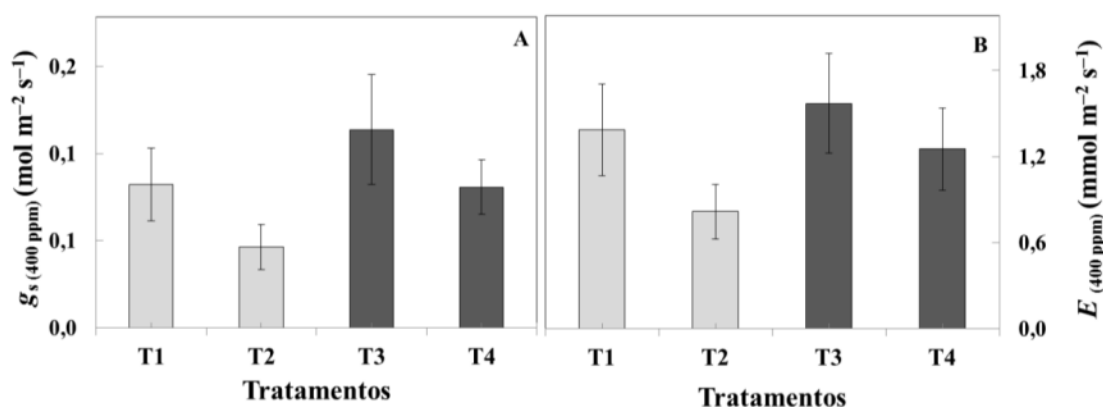


Figura 8. (A) Condutância estomática (g_s (400 ppm)) e (B) taxa de transpiração (E (400 ppm)) (obtidas em 400 ppm de CO₂ na câmara do IRGA) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de p e de F conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice.

A Figura 9 mostra a relação entre a taxa fotossintética e a condutância estomática medidas em 400 ppm de CO₂. Nota-se que quando há maior condutância estomática a fotossíntese também aumenta.

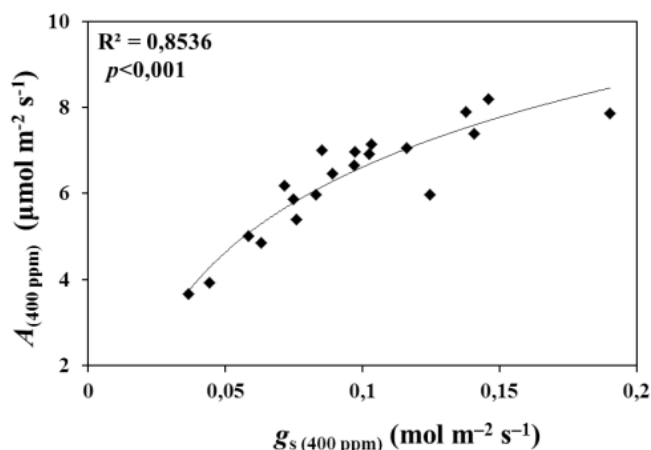


Figura 9. Relação geral entre fotossíntese ($A_{(400 \text{ ppm})}$) e condutância estomática ($g_s(400 \text{ ppm})$) de plantas (*Carapa surinamensis*) ao final do período experimental (163 dias). Cada símbolo (\blacklozenge) representa uma planta.

A velocidade de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) e a taxa de transporte de elétrons (J_{max}), calculadas a partir das curvas de A/C_i , estão representadas na Figura 10. Quando analisamos os regimes hídricos V_{cmax} e J_{max} foram 8% e 10%, respectivamente, menor nas plantas com menor conteúdo de água no solo (T2 e T4) quando comparadas com aquelas em alto provimento hídrico (T1 e T3). Agora comparando os níveis de CO_2 a diferença para V_{cmax} foi ainda mais significativa, onde as plantas em atmosfera com alto abastecimento de CO_2 tiveram V_{cmax} 21% maior que aquelas em 400 ppm (Figura 10A T3 e T4 x T1 e T2). O enriquecimento de CO_2 também promoveu aumento de 11% sobre J_{max} em relação aquelas em CO_2 ambiente (400 ppm) (Figura 10B). Não foi encontrada interação significativa entre ($\text{H}_2\text{O} \times \text{CO}_2$) para V_{cmax} e J_{max} .

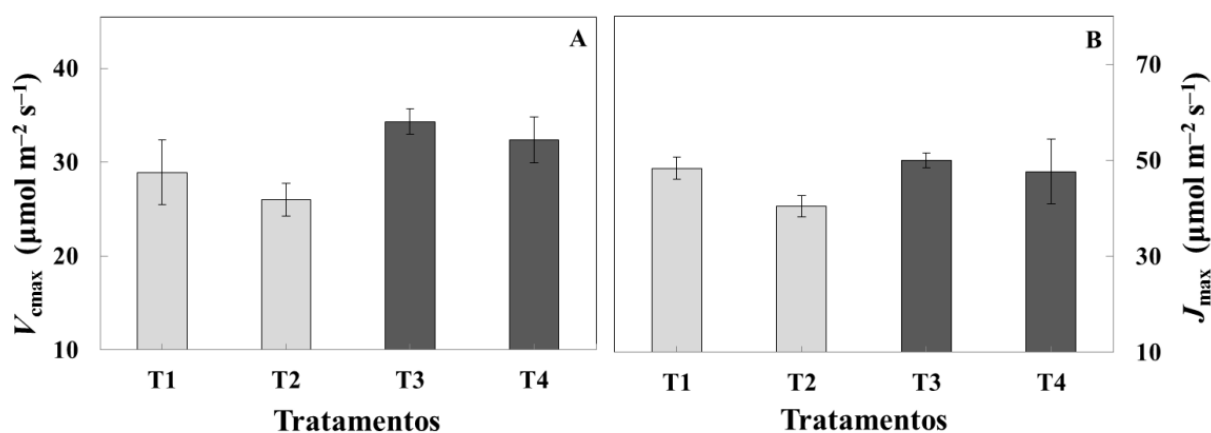


Figura 10. (A) Taxa máxima de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) e (B) taxa de transporte de elétrons (J_{max}) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo - CC) ao final do período experimental (163 dias). T1: 400 ppm de

CO₂ e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 1 do Apêndice.

DISCUSSÃO

Potencial hídrico foliar

Em todos os tratamentos o potencial hídrico foi maior ao meio dia que na manhã. Nas plantas em 50% da capacidade de campo observou-se que o potencial hídrico foi menor no período da manhã e ao meio dia, em relação ao tratamento 100% CC (Tabela 1). Isso indica uma diminuição da condução hidráulica da planta em função de um baixo teor de água no solo (Guerfel *et al.* 2009). As diferenças encontradas entre os horários corroboram com aqueles descritos por Costa e Marengo (2007) onde observaram que o potencial hídrico foliar em *C. guianensis* varia amplamente com o horário do dia, sendo máximo nas primeiras horas do dia e menor em torno do meio dia quando a transpiração é mais intensa.

O potencial hídrico no início da manhã reflete especialmente as condições hídricas do solo, quando a umidade do ar ainda é alta, porém à medida que a demanda evaporativa aumenta, o potencial hídrico da folha também decresce, sendo assim, no período de meio dia, quando a transpiração é mais intensa, o potencial reflete as condições do solo somadas às condições do ambiente, especialmente a umidade relativa. Como o potencial hídrico da folha explica os fluxos da água no sistema solo-planta-atmosfera, variações podem afetar a assimilação do carbono da planta (Hsiao 1973). Isto porque, se a planta perde água a uma taxa superior à sua capacidade de absorção e transporte o potencial hídrico da folha diminui, podendo causar a redução total ou parcial da condutância estomática e conseqüentemente diminuição das taxas fotossintéticas (Marengo e Lopes 2009), o que foi evidenciado nas plantas sob déficit hídrico e em 400 ppm CO₂.

Estudos indicam que a exposição à alta concentração de CO₂ contribui para minimizar os efeitos de alguns estresses abióticos. Roden e Ball (1996) estudando plantas de *Eucalyptus macrorhyncha* submetidas a estresse hídrico observaram potencial hídrico foliar maior quando expostas à alta concentração de CO₂ (700 ppm), o que contribuiu para a sobrevivência e melhor desempenho da planta em solo de baixa umidade.

Fluorescência da clorofila

Os parâmetros da fluorescência são importantes indicadores das condições do aparato fotossintético nas plantas. No presente estudo, F_v/F_m não teve efeito dos tratamentos, indicando que o aparato fotoquímico estava saudável em todas as condições (Tabela 2). Geralmente folhas saudáveis apresentam valores de F_v/F_m entre 0,75 e 0,80 (Björkman e Demmig 1987). O ETR foi igual nos tratamentos CO_2 ambiente e elevado, indicando que o fato das plantas terem permanecido em alto CO_2 durante os 163 dias do período experimental não influenciou no transporte de elétrons. Como a fotossíntese ($A_{400\text{ ppm}}$) foi maior nas plantas mantidas em 700 ppm (Figura 7) conclui-se que o efeito do CO_2 elevado na fotossíntese, reflete aumento na atividade da Rubisco, como mostrado na Figura 10 (maior V_{max} em 700 ppm).

Por outro lado, o déficit hídrico limitou a Φ_{FSII} e a taxa de transporte de elétrons em ambos ambientes de CO_2 , isso porque em condição de estresse hídrico (CO_2 ambiente) a fotossíntese é menor o que limita o transporte de elétrons (Lawlor e Tezara 2009) e, portanto, nessas condições há mais dissipação de energia não associada ao transporte de elétrons (Marengo e Lopes 2009), então a dissipação associada ao fotossistema II é menor sob estresse hídrico (Tabela 2). A diferença na dissipação não fotoquímica (NPQ) entre os níveis de CO_2 é devida as plantas cultivadas em alto CO_2 terem tido menor valor de fluorescência máxima (F_m) que aquelas em CO_2 ambiente (6249 vs. 6520). Isso mostra que em CO_2 elevado menos complexos coletores de luz estavam associados ao fotossistema II, dessa forma o F_m e consequentemente o NPQ tiveram valores menores, o que está de acordo com Tikkanen *et al.* (2010).

Trocas gasosas

Geralmente em experimentos com enriquecimento de CO_2 as respostas das plantas em ambientes controlados são mais expressivas ao aumento de CO_2 do que aquelas em ambiente natural (Jablonski 2002), isso porque o efeito do CO_2 pode ser diferente quando estão envolvidas outras condições ambientais, como alta temperatura e déficit hídrico. Essa variação também pode ser entre grupos taxonômicos e funcionais.

Desconsiderando eventual aclimatação da fotossíntese à atmosfera enriquecida com CO_2 , estimativas de modelagem prognosticam que à proporção que a concentração de CO_2 do ar aumentar também haverá aumento nas taxas de fotossíntese, pelo menos até 2050 (Lloyd e

Farquhar, 2008). Isso foi constatado nesse experimento, pois aumentando o CO₂ (700 ppm) para quase o dobro da concentração atual (400 ppm) o ganho fotossintético foi de 100%. Foi verificada uma estreita relação entre a concentração de CO₂ intercelular (C_i) e as taxas de fotossíntese máximas (Figura 4). O efeito do estresse hídrico em CO₂ elevado não foi manifestado na fotossíntese, isso porque não houve limitação estomática e ambos os tratamentos hídricos apresentaram semelhantes valores de C_i e de fotossíntese. Como observado por Flexas *et al.* (2004), declínio acentuado na condutância estomática em CO₂ ambiente reduz a difusão desse gás para o mesofilo da folha, por isso foi observada diferença em A_{max} entre os regimes hídricos em 400 ppm de CO₂.

Analisando apenas um regime hídrico, as plantas em 100% CC e alto CO₂ apresentaram menor condutância estomática que aquelas em CO₂ ambiente. A diminuição da taxa de condutância estomática em plantas em condição atmosférica de alto CO₂ sem estresse é relatada em muitos estudos (Cernusak *et al.* 2013), porém verifica-se que mesmo com a redução da g_s houve aumento das taxas fotossintéticas, isso porque o ambiente estava saturado com CO₂, então houve maior difusão para o mesofilo (Kelly *et al.* 2015). Verificou-se que a proporção C_i/CO_2 externo foi semelhante os tratamentos conduzidos na câmara e aquele em 100% CC CO₂ ambiente, portanto em CO₂ elevado havia maior valor de C_i que em CO₂ ambiente. Como as menores condutâncias estomáticas foram nas plantas sob restrição hídrica em CO₂ ambiente, este tratamento também teve menor C_i .

Estes resultados para a fotossíntese concordam com vários estudos, como o de Nowak *et al.* (2004) que analisaram resultados de 16 experimentos de longo prazo sobre a resposta ao enriquecimento com CO₂, em vários tipos de vegetação e verificaram que a fotossíntese de plantas em atmosfera enriquecida com CO₂ foi 26% maior do que no controle (plantas em CO₂ ambiente). Ainsworth e Long (2005) igualmente verificaram que as taxas fotossintéticas de plantas cultivadas em elevada [CO₂] aumentaram 28%. Cernusak *et al.* (2011) também observaram aumento na fotossíntese em 10 espécies arbóreas tropicais submetidas à atmosfera enriquecida com CO₂, sendo duas delas, *Swietenia macrophylla* e *Ormosia macrocalyx*, submetidas a tratamento adicional de déficit hídrico.

As plantas em CO₂ elevado exibiram maior transpiração (E) do que em CO₂ ambiente, (Figura 3). Isso ocorreu porque em CO₂ ambiente o estresse hídrico causou forte redução na g_s o que resultou em menor transpiração. O mesmo ocorreu para g_s (Figura 3) entre os tratamentos hídricos em CO₂ elevado. Deve-se lembrar de que a umidade do ar durante o dia

na casa de vegetação foi menor do que na câmara de crescimento (75% casa vegetação e 85% câmara de crescimento) o que magnifica o efeito do regime hídrico no solo na condutância estomática o que está de acordo com Monteith (1995). Ademais a relação fotossíntese/condutância (*EIUA*) mostrou-se maior nas plantas em alto CO₂ o que pode contribuir para a sobrevivência de espécies arbóreas no futuro (Nowak *et al.* 2004). Em condição de déficit hídrico é relatado maior eficiência intrínseca no uso da água, porém nesse estudo essa condição só foi verificada quando em CO₂ ambiente. Por outro lado, as plantas em déficit hídrico e alto CO₂ apresentaram maior eficiência no uso da água (*EUA*), pois o fechamento estomático inibe mais a transpiração (perda de água) do que diminui as concentrações de CO₂ intercelular. Em geral, espera-se que a eficiência no uso da água em nível de folha em espécies arbóreas tropicais deverá aumentar com o aumento do CO₂ (Drake *et al.* 1997; Cernusak *et al.* 2011).

Para respiração, foi registrada diferença entre os tratamentos hídricos em CO₂ ambiente e entre os tratamentos 100% CC nas diferentes concentrações de CO₂. A menor taxa de respiração nas plantas em déficit hídrico e em CO₂ ambiente pode ser pelo fato de a respiração depender da disponibilidade de carboidrato que é o substrato para essa reação. Assim, com uma exposição prolongada ao estresse hídrico, se a fotossíntese também for reduzida, haverá quedas na disponibilidade de carboidrato produzida na fotossíntese e consequentemente menor taxa de respiração nas plantas com déficit hídrico (Lambers *et al.* 2008). O efeito do incremento de CO₂ nas taxas respiratórias geralmente não é considerável em curto prazo (Way *et al.* 2015). Entretanto, há alguns trabalhos que relatam que plantas crescendo em ambiente com alta [CO₂] apresentam diminuição na respiração (Curtis *et al.* 1996), podendo esse efeito ser devido à diminuição de enzimas do sistema de transporte de elétrons mitocondrial (Drake *et al.* 1997). Esse efeito foi visto neste trabalho onde o tratamento em 100% com alto CO₂ apresentou R_D 20% menor que em CO₂ ambiente.

Estudo da aclimação ao CO₂

Alguns estudos indicam que plantas cultivadas em alto CO₂ geralmente apresentam estímulo inicial da fotossíntese, porém este pode ser perdido ou diminuído com o tempo, fenômeno denominado de aclimação ao alto CO₂ atmosférico (Long *et al.* 2004) o que pode limitar o potencial das plantas de fixar grandes quantidades de carbono atmosférico à medida que os níveis de CO₂ aumentarem (Stitt, 1991; Sage, 1994; Norby *et al.* 1999). Esse efeito

tem sido atribuído à redução do conteúdo da enzima Rubisco e à limitação do transporte de elétrons para a fotossíntese (Drake *et al.* 1997).

No presente estudo não foram encontrados indícios da aclimatação ao CO₂. A fotossíntese analisada, reduzindo o CO₂ ($A_{(400\text{ ppm})}$), mostrou apenas diferença para o CO₂ apenas entre os tratamentos sob déficit hídrico. Mas o efeito foi contrário ao previsto para aclimatação, pois aquele em CO₂ elevado apresentou maior fotossíntese que em CO₂ ambiente. Entre regimes hídricos só houve diferença quando em CO₂ ambiente.

Foi verificado que nessa condição de medição a principal causa de variação na fotossíntese foi a condutância estomática, pois o fechamento dos estômatos leva a redução na fotossíntese. Em função disso há relação estreita entre condutância estomática e fotossíntese (Figura 9). De maneira geral plantas com maior g_s tiveram maior taxa de fotossíntese, mesmo a diferença não sendo significativa entre alguns tratamentos. Porém quando se aumenta a concentração de CO₂ na câmara do IRGA para 2000 ppm (A_{pot}) a diferença entre os tratamentos sob déficit hídrico desaparece. Mesmo ainda sendo mantida diferença significativa entre os níveis hídricos em CO₂ ambiente observa-se que as plantas em 50% CC o A_{pot} foi apenas 15% menor que aquelas com alto abastecimento de água no solo (Figura 7B). Isso comprova que a diminuição da fotossíntese causada pela restrição estomática é compensada com o aumento de CO₂ no entorno da folha (Tourneux e Peltier 1995).

O fato de não ter sido observada aclimatação nas plantas cultivadas em alto CO₂ indica que a taxa de produção de Rubisco pode ser por predisposição genética da planta, logo a exposição ao CO₂ elevado, à médio prazo, não terá mudanças significativas nos teores dessa enzima, pois no presente estudo foi verificado que a capacidade de carboxilação da Rubisco teve aumento com o incremento de CO₂ atmosférico. Esta é uma das repostas das plantas ao CO₂ elevado com mais evidências bem fundamentadas na literatura, pois, em geral nessa condição, há maior otimização da capacidade de carboxilação, visto que conforme aumenta a concentração de CO₂ atmosférico a carboxilação é favorecida em detrimento da atividade oxigenase da Rubisco (Long *et al.* 2004).

Além da limitação do balanço de CO₂/O₂ no ar, outro fator que pode ter influência na atividade enzimática da Rubisco é o déficit hídrico. Nessas condições as plantas geralmente experimentam uma diminuição da atividade dessa enzima (Parry *et al.* 2008) devido à baixa condutância estomática ou ao fechamento dos estômatos e a diminuição na concentração de CO₂ na folha (Flexas *et al.* 2006). Como esses dois fatores são inter-relacionados em períodos de

déficit hídrico, ambos podem agir como reguladores do conteúdo e/ou atividade da Rubisco (Flexas *et al.* 2006). Essas observações sugerem que a diminuição da velocidade de carboxilação da Rubisco nas plantas em déficit hídrico no presente trabalho pode ter sido devido à menor disponibilidade de CO₂ e não a diminuição da atividade da Rubisco ou conteúdo da enzima.

É importante ressaltar que o mecanismo para a diminuição da atividade da Rubisco pode apresentar diferença interespecífica (Bota *et al.* 2004) e até mesmo dentro de uma mesma espécie, dependendo do quanto o fechamento estomático é induzido (Flexas *et al.* 2006). Por exemplo, Kelly *et al.* (2015) estudando duas espécies de eucalipto em 100% e 50% CC e em 380 e 700 ppm de CO₂ atmosférico não encontraram efeito de CO₂ e de déficit hídrico em V_{cmax} .

Como há menor concentração de CO₂ dentro da folha, nas plantas em déficit hídrico, a atividade de carboxilação da Rubisco é diminuída, logo também haverá diminuição na taxa de transporte de elétrons (J_{max}), visto que os processos fotoquímicos e bioquímicos da fotossíntese são dependentes (Marengo e Lopes 2009). Pois se houver um grande desequilíbrio entre as vias fotoquímicas e bioquímicas, as células podem sofrer oxidação pela geração de espécies reativas de oxigênio (ROS) (Asada 1999; Costa *et al.* 2010). Os valores de J_{max} foram 10% maiores nas plantas em CO₂ elevado quando comparado com aquelas em CO₂ ambiente, isso indica que havia mais elétrons direcionados para a fotossíntese.

CONCLUSÃO

As plantas crescidas em alto CO₂ não experimentaram efeito de aclimatação da fotossíntese, por outro lado quando medidas na concentração de 700 ppm a fotossíntese foi o dobro comparada aquelas em 400 ppm. Ao passo que houve aumento da fotossíntese a condutância estomática diminuiu proporcionando aumento significativo na eficiência intrínseca no uso da água. O estresse hídrico promoveu decréscimo na taxa de transporte de elétrons e na fotossíntese das plantas em CO₂ ambiente que foi limitada pela concentração de CO₂ intercelular e pela velocidade de carboxilação da Rubisco. Apesar de este experimento apontar que *Carapa surinamensis* não apresenta aclimatação ao enriquecimento de CO₂, com um enorme ganho de carbono pela fotossíntese, constituindo dessa forma uma importante espécie em sequestrar carbono na Amazônia no futuro, não se sabe se na planta adulta e em período maior de exposição ao alto CO₂ essa resposta é mantida.

CAPÍTULO 2

Oliveira, M. F. & Marengo, R. A. 2016. Efeitos do CO₂ elevado e déficit hídrico no crescimento, biomassa e eficiência no uso da água de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae). Manuscrito formatado para *Acta Amazonica*.

Efeitos do CO₂ elevado e déficit hídrico no crescimento, biomassa e eficiência no uso da água de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae)

Marcilia Freitas de OLIVEIRA & Ricardo Antônio MARENCO

RESUMO

A Amazônia apresenta relevante papel na ciclagem do carbono e no regime hídrico regional. Entretanto, há uma escassez de estudos sobre os efeitos do aumento na concentração de CO₂ associado ao déficit hídrico nesse ecossistema florestal. Esta pesquisa teve como objetivos principais determinar como o enriquecimento com CO₂ e o déficit hídrico afetam o crescimento, ganho de biomassa e eficiência no uso da água em plantas jovens de *Carapa surinamensis*, espécie florestal da Amazônia. O estudo foi conduzido em dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos (100 e 50% da capacidade de campo), durante 163 dias. Foram mensurados parâmetros de crescimento em altura e diâmetro, área foliar, biomassa e eficiência no uso da água da planta inteira. As plantas crescidas em ambiente enriquecido com CO₂ apresentaram maior crescimento em diâmetro, produção de biomassa e eficiência no uso da água da planta inteira em relação aos tratamentos em 400 ppm de CO₂. Em comparação as plantas mantidas em CO₂ ambiente (400 ppm), os efeitos da restrição hídrica foram mitigados naquelas mantidas em alta concentração de CO₂. No geral, plantas em condição de déficit hídrico tiveram redução na área foliar e menor crescimento, porém maior eficiência no uso da água, quando comparado com aquelas sem restrição hídrica.

Palavras-chave: área foliar, espécie arbórea, mudanças climáticas, transpiração.

Effects of elevated CO₂ and water stress on the growth, biomass and water use efficiency of *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae)

ABSTRACT

The Amazon has an important role in carbon cycling and the regional water system. However, there is a lack of studies on the effects of increased CO₂ concentration associated with drought in the Amazon forest ecosystem. The aim of this study were to determine how the enrichment with CO₂ and water regimes affect the growth, biomass gain and water use efficiency in young plants of *Carapa surinamensis*, an Amazon forest species. The study was conducted in two CO₂ environments (400 and 700 ppm) and two water regimes (100 and 50% of field capacity) for 163 days. There were measured growth in height and diameter, leaf area, biomass gain, and the whole-plant water-use efficiency. Plants grown in a CO₂ enriched environment had higher growth in diameter, biomass production and water use efficiency in relation to the treatment at 400 ppm of CO₂. In comparison with plants kept in ambient CO₂ (400 ppm), the effects of water restriction were mitigated in those plants kept in high CO₂ concentration. Plants under water restriction had reduced leaf area and lower growth, but higher water use efficiency, compared with those without water restriction.

Keywords: climate change, leaf area, transpiration, tree species.

INTRODUÇÃO

De todo o carbono contido na biomassa vegetal na biosfera aproximadamente 50% está armazenado nas florestas tropicais (Pan *et al.* 2011), que representam cerca de um terço da produtividade terrestre total, com destaque para a Amazônia que, em sua vegetação, contém cerca de 90 Pg de carbono (Saatchi *et al.* 2011). A floresta Amazônica também é responsável por cerca de 50% da precipitação nas regiões tropicais, derivada do ciclo de água via transpiração (Fisher *et al.* 2009). Entretanto, mesmo com grande relevância no cenário mundial há pouco conhecimento sobre a fisiologia de espécies florestais amazônicas especialmente em resposta às mudanças climáticas previstas.

Os modelos climáticos prognosticam que a concentração de CO₂ no ar pode ultrapassar 700 ppm ainda no século XXI (Cernusak *et al.* 2013). Concomitante, em decorrência do aquecimento global, o regime hídrico da Amazônia pode ser significativamente afetado, com maior incidência e duração da seca em muitos locais, causada principalmente pela redução de até 50% da precipitação na região em relação aos níveis atuais (Cox *et al.* 2000; Lee e Boyce 2010).

A disponibilidade de água é uma das maiores limitações à produtividade da floresta (Wagner *et al.* 2012). Plantas sob déficit hídrico e em concentrações atmosféricas atuais de dióxido de carbono [CO₂] (400 ppm), em geral, apresentam menores taxas de crescimento, menor área foliar, a fim de diminuir a taxa de transpiração, e menor produção de biomassa. Por outro lado, há maior alocação de biomassa radicular para conseguir maior campo de absorção de água. Entretanto se deve ressaltar que esses efeitos dependem da espécie em questão bem como da intensidade e duração do déficit hídrico imposto (Chaves e Pereira 1992).

Espécies arbóreas tropicais provavelmente apresentarão maior eficiência no uso da água com o incremento contínuo do CO₂ atmosférico (Cernusak *et al.* 2011). Além disso, a enriquecimento com CO₂ promove, em geral, maior crescimento e produção de biomassa nas plantas (Körner 2006).

Entender como espécies arbóreas de florestas tropicais, em especial na Amazônia, reagem às mudanças no ambiente como o aumento na concentração de CO₂ em interação com outros fatores ambientais, tais como o déficit hídrico, é de grande importância uma vez que as respostas das plantas em ambiente com CO₂ atmosférico elevado podem diferir de acordo

com a disponibilidade de água (Cernusak *et al.* 2013). Os efeitos da seca nas plantas podem ser mitigados quando em atmosfera enriquecida com CO₂, pois nesta condição há menor necessidade de abertura estomática e difusão de CO₂ para o mesofilo, logo, há uma diminuição na perda de água via transpiração foliar, favorecendo aumento em área foliar e eficiência no uso da água. Além disso, o CO₂ elevado promove diminuição da perda de carbono via fotorrespiração, por conseguinte há maior eficiência fotossintética e produção de biomassa (Long *et al.* 2004; Leakey *et al.* 2009).

Diante desse cenário, para esse estudo, foi escolhida a espécie *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae), árvore amazônica que não tem registro desse tipo de estudo ecofisiológico. Ocorre no Norte do Brasil, Guiana, Guiana Francesa e Suriname, é conhecida popularmente como andiroba, andirobinha e tem grande importância econômica e ecológica (Ferraz *et al.* 2004; Kenfack 2011). As suas sementes produzem um óleo com uso medicinal e cosmético, a madeira é utilizada na construção civil e naval, e, por possuir crescimento rápido, também é utilizada em programas de reflorestamento e recuperação de áreas alteradas (Ferraz *et al.* 2004; Scotti-Saintagne *et al.* 2013).

O principal objetivo deste estudo foi entender o efeito da interação CO₂ elevado e déficit hídrico na eficiência no uso da água, um segundo objetivo foi investigar o efeito do CO₂ e da água no crescimento e acúmulo de biomassa em plantas jovens de *C. surinamensis*.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condução do experimento

O experimento foi realizado no Laboratório de Ecofisiologia de Árvores, localizado no Campus III (V-8) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA), em casa de vegetação e em câmara de crescimento. As sementes de *C. surinamensis* foram obtidas de árvores em propriedade rural localizada no Município de Manaus na Rodovia AM-010 km 47 (02° 45' 19''S, 59° 55' 58'') e germinadas em vermiculita expandida. Após 15 dias, as plântulas foram transferidas para vasos contendo 7 kg de solo argilo-arenoso, peneirado e adubado (5g/kg substrato) com fertilizante NPK (10% de N, 10% P₂O₅ e 10% de K₂O). Todas as plantas foram cultivadas, até seis meses de idade, em 100% da capacidade de campo e CO₂ ambiente (400 ppm) quando foram submetidas aos níveis de CO₂ e regimes hídricos. Foram impostos dois regimes hídricos (100% e 50% da capacidade de campo - CC) e dois níveis de CO₂ atmosférico (400 e 700 ppm), totalizando quatro tratamentos (**T1**: 400 ppm de CO₂ e

100% CC; **T2**: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO₂ e 50% CC).

Os tratamentos com CO₂ ambiente (400 ppm) foram conduzidos em casa de vegetação e aqueles com CO₂ elevado em uma câmara de crescimento (BioChambers Inc. Winnipeg, Canadá) com dimensões: 2,46 m (comprimento), 0,7 m (largura) e 1,52 m (altura). O regime hídrico de 100% CC representa uma condição sem estresse e 50% CC é aquela prevista para a Amazônia se os modelos climáticos estiverem corretos. O período experimental foi 163 dias (de 14 de julho a 23 de dezembro de 2015), tempo suficiente para permitir a emissão de folhas nos tratamentos.

Condições ambientais durante o período experimental

Casa de vegetação

Durante todo período experimental foram monitoradas as condições de irradiância, temperatura e umidade relativa na casa de vegetação. A temperatura e umidade relativa do ar foram coletadas utilizando sensores específicos (Li-191 SA, Li-Cor, EUA; Humitter 50Y, Vaisala, Oyj, Finlândia) e a radiação fotossinteticamente ativa (RFA) com um sensor de quantum (Li-190 SA, Li-Cor, NE, EUA) ambos conectados a um datalogger (Li-1400, Li-Cor, NE, EUA) programado para registrar os dados em intervalos de 15 min. Foram registradas temperatura média de 29 °C durante o dia e 26 °C à noite, umidade relativa diária de 70% e 80% noturna e 200 μmol m⁻² s⁻¹ de RFA durante o período experimental.

Câmara de crescimento

Na câmara de crescimento as plantas foram expostas à concentração constante de 700 ppm de CO₂, RFA de 12 horas (12 h com 200 μmol m⁻² s⁻¹ e 12 h no escuro), umidade relativa do ar de 80% (diurna) e 90% (noturna) e temperatura diurna e noturna em 27 e 25 °C, respectivamente, (média de 26 °C) que representa a temperatura média para a Amazônia Central (Malhi e Wright 2004).

Determinação das condições hídricas do solo

Para o cálculo do conteúdo de água em capacidade de campo, antes do transplante, cinco vasos com 7 kg de solo seco foram saturados com água e deixados drenar ao ar livre durante 12 h no período noturno para a percolação de toda água gravitacional (Cernusak *et al.* 2011). Após esse período os vasos foram pesados utilizando uma balança eletrônica digital

(capacidade para pesagem de até 60 kg e precisão de 1 g modelo B-60, Exacta, Paraná). Cada vaso reteve em média 3,2 kg de água o qual foi considerado o nível hídrico do tratamento 100% CC. Os vasos do tratamento com 50% CC foram deixados ao ar livre até a massa do solo úmido diminuir 1,8 kg (50% da água retida em CC). A cada três dias, em média, (entre 8 e 9 h), os vasos foram pesados para verificação da quantidade de água consumida pelas plantas, e posteriormente, adicionados os volumes necessários com a finalidade de manter o regime hídrico de cada tratamento. A evaporação a partir da superfície do solo nos vasos foi evitada vedando a superfície do vaso com sacos plásticos até na base de cada planta.

O teor de umidade do solo foi medido, a 6 cm de profundidade, utilizando uma sonda medidora de umidade (MPM-160B, ICT International Pty Ltd., Armidale, New South Wales, Austrália), quando cada vaso estava com a quantidade de água referente ao seu respectivo tratamento. Esta mensuração foi feita no período da manhã (6 às 8h), encontrando-se que as médias de umidade do solo foram $31\pm 0,5\%$ nos tratamentos em 100% CC e $21\pm 0,5\%$ nos tratamentos com solo em 50% CC. Esses valores foram mantidos durante todo o período experimental.

Avaliações de crescimento e características foliares

Foram registradas altura (A), diâmetro (D), número de folhas (NF) e folíolos (NFol) em seis intervalos (≈ 30 dias) durante todo o período experimental. Também foram calculadas as taxas de crescimento absoluto em altura (TCA-a) e diâmetro (TCA-d), área foliar (AF), área foliar específica (AFE), massa foliar específica (MFE) e tamanho médio foliolar (TMFol).

A altura do caule foi mensurada da base da planta à base da gema apical. Para determinar o diâmetro do caule foi utilizado um paquímetro digital a 10 cm da superfície do solo. As taxas de crescimento absoluto foram calculadas conforme Hunt (1982):

$$TCA = \frac{Y_2 - Y_1}{t_2 - t_1}$$

Onde Y_2 é a medida ao final; Y_1 a medida do início do experimento; t_1 é o tempo inicial do experimento e t_2 o tempo final.

A área foliar (AF) foi obtida utilizando um medidor de área foliar (LI-3050, Li-Cor, NE, EUA) ao final do experimento, após sacrifício das plantas. A área foliar específica (AFE) foi determinada pela razão AF/massa seca foliar (MSF), a massa foliar específica (MFE) pela

razão MSF/AF e o tamanho médio foliolar (TMFol) foi determinado como AF/NFol. O TMFol foi calculado apenas nos folíolos produzidos durante o período experimental.

Mensuração de biomassa e eficiência no uso da água da planta inteira

Foram determinadas massas seca das folhas (MSF), do caule (MSC), das raízes (MSR) e total (MST), alocação de massa seca para cada parte da planta (alocação de massa foliar - AMF, alocação de massa caulinar - AMC, alocação de massa radicular - AMR), razão parte aérea/raiz (PA/R), incremento em massa seca total (Δ_{MST}) e eficiência no uso da água da planta inteira (EUA_P).

As taxas de incremento em massa seca durante o período experimental foram calculadas como a diferença entre $MST_2 - MST_1$. Onde MST_1 indica massa seca no início do período experimental e MST_2 a massa seca final. MST_1 foi estimada através de equações de regressão obtidas com sacrifício de três plantas com mesma idade daquelas utilizadas no experimento.

$$MSF = (0.04 * c) - 0.2052; (r^2 = 0,85), \text{ onde } c \text{ denota o comprimento do folíolo};$$

$$MSC = (0.4228 * a) - 11.575; (r^2 = 0,99), \text{ onde } a \text{ denota a altura do caule};$$

$$MSR = (MSF + MSC) * 0,2361$$

A massa seca total final (MST) foi obtida pelo somatório da massa foliar (MSF), caulinar (MSC) e radicular (MSR) após a secagem das plantas em estufa a 72 °C até obtenção de massa constante, em seguida pesadas em balança semianalítica (BL 32004, Shimadzu, Kyoto, Japão). A partir do material seco foi calculada a alocação de massa seca para as folhas (AMF), para o caule (AMC), para raízes (AMR) e a razão parte aérea/raiz (PA/R).

A eficiência no uso da água da planta inteira (EUA_P) foi calculada, para cada planta, como a razão entre o acúmulo total de biomassa e o consumo cumulativo de água durante o período experimental ($EUA_P: MST_2 - MST_1 / CCA$). Onde MST_2 representa a massa seca final e MST_1 massa seca inicial e CCA indica o consumo cumulativo de água durante todo o período experimental. O consumo cumulativo de água corresponde à perda de água pela planta cujos valores foram obtidos conforme descrito anteriormente.

Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com dois fatores (H_2O e CO_2). Dois regimes hídricos (100% e 50% da capacidade de campo) e dois níveis de CO_2

atmosférico (400 e 700 ppm), cada tratamento com cinco repetições (considerando cada vaso uma unidade amostral).

As diferenças significativas entre tratamentos foram verificadas por análise de variância de dois fatores (*two-way* ANOVA) e quando houve efeito dos tratamentos, as médias foram separadas pelo teste de Fisher-LSD ($p < 0,05$). Para atender ao critério de homogeneidade da variância os valores de diâmetro (D) foi transformado usando Log_{10} . Essa transformação também foi feita nos valores das variáveis, massa seca foliar (MSF), massa seca radicular (MSR) e consumo cumulativo de água (CCA), para atender ao critério de normalidade dos dados, e nos dados de massa seca total (MST) e incremento em massa seca (Δ_{MST}) para atingirem a normalidade e homogeneidade da variância. Apesar disso, nos resultados são mostrados os valores originais de cada variável. Todas as análises estatísticas foram realizadas no Software SigmaPlot.

RESULTADOS

Crescimento e características foliares

A Figura 1 mostra o crescimento em altura (A e B) e em diâmetro (C e D) durante o período experimental onde é evidente que no início do experimento havia uniformidade entre todas as plantas e que, portanto, as diferenças entre os tratamentos resultaram do efeito dos níveis de CO_2 e/ou regimes hídricos durante o período experimental. A taxa de crescimento absoluto em altura foi menor nas plantas em CO_2 elevado comparando com aquelas em CO_2 ambiente (400 ppm), logo também a altura média final foi inferior em 13% (Figura 1B vs. Figura 1A; Tabela 1: T3 e T4 vs. T1 e T2). Por outro lado, as plantas em ambiente enriquecido com CO_2 tiveram maior taxa de crescimento absoluto em diâmetro do caule, quando comparadas com aquelas em $[\text{CO}_2]$ atual, e, portanto, o diâmetro final foi, 21%, maior (Figura 1D vs. Figura 1C; Tabela 1 T3 e T4 vs. T1 e T2).

Também foram observadas diferenças significativas no crescimento em altura e no diâmetro do caule entre os tratamentos hídricos. A altura e o diâmetro final foram 19% e 17%, respectivamente, menores no tratamento com baixa disponibilidade de água no solo em comparação com aquele com alto suprimento hídrico (Figura 1 e Tabela 1: média de T2 e T4 vs. média T1 e T3). Mesmo tendo maior diferença de altura entre os regimes hídricos do tratamento quando em CO_2 ambiente (Figura 1 A) não foram encontradas interações entre os fatores ($\text{H}_2\text{O} \times \text{CO}_2$) em nenhum dos parâmetros de altura e diâmetro.

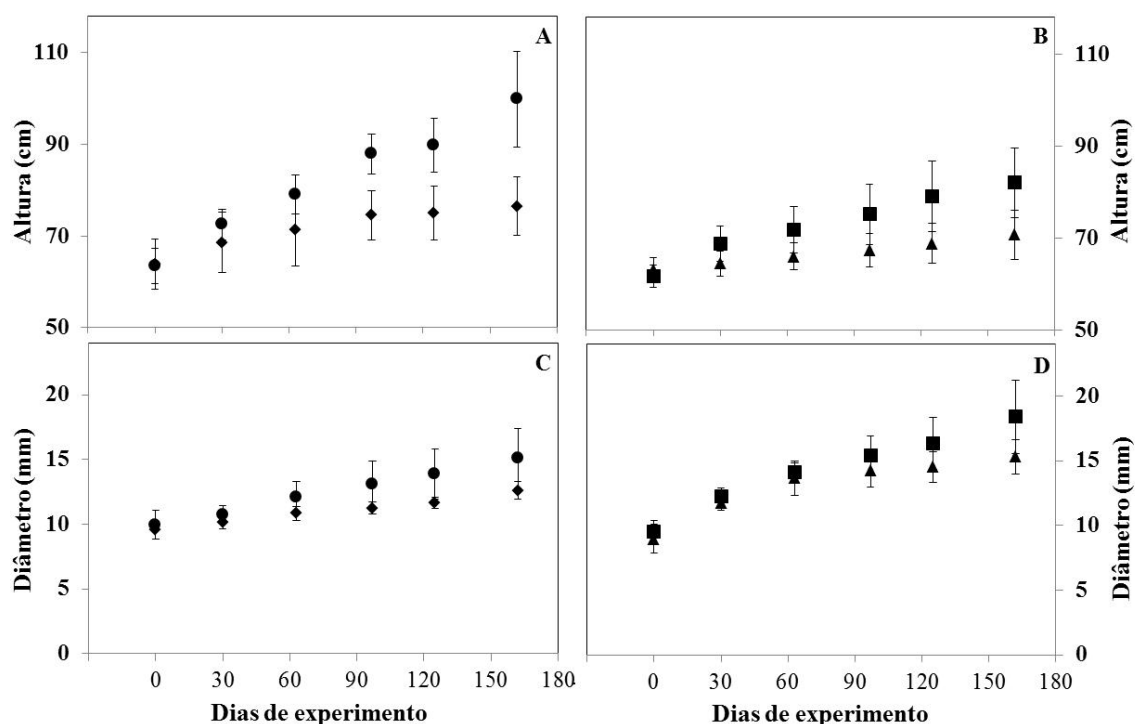


Figura 1. (A e B) Crescimento em altura (C e D) e em diâmetro de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo - CC) durante 163 dias. T1 (●): 400 ppm de CO₂ e 100% CC; T2 (◆): 400 ppm de CO₂ e 50% CC; T3 (■): 700 ppm de CO₂ e 100% CC; T4 (▲): 700 ppm de CO₂ e 50% CC. Os símbolos representam as médias e as barras verticais os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

Tabela 1. Taxa de crescimento absoluto em altura (TCA-a) e em diâmetro (TCA-d), altura final (A) e diâmetro final (D) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo - CC) ao final do período experimental (163 dias). T1: 400 ppm de CO₂ e 100% CC; T2: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; T3: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; T4: 700 ppm de CO₂ e 50% CC.

	400 ppm		700 ppm	
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC
TCA-a (cm dia ⁻¹)	0,225±0,075	0,078±0,025	0,126±0,045	0,047±0,027
TCA-d (mm dia ⁻¹)	0,032±0,008	0,019±0,005	0,055±0,015	0,039±0,009
A (cm)	99,90±10,45	76,50±6,45	82,00±7,61	70,70±5,39
D (mm)	15,09±2,28	12,62±0,66	18,39±2,87	15,33±1,33

*média± desvio padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

Analisando as características foliares, foi observado que o número de folhas ao final do experimento (NF) foi diferente entre as condições de CO₂, regimes hídricos e também houve efeito da interação H₂O x CO₂ (Tabela 2). Independente do tratamento hídrico, as plantas em alta [CO₂] tiveram menor quantidade de folhas que aquelas em CO₂ ambiente. Analisando apenas o efeito da água é notório o menor número de folhas nas plantas em déficit hídrico do que naquelas mantidas em 100% CC. Agora considerando uma mesma condição hídrica em cada ambiente de CO₂ foi verificada diferença significativa apenas quando em 400 ppm de CO₂, onde as plantas sob estresse hídrico tiveram 33% menos folhas que o controle. Analisando um mesmo regime hídrico nas concentrações de dióxido de carbono, tanto as plantas em déficit hídrico quanto aquelas em alto abastecimento de água tiveram menor número de folhas quando em CO₂ elevado (Tabela 2).

Assim como no número de folhas, também houve efeito significativo do CO₂ e da água na quantidade de folíolos (NFol), entretanto não houve interação entre os fatores. As plantas em alto CO₂ tiveram folíolos aproximadamente 20% menos que aquelas que estavam em menor concentração de CO₂. Naquelas sob o efeito de seca moderada essa contagem foi 30% menor que em 100% CC (Tabela 2). Ainda nessa tendência, a média geral das plantas com baixa disponibilidade de água no solo exibiu redução no tamanho médio foliar (TMFol) durante o período experimental, o tamanho foi de 88 cm², enquanto foi registrada média de 139 cm² naquelas com suprimento total de água (100% CC). O enriquecimento com CO₂ promoveu aumento no TMFol de aproximadamente 50% em relação à concentração atmosférica atual (136 cm² x 91 cm²) mesmo tendo menor número de folhas e folíolos. Não foi encontrada interação entre os fatores para o número de folíolos e tamanho médio foliar.

Na área foliar (AF) foi encontrado efeito significativo apenas do déficit hídrico que promoveu diminuição de aproximadamente 50% na AF em relação à condição normal de água no solo (Tabela 2 e Figura 2: T2 e T4 vs T1 e T3). Já a área foliar específica (AFE) e massa foliar específica (MFE) responderam apenas aos níveis de dióxido de carbono, onde as plantas sob alto CO₂ tiveram AFE 12% menor e MFE 13% maior que àquelas em 400 ppm (Tabela 2: T3 e T4 vs. T1 e T2). As diferenças de altura e características foliares estão representadas na Figura 1 do Anexo, onde uma planta está representado um tratamento, sendo que as fotos foram feitas ao final do período experimental.

Tabela 2. Número de folhas (**NF**), número de folíolos (**NFol**), tamanho médio foliolar (**TMFol**), área foliar (**AF**), área foliar específica (**AFE**) e massa foliar específica (**MFE**) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1**: 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3**: 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4**: 700 ppm de CO₂ e 50% CC.

	400 ppm		700 ppm	
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC
NF	21,6±1,1	14,4±1,8	11,8±1,9	11,2±1,5
NFol	114,0±24,4	68,0±8,2	77,6±16,5	58,6±14,8
TMFol (cm ²)	107,8±16,0	74,0±15,4	170,7±29,6	101,4±31,3
AF (m ²)	1,2±0,4	0,6±0,1	1,1±0,2	0,6±0,2
AFE (m ² kg ⁻¹)	18,7±0,8	17,3±0,9	15,8±1,3	16,1±1,2
MFE (g m ⁻²)	53,4±2,4	57,9±3,0	63,7±5,2	62,5±4,8

*média± desvio padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

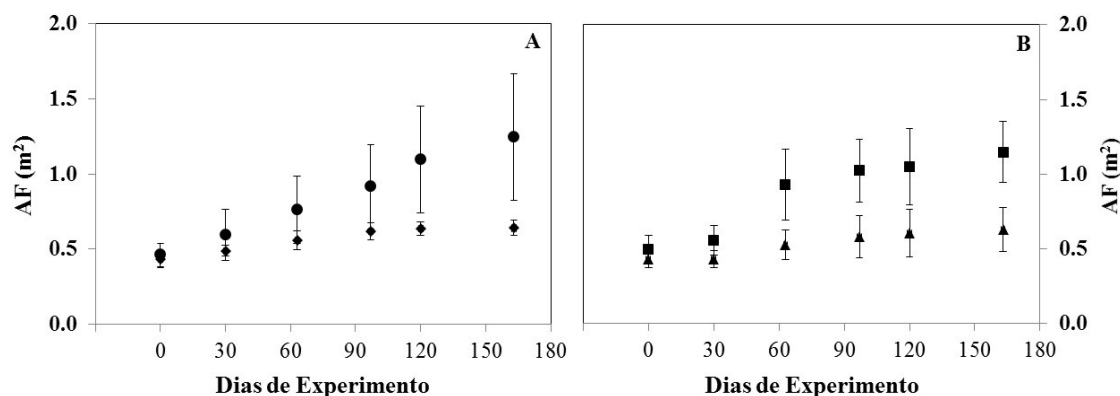


Figura 2. Área foliar (**AF**) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) durante 163 dias. **T1** (●): 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2** (◆): 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3** (■): 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4** (▲): 700 ppm de CO₂ e 50% CC. Os pontos representam as médias e as barras verticais os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

Biomassa e uso da água

Na Tabela 3 estão apresentados os dados das massas seca das folhas, caule e raiz. Na massa seca foliar (MSF) teve efeito apenas dos regimes hídricos onde as plantas sob déficit hídrico exibiram valores 47% menor que aquelas em 100% CC. A massa seca caulinar (MSC)

e radicular (MSR) tiveram efeito da água e do CO₂. O tratamento com déficit hídrico promoveu redução de 37% em MSC e 38% em MSR quando comparado com aquele com alto abastecimento de água no solo. Quanto aos níveis de CO₂, as plantas em 700 ppm de CO₂ tiveram MSC e MSR 50% e 115%, respectivamente, maiores que nas plantas em CO₂ ambiente (400 ppm). Em nenhum desses casos houve interação (H₂O x CO₂). A soma dessas massas (massa seca total) e a relação parte aérea/raiz (MSF+MSC/ MSR) são mostradas na Figura 3.

Tabela 3. Massa seca foliar (MSF), massa seca caulinar (MSC), massa seca radicular (MSR), alocação de massa seca foliar (AMF), alocação de massa seca caulinar (AMC) e alocação de massa seca radicular (AMR) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC.

	400 ppm		700 ppm	
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC
MSF (g)	87,8±33,7	47,6±3,6	100,9±24,0	52,5±12,2
MSC (g)	51,7±21,2	32,1±5,5	76,6±31,1	48,7±4,7
MSR (g)	23,5±13,5	14,2±2,8	49,9±28,9	31,5±6,4
AMF (%)	54±2	51±3	46±8	39±8
AMC (%)	32±3	34±3	33±4	37±4
AMR (%)	14±2	15±2	21±7	24±5

*média± desvio padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

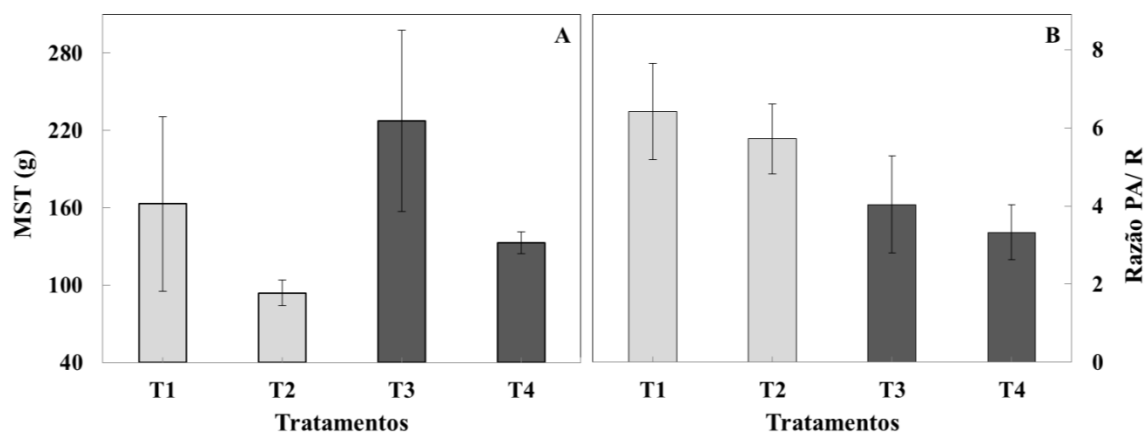


Figura 3. (A) Massa seca total (MST) e (B) razão parte aérea/raiz (PA/R) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro representam os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

O CO₂ elevado promoveu aumento significativo, de 40%, na massa seca total (MST) das plantas em relação ao CO₂ normal (180g x 129g) e o déficit hídrico influenciou na redução da massa seca em 42% com relação ao tratamento com alto abastecimento de água no solo (113g x 195g) (Figura 3A). Não houve interação significativa entre CO₂ e H₂O. Do total de massa seca da planta, aquelas em CO₂ ambiente alocaram mais para as folhas (AMF) e tiveram menor alocação para as raízes (AMR) (Tabela 2), por isso apresentaram maior razão parte aérea/raiz (PA/R) quando comparadas com aquelas em CO₂ elevado (Figura 3 B T1 e T2 *versus* T3 e T4). A alocação de biomassa para o caule (AMC) não teve efeito dos tratamentos.

O incremento em massa seca total (Δ_{MST}) (Figura 4A) durante o período experimental também mostrou os mesmos efeitos que na massa seca total. Quanto aos regimes de água no solo, o incremento foi menor nas plantas em 50% CC. Agora com relação à condição atmosférica, o alto CO₂ proporcionou maior incremento. Assim como houve menor incremento nas plantas em déficit hídrico elas também consumiram 63% menos água, que aquelas do tratamento com alto suprimento de água no solo, durante o período experimental (Figura 4B). Entretanto essa relação foi diferente para o fator CO₂, pois, mesmo com maior produção de biomassa, o consumo cumulativo de água das plantas (CCA) em CO₂ elevado foi 43% menor que naquelas mantidas em 400 ppm (Figura 4 B).

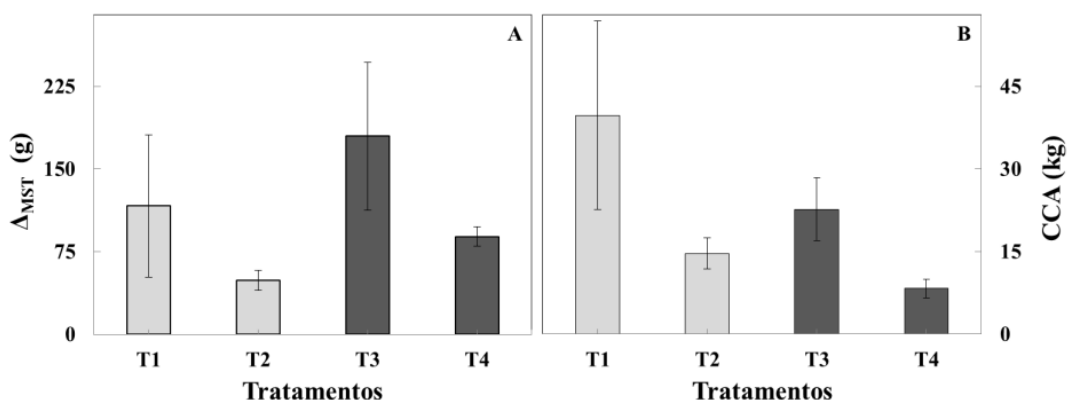


Figura 4. (A) Incremento em massa seca total (Δ_{MST}) e (B) consumo cumulativo de água (CCA) de plantas (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

Com maior produção de biomassa e menos uso de água, as plantas em CO₂ elevado exibiram alta eficiência no uso da água da planta inteira (EUA_p), que foi 200% maior que nas plantas em 400 ppm (9,3 x 3,1 g/kg) (Figura 5 T3 e T4 vs. T1 e T2). Mesmo com menor produção de biomassa e uso cumulativo de água, a EUA_p nas plantas em déficit hídrico foi superior às do tratamento controle (7,1 x 5,3 g/kg). A interação H₂O x CO₂ também foi significativa. Comparando o mesmo nível de água no solo nos dois ambientes de CO₂, observa-se que a EUA_p nas plantas sob déficit hídrico e em CO₂ elevado foi 223% maior que aquelas em 400 ppm. As plantas em 100% CC também exibiram valor 175% superior em ambiente enriquecido com dióxido de carbono. Agora analisando o mesmo nível de CO₂ observa-se que em 700 ppm houve diferença de 40% entre as plantas sob efeito restrição da água e aquelas em condição hídrica normal. Já em 400 ppm a EUA_p não diferiu entre os tratamentos hídricos (Figura 5).

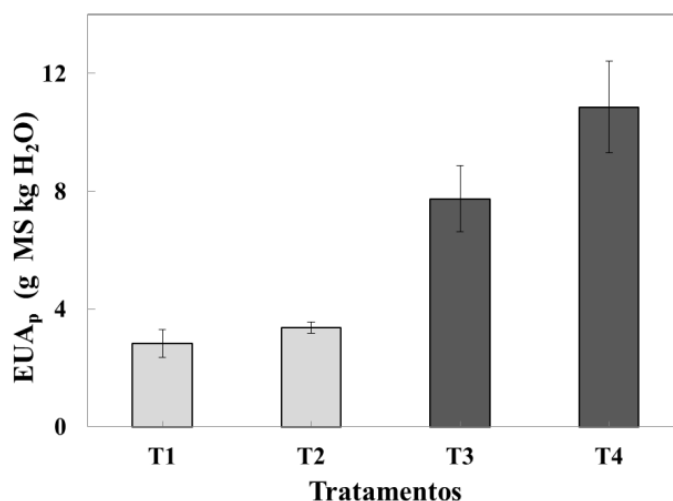


Figura 5. Eficiência no uso da água da planta inteira (EUA_p) em *Carapa surinamensis* submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. As barras representam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=5). Valores de *p* e de *F* conforme mostrados na Tabela 2 do Apêndice.

DISCUSSÃO

Efeito do CO₂ no crescimento, características foliares e biomassa

O crescimento da planta é influenciado pelas características da espécie e pelas condições ambientais (Lamprecht 1990). A interação enriquecimento de CO₂ e outros fatores abióticos pode alterar significativamente a resposta das plantas a esse gás. Segundo Long (1991), o efeito de enriquecimento do CO₂ pode não se manifestar caso fatores estressantes possam limitar o crescimento, como o déficit hídrico. Porém nesse estudo foi verificado que a interação H₂O x CO₂ para as variáveis de crescimento e biomassa não foi significativa.

Comparando as plantas crescidas nos diferentes níveis de CO₂, neste estudo, observou-se que elas apresentaram estratégias diferentes de crescimento. Enquanto as plantas em 400 ppm de CO₂ cresceram mais em altura, aquelas cultivadas em 700 ppm tiveram maior incremento em diâmetro (Figura 1).

Muitos estudos indicam que o crescimento acima do solo é talvez a manifestação mais óbvia do efeito do CO₂ sobre árvores em muitos experimentos e que na maioria das vezes a atmosfera enriquecida com CO₂ promove maior crescimento das plantas (Norby *et al.* 1999). Por exemplo, Ainsworth e Long (2005) encontraram crescimento da altura em média 12% maior nas plantas em elevado CO₂ ao reunir trabalhos realizados com plantas enriquecidas com gás carbônico utilizando o sistema FACE (do inglês *Free Air Carbon Enrichment*), o que contrasta com os resultados da presente pesquisa. A menor altura nas plantas sob CO₂ elevado, no presente trabalho, pode estar relacionada com a menor emissão de folhas no período experimental. Ferraz *et al.* (2002) observaram que a andiroba (*Carapa surinamensis*) em fase juvenil apresentou maior crescimento em altura quando, no mesmo período, havia maior número de folhas emitidas. Logo, como a produção de folhas em CO₂ elevado foi menor, a altura também foi inferior àquelas em CO₂ ambiente. As maiores taxas de crescimento em diâmetro podem ser atribuídas ao acúmulo de carbono da fotossíntese.

Muitos estudos indicam que o alto CO₂ causa efeito positivo na área foliar (Lovelock *et al.* 1998; Norby *et al.* 1999, Aidar *et al.* 2002) e um dos fatores desse aumento seria a menor perda de água pela transpiração foliar. No entanto, nesse experimento mesmo as plantas investindo no aumento do tamanho médio foliolar, o dobro do tamanho em relação aquelas em CO₂ ambiente, não houve maior área foliar total, pois as plantas em 400 ppm produziram maior número de folhas e folíolos, compensando dessa forma o investimento na

área foliar. Uma das explicações para o aumento no tamanho das folhas pode ser devido à redução na condutância estomática que é um evento comum em plantas cultivadas sob CO₂ elevado, e isso pode aumentar a pressão de turgor favorecendo a expansão de células foliares resultando no aumento da expansão foliar (Sasek e Strain 1989; Thomas e Bazzaz 1996).

De acordo com Wolfe *et al.* (1998), resultados de vários experimentos com plantas em atmosfera enriquecida com CO₂ indicam que o aumento da área foliar nessas plantas é proporcionalmente menor que o aumento da massa seca da folha, resultando em menor área foliar específica (AFE) (área por massa seca foliar), isso implica em maior massa seca foliar específica (MFE), que é inverso à AFE (massa seca por unidade de área foliar). Esse efeito do CO₂ foi encontrado no presente estudo (Tabela 2). A maior MFE em plantas em ambiente enriquecido com CO₂ é frequentemente correlacionada com aumento da espessura da folha devido aumento geral no tamanho das células do mesófilo (Conroy *et al.* 1986), desenvolvimento de camadas paliçádicas extras (Mousseau e Enoch 1989), por acúmulo de carboidratos, além de aumento da área superficial interna para a absorção de CO₂ (Radoglou e Jarvis 1990).

As respostas de biomassa total exibidas por *C. surinamensis* (Figura 3) também são compatíveis com outros estudos sobre efeitos da elevada concentração de CO₂ em espécies arbóreas, onde a maioria das espécies estudadas mostrou um aumento no ganho de carbono em função do enriquecimento com o CO₂ (Morison e Lawlor 1999). Como esse gás é um dos fatores limitantes para a fixação de carbono nas plantas C₃, maior concentração de CO₂ atmosférico aumenta o ritmo de assimilação e incremento de massa seca (Kramer 1981; Lawlor e Mitchell 1991). Há vários estudos indicando o efeito positivo do aumento na concentração de CO₂ atmosférico no incremento de biomassa de espécies da Amazônia (Baker *et al.* 2004; Lewis *et al.* 2009) e outros prognosticam que esse efeito continuará a ser positivo pelo menos até o ano de 2050 (Lloyd e Farquar 2008).

O acúmulo de biomassa e sua alocação entre os diferentes órgãos dependem tanto do balanço líquido de carbono, como da sequência de expansão dos órgãos da planta (Morison e Lawlor 1999). Observando a partição de assimilados neste estudo, nas plantas em CO₂ ambiente houve mais alocação de biomassa para as folhas, quando comparadas com aquelas em 700 ppm de CO₂ o que indica investimento para melhor assimilação de carbono pela fotossíntese e é importante para a ciclagem de nutrientes (Vitousek e Sanford 1986). Quanto à alocação de massa seca para o caule não houve diferença entre os níveis de CO₂, porém, deve-

se ressaltar que a forma de investimento de recursos para o caule foi diferente. Nas plantas em CO₂ ambiente deu-se pelo maior crescimento em altura, já em alto CO₂ foi devido maior incremento em diâmetro, o que pode ser importante do ponto de vista econômico florestal, para extração de madeira (Silva *et al.* 2002). A alocação de massa seca radicular foi maior nas plantas com nível de CO₂ elevado o que é importante do ponto de vista do sequestro de carbono, pois árvores da Amazônia podem armazenar carbono em caules e raízes por centenas de anos (Camargo *et al.* 1994; Chambers *et al.* 1998). Como as plantas em CO₂ ambiente investiram menos de 20% de matéria para as raízes e mais de 50% da biomassa total para as folhas, a relação parte aérea/ raiz foi maior que em alto CO₂. Esses resultados confirmam a previsão geral de que o incremento em CO₂ atmosférico proporcionará maior eficiência no sequestro de carbono em espécies arbóreas, mesmo em fase juvenil, como a *Carapa surinamensis*.

Influência do regime hídrico no crescimento, características foliares e biomassa

O déficit hídrico limitou o crescimento em altura e em diâmetro bem como o incremento em biomassa total, nesse experimento. Isso é consequência da limitação da fixação de carbono pela fotossíntese (Chaves 1991). É importante ressaltar que as suscetibilidade e respostas das plantas ao déficit hídrico variam entre espécies, pois algumas espécies tem capacidade de desenvolver de mecanismos fisiológicos e morfológicos para permitir a tolerância à restrição hídrica (Nardini e Luglio 2014).

Independentemente do nível de CO₂ as plantas em condição de déficit hídrico exibiram menor área foliar demonstrando uma estratégia de ajuste da planta à restrição hídrica, mas não houve senescência precoce de folhas, que é uma resposta eventual ao déficit hídrico (Mafakheri *et al.* 2010). A diminuição na área foliar aconteceu tanto devido a redução no tamanho médio do folíolo quanto pela menor emissão de folhas e folíolos (Tabela 2). Observações semelhantes de redução na área foliar e menor crescimento e produção de biomassa com o déficit hídrico têm sido relatadas em alguns estudos (Chaves 1991; Kelly *et al.* 2015). O estresse hídrico, geralmente, afeta a área foliar específica e a massa foliar específica (von Arx *et al.* 2012), porém neste estudo foi observado apenas uma pequena diferença que não foi estatisticamente significativa.

O processo de ajuste da área foliar faz com que haja menor transpiração foliar, levando à conservação de um suprimento de água limitado no solo por um período maior. Além disso, menor área foliar reduz o consumo de carbono e energia e permitindo maior

alocação de carbono assimilado para as raízes (Chaves e Pereira 1992). Porém maior alocação de biomassa para as raízes não foi encontrado nesse estudo, evidenciando, portanto, que o déficit hídrico promoveu diminuição no incremento em biomassa em cada parte da planta de maneira proporcional quando comparado com o controle. Os resultados de menor biomassa estão de acordo com Gatti *et al.* (2014) que verificaram que as variações da umidade do solo entre as épocas secas e chuvosa causam diferenças nas taxas de assimilação de carbono das plantas, com menor ganho de biomassa em períodos mais secos do ano.

Efeitos do CO₂ e regimes hídricos na eficiência no uso da água

A investigação da eficiência no uso da água especialmente em nível da planta inteira (EUA_P) em espécies arbóreas amazônicas é de grande importância, pelo papel dessas árvores no ciclo da água, onde podem contribuir com até 50% das taxas de precipitação pela perda de água via transpiração foliar (Fisher *et al.* 2009). Estudos indicam que espécies arbóreas tropicais experimentarão aumentos na eficiência no uso da água (Cernusak *et al.* 2013). Essa foi uma das respostas mais expressivas de *Carapa surinamensis* nesse experimento, onde as plantas cultivadas em CO₂ normal tiveram consumo de água maior que produção de biomassa, já aquelas em alto CO₂ produziram mais biomassa com menor consumo de água, garantindo dessa forma, aumento acentuado na eficiência no uso da água da planta inteira (EUA_P) em relação àquelas em CO₂ ambiente. A EUA_P entre os níveis de CO₂ diferiu em 200%. Essa diferença é ainda mais acentuada quando comparados os tratamentos sob déficit hídrico entre as concentrações de CO₂ (Figura 5). Porém, deve-se ressaltar que a umidade relativa do ar na câmara de crescimento foi maior que na casa de vegetação durante o período experimental, o que pode ter intensificado essa diferença.

Resultados semelhantes foram encontrados em espécies tropicais por Cernusak *et al.* (2011) em que o incremento em CO₂ proporcionou aumento significativo na EUA_P mesmo em condição de estresse hídrico. Kelly *et al.* (2015) estudando duas espécies de eucalipto em 100% e 50% e em CO₂ ambiente e elevado também encontraram que o efeito do aumento do CO₂ foi positivo na eficiência no uso da água da planta inteira.

Considerando apenas os tratamentos hídricos, no geral o déficit hídrico promoveu menor produção de biomassa em todas as partes da planta, por outro lado, teve maior eficiência no uso da água, pois com a redução na área foliar houve menor perda de água, logo o balanço de carbono/ transpiração foi positivo. A diferença entre os tratamentos 50% e 100% CC em CO₂ elevado foi acentuada. Por outro lado, não houve diferença entre os tratamentos

hídricos em CO₂ ambiente. Isso porque mesmo as plantas em solo bem irrigado tendo maior incremento em biomassa, também consumiram muita água (Figura 5).

Se essas respostas forem comuns à maioria das espécies dominantes no dossel das florestas, em CO₂ elevado a quantidade de água provida da transpiração da floresta, especialmente em épocas mais secas irá diminuir consideravelmente. E isso pode ter importantes impactos no ciclo hidrológico dessas regiões (Cernusak *et al.* 2011).

CONCLUSÃO

O enriquecimento com dióxido de carbono promoveu maior produção de biomassa, menor uso cumulativo de água e, por conseguinte maior eficiência no uso da água da planta inteira em ambos os regimes hídricos. Esse efeito pode contribuir para a sobrevivência de plantas no futuro, pois mesmo podendo ter menor disponibilidade hídrica do solo, com o crescente aumento do CO₂ haverá maior eficiência no uso da água, portanto mitigando o efeito da restrição hídrica. Independentemente do nível de CO₂ as plantas em 50% CC tiveram menor crescimento, produção de biomassa bem como menor área foliar. Esses dados mostram que as plantas foram capazes de sobreviver muito bem em qualquer dos tratamentos impostos, mostrando alta plasticidade da andiroba.

SÍNTESE GERAL

Em CO₂ elevado a fotossíntese máxima não mostrou diferença entre os regimes hídricos, porém as plantas com déficit hídrico tiveram menor área foliar. Em consequência disso a fotossíntese total da planta é menor, portanto, o acúmulo de biomassa também é menor que naquelas em solo com 100% da capacidade de campo. Contudo deve-se ressaltar que o efeito negativo do estresse hídrico, em termos de acúmulo de biomassa, é menor em ambiente com CO₂ elevado do que em 400 ppm, com a vantagem adicional de que nas plantas em alto CO₂ a alocação de biomassa para a raiz é maior que naquelas em CO₂ ambiente, o que é importante do ponto de vista do sequestro de carbono. Isso porque as árvores da Amazônia podem sequestrar carbono em caules e raízes por centenas de anos. Portanto para analisar plenamente o efeito do déficit hídrico em CO₂ elevado é desejável mensurar, além da fotossíntese, área foliar e biomassa da planta.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aidar, M. P. M.; Martinez, C. A.; Costa, A. C.; Costa, P. M. F.; Dietrich, S. M. C.; Buckeridge, M. S. 2002. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on the establishment of seedlings of jatobá, *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Biota Neotropica*, 2(1): 1-10.

Ainsworth, E. A.; Long, S. P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, Cambridge, 165: 351-372.

Asada, K. 1999. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. *Annual review of plant biology*, 50(1): 601-639.

Baker, T. R.; Phillips, O. L.; Malhi, Y.; Almeida, S.; Arroyo, L.; Di Fiore, A.; Erwin, T.; *et al.* 2004. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359:353-365.

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.

Berner, R. A.; Kothavala, Z. 2001. GEOCARB III: a revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. *American Journal of Science*, 301(2): 182-204.

Björkman, O.; Demmig, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170(4): 489-504.

Bota, J.; Medrano, H.; Flexas, J. 2004. Is photosynthesis limited by decreased Rubisco activity and RuBP content under progressive water stress?. *New phytologist*, 162(3): 671-681.

Bray, E. A. 1997. Plant responses to water deficit. *Trends in plant science*, 2(2): 48-54.

Camargo, P. B.; Salomão, R. D. P.; Trumbore, S.; Martinelli, L. A. 1994. How old are large Brazil-nut trees (*Bertholletia excelsa*) in the Amazon?. *Scientia Agricola*, 51(2): 389-391.

Cernusak, L. A.; Winter, K.; Dalling, J. W.; Holtum, J. A.; Jaramillo, C.; Körner, C.; *et al.* 2013. Tropical forest responses to increasing atmospheric CO₂: current knowledge and opportunities for future research. *Functional Plant Biology*, 40(6): 531-551.

Cernusak, L. A.; Winter, K.; Martínez, C.; Correa, E.; Aranda, J.; Garcia, M.; Jaramillo, C.; Turner, B. L. 2011. Responses of legume versus non legume tropical tree seedlings to elevated CO₂ concentration. *Plant physiology*, 157(1): 372-385.

Chambers, J. Q.; Higuchi, N.; Schimel, J. P. 1998. Ancient trees in Amazonia. *Nature*, 391: 135-136.

Chaves, M. M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of experimental Botany*, 42(1): 1-16.

Chaves, M. M.; Pereira, J. S. 1992. Water stress, CO₂ and climate change. *Journal of Experimental Botany*, 43(8): 1131-1139.

Conroy, J. P.; Smillie R. M.; Koppers, M.; Bevege, D. I.; Barlow, E. W. R. 1986. Chlorophyll a fluorescence and photosynthetic and growth responses of *Pinus radiata* to phosphorous deficiency, drought stress and high CO₂. *Plant Physiology*, 81: 423-429.

Costa, G. D.; Marengo, R. A. 2007. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). *Acta amazonica*, 37(2): 229-234.

Costa, M. A.; Pinheiro, H. A.; Shimizu, E. S. C.; Fonseca, F. T.; Santos Filho, B. G.; Moraes, F. K. C.; Figueiredo, D. M. 2010. Lipid peroxidation, chloroplastic pigments and antioxidant strategies in *Carapa guianensis* (Aubl.) subjected to water-deficit and short-term rewetting. *Trees*, 24(2): 275-283.

Cox, P. M.; Betts, R. A.; Jones, C. D.; Spall, S. A.; Totterdell, I. J. 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408: 184-187.

Curtis, P. S. 1996. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide. *Plant, Cell & Environment*, 19(2): 127-137.

Delucia, E. H.; Sasek, T. W.; Strain, B. R. 1985. Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Research*, 7:175-184.

Drake, B. G.; González-Meler, M. A.; Long, S. P. 1997. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 48: 609-639.

Ellis, R. J. 1979. The most abundant protein in the world. *Trends in Biochemical Sciences*, 4(11): 241-244.

Engelbrecht, B. M.; Comita, L. S.; Condit, R.; Kursar, T. A.; Tyree, M. T.; Turner, B. L.; Hubbell, S. P. 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447(7140): 80-82.

Farooq, M.; Wahid, A.; Kobayashi, N.; Fujita, D.; Basra, S. M. A. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. In: *Sustainable Agriculture*. Springer Netherlands. p.153-188.

Farquhar, G. D.; Von Caemmerer, S.; Berry, J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149: 78-90.

Ferraz, I. D. K. 2004. Andirobinha *Carapa procera* D.C. *Informativo Técnico Rede de Sementes da Amazônia 2*. Manaus-INPA.

Ferraz, I. D. K.; Camargo, J. L. C.; Sampaio, P. D. T. B. 2002. Roba-mahogany (*Carapa guianensis* Aubl. and *Carapa procera* DC): ecological, botanical and technological aspects of its seeds and seedlings. *Acta Amazonica*, 32(4): 647-647.

Fisher, J. B.; Malhi, Y.; Bonal, D.; Da Rocha, H. R.; De Araujo, A. C.; Gamo, M.; Goulden, M. L.; *et al.* 2009. The land-atmosphere water flux in the tropics. *Global Change Biology*, 15: 2694-2714.

Flexas, J.; Bota, J.; Cifre, J.; Mariano Escalona, J. O. S. É.; Galmés, J.; Gulías, J. *et al.* 2004. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Annals of applied Biology*, 144(3): 273-283.

Flexas, J.; Ribas-Carbó, M.; Bota, J.; Galmés, J.; Henkle, M.; Martínez-Cañellas, S.; Medrano, H. 2006. Decreased Rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration. *New Phytologist*, 172(1): 73-82.

Friedlingstein, P.; Cox, P.; Betts, R.; Bopp, L.; Von Bloh, W.; Brovkin, V.; *et al.* 2006. Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the C⁴MIP model intercomparison. *Journal of Climate*, 19(14): 3337-3353.

Gatti, L. V.; Gloor, M.; Miller, J. B.; Doughty, C. E.; Malhi, Y.; Domingues, L. G.; *et al.* 2014. Drought sensitivity of Amazonian carbon balance revealed by atmospheric measurements. *Nature*, 506:76-80.

Guerfel, M.; Baccouri, O.; Boujnah, D.; Chaïbi, W.; Zarrouk, M. 2009. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, 119(3): 257-263.

Herrick, J. D.; Thomas, R. B. 2001. No photosynthetic down-regulation in sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua* L.) after three years of CO₂ enrichment at the Duke Forest FACE experiment. *Plant, Cell & Environment*, 24(1): 53-64.

Hikosaka, K.; Ishikawa, K.; Borjigidai, A.; Muller, O.; Onoda, Y. 2006. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany*, 57:291-302.

Horton, J. L.; Neufeld, H. S. 1998. Photosynthetic responses of *Microstegium vimineum* (Trin.) A. Camus, a shade-tolerant, C₄ grass, to variable light environments. *Oecologia*, 114(1):11-19.

Hsiao, T. C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual review of plant physiology*, 24(1): 519-570.

Hunt, R. 1982. Plant growth curves: *The functional approach to plant growth analysis*. London: Edward Arnold. 248p.

Jablonski, L. M.; Wang, X.; Curtis, P. S. 2002. Plant reproduction under elevated CO₂ conditions: a meta-analysis of reports on 79 crop and wild species. *New Phytologist*, 156(1): 9-26.

Kelly, J. W.; Duursma, R. A.; Atwell, B. J.; Tissue, D. T.; Medlyn, B. E. 2015. Drought x CO₂ interactions in trees: a test of the low-intercellular CO₂ concentration (C_i) mechanism. *New Phytologist*. 209: 1600-1612.

Kenfack, D. 2011. A synoptic revision of *Carapa* (Meliaceae). *Harvard Papers in Botany*, 16(2): 171-231.

Körner, C. 2006. Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply. *New phytologist*, 172(3): 393-411.

Kramer, P. J. 1981. Carbon dioxide concentration, photosynthesis, and dry matter production. *BioScience*, 31(1): 29-33.

Kramer, P. J.; Boyer, J. S. 1995. *Water Relations of Plants and Soils*. Academic Press, San Diego. 495p.

Lambers, H.; Chapin III, F.S.; Pons, T.L. 2008. *Plant Physiology Ecology*. Springer-Verlag New York. 605p.

Lamprecht, H. 1990. *Silviculture in the tropics: tropical forest ecosystems and their tree species: possibilities and methods for their long-term utilization*. GTZ. 343p.

Lawlor, D. W. 1995. Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany*, 46(special issue): 1449-1461.

Lawlor, D. W.; Mitchell, R. A. C. 1991. The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. *Plant, Cell & Environment*, 14(8): 807-818.

Lawlor, D. W.; Tezara, W. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of botany*. 103:561-79.

Leakey, A. D. B.; Ainsworth, E. A.; Bernacchi, C. J.; Rogers, A.; Long, S. P.; Ort, D. R. 2009. Elevated Longed CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany*, 60: 2859-2876.

Leakey, A. D.; Lau, J. A. 2012. Evolutionary context for understanding and manipulating plant responses to past, present and future atmospheric [CO₂]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367(1588): 613-629.

Lee, J. E.; Boyce, K. 2010. Impact of the hydraulic capacity of plants on water and carbon fluxes in tropical South America. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 115(D23123).

Lewis S. L.; Lloyd, J.; Sitch, S.; Mitchard, E. T.; Laurance, W. F. 2009. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40:529-549.

Lloyd, J.; Farquhar, G. D. 1996. The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status. I. General principles and forest ecosystems. *Functional Ecology*, 10(1): 4-32.

Lloyd, J.; Farquhar, G. D. 2008. Effects of rising temperatures and [CO₂] on the physiology of tropical forest trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363(1498): 1811-1817.

Long, S. P. 1991. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant Cell & Environment*, 14: 729-739.

Long, S. P.; Ainsworth E. A.; Rogers A.; Ort D. R. 2004. Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology*, 55: 591-628.

Lovelock, C. E.; Winter, K.; Mersits, R.; Popp, M. 1998. Responses of communities of tropical tree species to elevated CO₂ in a forest clearing. *Oecologia* 116: 207-218.

Mafakheri, A.; Siosemardeh, A.; Bahramnejad, B.; Struik, P. C.; Sohrabi, Y. 2010. Effect of drought stress on yield, proline and chlorophyll contents in three chickpea cultivars. *Australian journal of crop Science*: 4(8): 580-585.

Mahajan, S.; Tuteja, N. 2005. Cold, salinity and drought stresses: an overview. *Archives of biochemistry and biophysics*, 444(2): 139-158.

Malhi Y; Wright J. 2004. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 359:311-329.

Marenco, R. A.; Antezana-Vera, S. A.; Gouvêa, P. R. D. S.; Camargo, M. A. B.; Oliveira, M. F. D.; Santos, J. K. D. S. 2014. Physiology of Amazon tree species: photosynthesis, respiration and water relations. *Revista Ceres*, 61: 786-799.

Marenco, R. A.; Lopes, N. F. 2009. *Fisiologia vegetal. Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral*. 3 ed. UFV. Viçosa, MG. 469p.

Maxwell, K.; Johnson, G. N. 2000. Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of experimental botany*, 51(345): 659-668.

Miles, L.; Grainger, A.; Phillips, O. 2004. The impact of global climate change on tropical forest biodiversity in Amazonia. *Global Ecology and Biogeography*, 13:553-565.

Mittler, R. 2002. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in plant science*, 7(9): 405-410.

Monteith, J. L. 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell & Environment*, 18(4): 357-364.

Morison, J. I. L.; Lawlor, D. W. 1999. Interactions between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell & Environment*, 22(6): 659-682.

Mousseau, M.; Enoch, H. Z. 1989. Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell & Environment*, 12(9): 927-934.

Nardini, A.; Luglio, J. 2014. Leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: possible trade-offs and correlations with climate across three major biomes. *Functional Ecology*, 28(4): 810-818.

Norby, R. J.; Wullschleger, S. D.; Gunderson, C. A.; Johnson, D. W.; Ceulemans, R. 1999. Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell & Environment*, 22(6): 683-714.

Nowak, R. S.; Ellsworth, D. S.; Smith, S. D. 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions?. *New Phytology*, 162: 253-280.

Pan, Y. D.; Birdsey, R. A.; Fang, J.; Houghton, R.; Kauppi, P. E.; Kurz, W. A.; *et al.* 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science*, 333:988-993.

Parry, M.A.J.; Keys, A.; Madgwick, P.J.; Carmo-Silva, A.E.; Andralojc, P.J. 2008. Rubisco regulation: a role for inhibitors. *Journal of Experimental Botany*, 59: 1569-1580.

Radoglou K. M.; Jarvis P. G. 1990. Effects of CO₂ enrichment on four poplar clones. I. Growth and leaf anatomy. *Annals of Botany*, 65: 617-626.

Roden, J. S.; Ball, M. C. 1996. The effect of elevated [CO₂] on growth and photosynthesis of two eucalyptus species exposed to high temperatures and water deficits. *Plant Physiology*, 111(3): 909-919.

Saatchi, S. S.; Harris, N. L.; Brown, S.; Lefsky, M.; Mitchard, E. T. A.; Salas, W.; *et al.* 2011. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108:9899-9904.

Sage, R. F. 1994. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. *Photosynthesis Research*, 39: 351-368.

Sánchez-Gómez, D.; Robson, T. M.; Gascó, A.; Gil-Pelegrín, E.; Aranda, I. 2013. Differences in the leaf functional traits of six beech (*Fagus sylvatica* L.) populations are reflected in their response to water limitation. *Environmental and Experimental Botany*, 87: 110-119.

Sasek, T. W.; Strain, B. R. 1989. Effects of carbon dioxide enrichment on the expansion and size of kudzu (*Pueraria lobata*) leaves. *Weed Science*. 37(1): 23-28.

Scotti-Saintagne, C.; Dick, C. W.; Caron, H.; Vendramin, G. G.; Guichoux, E.; Buonamici, A.; Duret, C.; Sire, P.; Valencia, R.; Lemes, M. R.; Gribel, R.; Scotti, I. 2013. Phylogeography of a species complex of lowland Neotropical rain forest trees (*Carapa*, Meliaceae). *Journal of Biogeography*, 40(4): 676-692.

Silva, R. P.; Santos, J.; Tribuzy, E. S.; Chambers, J. Q.; Nakamura, S.; Higuchi, N. 2002. Diameter increment and growth patterns for individual tree growing in Central Amazon, Brazil. *Forest Ecology and Management*, 166(1): 295-301.

Stitt, M. 1991. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell & Environment*, 14: 741-762.

Thomas, S. C.; Bazzaz, F. A. 1996. Elevated CO₂ and leaf shape: are dandelions getting toothier? *American Journal of Botany*. 83(1):106-111.

Tikkanen, M.; Grieco, M.; Kangasjärvi, S.; Aro, E. M. 2010. Thylakoid protein phosphorylation in higher plant chloroplasts optimizes electron transfer under fluctuating light. *Plant Physiology*, 152(2): 723-735.

Tourneux, C.; Peltier, G. 1995. Effect of water deficit on photosynthetic oxygen exchange measured using ¹⁸O₂ and mass spectrometry in *Solanum tuberosum* L. leaf discs. *Planta*, 195(4): 570-577.

Vitousek, P. M.; Sanford, R. L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual review of Ecology and Systematics*, 17:137-167.

von Arx, G.; Archer, S. R.; Hughes, M. K. 2012. Long-term functional plasticity in plant hydraulic architecture in response to supplemental moisture. *Annals of Botany*, 109(6):1091-1100.

Wagner, F.; Rossi, V.; Stahl, C.; Bonal, D.; Herault, B. 2012. Water availability is the main climate driver of neotropical tree growth. *Plos One*, 7(4): e34074. doi:10.1371/journal.pone.0034074.

Way, D. A.; Oren, R.; Kroner, Y. 2015. The space-time continuum: the effects of elevated CO₂ and temperature on trees and the importance of scaling. *Plant, Cell & Environment*, 38(6): 991-1007.

Webber, A.N.; Nie, G.Y.; Long, S.P.1994. Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. *Photosynthesis Research*, 39:413-425.

Wilkinson, S.; Davies, W. J. 2002. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, cell & environment*, 25(2): 195-210.

Wolfe, D.W.; Gifford, R.M.; Hilbert, D.; Luo, Y. 1998. Integration of photosynthetic acclimation to CO₂ at the whole-plant level. *Global Change Biology*, 4: 879-893.

Woodrow, I. E.; Berry, J. A. 1988. Enzymatic regulation of photosynthetic CO₂, fixation in C₃ plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 39(1): 533-594.

APÊNDICES



Figura 1. Fotos representativas de andiroba jovens (*Carapa surinamensis*) submetidas a dois ambientes de CO₂ (400 e 700 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo - CC) ao final do período experimental (163 dias). **T1:** 400 ppm de CO₂ e 100% CC; **T2:** 400 ppm de CO₂ e 50% CC; **T3:** 700 ppm de CO₂ e 100% CC; **T4:** 700 ppm de CO₂ e 50% CC. Os retângulos indicam a altura no início do experimento e as setas a altura final. Referência de tamanho mostrada nas fotos: régua de 1m de comprimento.

Tabela 1. Resultados das análises de variância (ANOVAs) dos dados do Capítulo I mostrando grau de liberdade (gl), F (de Fisher), significância das variáveis (p) e diferença mínima significativa (Fisher-LSD) para *Carapa surinamensis* em resposta aos tratamentos (trat.): regimes hídricos (H₂O; 100 e 50% da capacidade de campo) e níveis de CO₂ (CO₂; 400 e 700 ppm). *

Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	F (p)	LSD	Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	F (p)	LSD
A (400 ppm)				g_s (400 ppm)			
H ₂ O	1/16	26,485 (<0,001)	0,653	H ₂ O	1/16	12,894 (0,002)	0,0244
CO ₂	1/16	16,142 (<0,001)	0,653	CO ₂	1/16	11,856 (0,003)	0,0244
H ₂ O x CO ₂	1/16	4,785 (0,044)	0,923	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,0210 (0,887)	0,0345
A_{max}				g_s			
H ₂ O	1/16	11,256 (0,004)	1,004	H ₂ O	1/16	46,157 (<0,001)	0,00827
CO ₂	1/16	201,125 (<0,001)	1,004	CO ₂	1/16	6,765 (0,019)	0,00827
H ₂ O x CO ₂	1/16	12,786 (0,003)	1,420	H ₂ O x CO ₂	1/16	42,690 (<0,001)	0,0117
A_{pot}				J_{max}			
H ₂ O	1/16	17,996 (<0,001)	1,004	H ₂ O	1/16	9,128 (0,008)	3,595
CO ₂	1/16	0,169 (0,687)	1,004	CO ₂	1/16	6,778 (0,019)	3,595
H ₂ O x CO ₂	1/16	6,411 (0,022)	1,420	H ₂ O x CO ₂	1/16	2,680 (0,121)	5,084
E (400 ppm)				NPQ			
H ₂ O	1/16	11,493 (0,004)	0,278	H ₂ O	1/15	1,583 (0,228)	0,413
CO ₂	1/16	5,629 (0,031)	0,278	CO ₂	1/15	20,738 (<0,001)	0,413
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,931 (0,349)	0,393	H ₂ O x CO ₂	1/15	2,482 (0,136)	0,601
E				Log₁₀ R_D			
H ₂ O	1/16	17,545 (<0,001)	0,146	H ₂ O	1/16	1,826 (0,195)	0,0581
CO ₂	1/16	8,078 (0,012)	0,146	CO ₂	1/16	1,418 (0,251)	0,0581
H ₂ O x CO ₂	1/16	23,343 (<0,001)	0,207	H ₂ O x CO ₂	1/16	7,241 (0,016)	0,0822
EIUA				V_{cmax}			
H ₂ O	1/16	18,105 (<0,001)	8,708	H ₂ O	1/16	5,137 (0,038)	2,266
CO ₂	1/16	171,773 (<0,001)	8,708	CO ₂	1/16	30,182 (<0,001)	2,266
H ₂ O x CO ₂	1/16	12,969 (0,002)	12,315	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,209 (0,654)	3,204
ETR				Ψ_f (06h)			
H ₂ O	1/14	32,509 (<0,001)	3,170	H ₂ O	1/16	264,229 (<0,001)	0,0177
CO ₂	1/14	1,506 (0,240)	3,170	CO ₂	1/16	16,514 (<0,001)	0,0177
H ₂ O x CO ₂	1/14	0,0670 (0,800)	4,483	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,914 (0,353)	0,0251

Tabela 1. Continuação

Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	F (p)	LSD	Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	F (p)	LSD
EUA				Ψ_f (12h)			
H ₂ O	1/16	0,709 (0,412)	0,942	H ₂ O	1/16	5,088 (0,038)	0,0564
CO ₂	1/16	65,182 (< 0,001)	0,942	CO ₂	1/16	88,339 (< 0,001)	0,0564
H ₂ O x CO ₂	1/16	3,660 (0,074)	1,332	H ₂ O x CO ₂	1/16	14,134 (0,002)	0,0797
F_v/F_m				Φ_{FSII}			
H ₂ O	1/16	1,267 (0,277)		H ₂ O	1/14	32,509 (< 0,001)	0,0321
CO ₂	1/16	4,489 (0,050)		CO ₂	1/14	1,506 (0,240)	0,0321
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,000300 (0,986)		H ₂ O x CO ₂	1/14	0,0670 (0,800)	0,0454

*Resultados estatisticamente significativos são mostrados em negrito

$A_{(400\text{ ppm})}$: Fotossíntese em 400 ppm de CO₂; A_{max} : Fotossíntese máxima; A_{pot} : Fotossíntese potencial; $E_{(400\text{ ppm})}$: Transpiração em 400 ppm de CO₂; E : Transpiração; E_{IUA} : Eficiência intrínseca no uso da água; E_{TR} : Taxa de transporte de elétrons; EUA : Eficiência no uso da água; F_v/F_m : Rendimento quântico máximo do fotossistema II; $g_s_{(400\text{ ppm})}$: Condutância estomática em 400 ppm de CO₂; g_s : Condutância estomática; J_{max} : Taxa de transporte de elétrons; NPQ : Dissipação não fotoquímica; R_D : Respiração no escuro; V_{cmax} : Velocidade máxima de carboxilação da Rubisco; Ψ_f (06h): Potencial hídrico foliar antemanhã; Ψ_f (12h): Potencial hídrico foliar ao meio dia; Φ_{FSII} : Rendimento quântico efetivo do fotossistema II.

Tabela 2. Resultados das análises de variância (ANOVAs) dos dados do Capítulo II mostrando grau de liberdade (gl), *F* (de Fisher), significância das variáveis (*p*) e diferença mínima significativa (Fisher-LSD) para *Carapa surinamensis* em resposta aos tratamentos (trat.): regimes hídricos (H₂O; 100 e 50% da capacidade de campo) e níveis de CO₂ (CO₂; 400 e 700 ppm). *

Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	<i>F</i> (<i>p</i>)	LSD	Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	<i>F</i> (<i>p</i>)	LSD
A				Log₁₀ MSF			
H ₂ O	1/16	25,323 (< 0,001)	7,309	H ₂ O	1/16	25,991 (< 0,001)	0,109
CO ₂	1/16	11,813 (0,003)	7,309	CO ₂	1/16	1,131 (0,303)	0,109
H ₂ O x CO ₂	1/16	3,079 (0,098)	10,337	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,191 (0,668)	0,154
AF				Log₁₀ MSR			
H ₂ O	1/16	25,898 (< 0,001)	2332,664	H ₂ O	1/16	4,592 (0,048)	0,163
CO ₂	1/16	0,224 (0,642)	2332,664	CO ₂	1/16	19,334 (< 0,001)	0,163
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,145 (0,709)	3298,885	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,00580 (0,940)	0,231
AFE				Log₁₀ MST			
H ₂ O	1/16	1,521 (0,235)	0,0993	H ₂ O	1/16	17,645 (< 0,001)	0,109
CO ₂	1/16	19,999 (< 0,001)	0,0993	CO ₂	1/16	9,027 (0,008)	0,109
H ₂ O x CO ₂	1/16	3,364 (0,085)	0,140	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,00253 (0,961)	0,153
AMC				NF			
H ₂ O	1/16	3,326 (0,087)		H ₂ O	1/16	20,901 (< 0,001)	1,716
CO ₂	1/16	1,460 (0,245)		CO ₂	1/16	60,595 (< 0,001)	1,716
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,352 (0,561)		H ₂ O x CO ₂	1/16	18,702 (< 0,001)	2,426
AMF				NFol			
H ₂ O	1/16	3,096 (0,098)	5,819	H ₂ O	1/16	18,376 (< 0,001)	15,479
CO ₂	1/16	13,078 (0,002)	5,819	CO ₂	1/16	8,832 (0,009)	15,479
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,317 (0,581)	8,230	H ₂ O x CO ₂	1/16	4,053 (0,061)	21,891
AMR				Razão PA/R			
H ₂ O	1/16	0,955 (0,343)	4,183	H ₂ O	1/16	2,308 (0,148)	0,988
CO ₂	1/16	16,455 (< 0,001)	4,183	CO ₂	1/16	26,208 (< 0,001)	0,988
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,0930 (0,764)	5,916	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,0000472 (0,995)	1,398
Log₁₀ CCA				TCA-a			
H ₂ O	1/16	55,134 (< 0,001)	0,120	H ₂ O	1/16	28,437 (< 0,001)	0,0448
CO ₂	1/16	17,059 (< 0,001)	0,120	CO ₂	1/16	9,547 (0,007)	0,0448
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,0385 (0,847)	0,170	H ₂ O x CO ₂	1/16	2,599 (0,126)	0,0634
Log₁₀ D				TCA-d			
H ₂ O	1/16	10,281 (0,006)		H ₂ O	1/16	10,018 (0,006)	0,00947
CO ₂	1/16	13,087 (0,002)		CO ₂	1/16	23,615 (< 0,001)	0,00947
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,00144 (0,970)		H ₂ O x CO ₂	1/16	0,0976 (0,759)	0,0134

Tabela 2. Continuação

Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	F (p)	LSD	Variável/ Trat.	gl (trat./ resíduo)	F (p)	LSD
<i>EUA_P</i>				<i>TMFol</i>			
H ₂ O	1/16	16,997 (< 0,001)	0,941	H ₂ O	1/15	22,347 (< 0,001)	23,250
CO ₂	1/16	195,624 (< 0,001)	0,941	CO ₂	1/15	17,122 (< 0,001)	23,250
H ₂ O x CO ₂	1/16	8,397 (0,010)	1,330	H ₂ O x CO ₂	1/15	2,641 (0,125)	31,899
<i>MFE</i>				<i>Log₁₀ Δ_{MST}</i>			
H ₂ O	1/16	0.855 (0.369)	0,0380	H ₂ O	1/16	19,343 (< 0,001)	0,148
CO ₂	1/16	17.095 (< 0,001)	0,0380	CO ₂	1/16	11,778 (0,003)	0,148
H ₂ O x CO ₂	1/16	2.470 (0.136)	0,0537	H ₂ O x CO ₂	1/16	0,0995 (0,756)	0,209
<i>MSC</i>							
H ₂ O	1/16	7,666 (0,014)	18,169				
CO ₂	1/16	5,896 (0,027)	18,169				
H ₂ O x CO ₂	1/16	0,234 (0,635)	25,694				

*Resultados estatisticamente significativos são mostrados em negrito

A: Altura; **AF:** Área foliar; **AFE:** Área foliar específica; **AMC:** Alocação de massa seca caulinar; **AMF:** Alocação de massa seca foliar; **AMR:** Alocação de massa seca radicular; **CCA:** Consumo cumulativo de água; **D:** Diâmetro; ***EUA_P***: Eficiência no uso da água da planta inteira; **MFE:** Massa foliar específica; **MSC:** Massa seca caulinar; **MSF:** Massa seca foliar; **MSR:** Massa seca radicular; **MST:** Massa seca total; **NF:** Número de folhas; **NFol:** Número de folíolos; **Razão PA/R:** Razão parte aérea/raiz; **TCA-a:** Taxa de crescimento absoluto em altura; **TCA-d:** Taxa de crescimento absoluto em diâmetro; **TMFol:** Tamanho médio foliolar; **Δ_{MST}:** Incremento em massa seca total.

ANEXOS



DIVISÃO DOS
CURSOS DE
PÓS-GRADUAÇÃO

AULA DE QUALIFICAÇÃO

PARECER



Aluna: Marcília Freitas de Oliveira
Curso: BOTÂNICA
Nível: Mestrado
Orientador: Ricardo Antonio Marengo (INPA)

Título

"Ecofisiologia de Plantas Jovens de Corapa Surinamensis Miq. Sob Diferentes Regimes Hídricos"

BANCA JULGADORA**TITULARES:**

MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO (UEA)
JAIR MAX FURTUNATO MAIA (UEA)
RONALDO RIBEIRO DE MORAIS (EMBRAPA)

SUPLENTES:

EDUARDO OSSAMU NAGAO (UFAM)
JOCHEN SCHONGART (INPA)

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO	(X) Aprovado () Reprovado	
JAIR MAX FURTUNATO MAIA	(X) Aprovado () Reprovado	
RONALDO RIBEIRO DE MORAIS	(X) Aprovado () Reprovado	
EDUARDO OSSAMU NAGAO	() Aprovado () Reprovado	
JOCHEN SCHONGART	() Aprovado () Reprovado	

Manaus (AM), 05 de Março de 2015.

OBS: _____

Dr. Michael John Gilbert Ripkin
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica
INPA - Manaus - AM, Brasil

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO DO INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA
Av. André Araújo, 2936 - Bairro: Azeiteiro - Caixa Postal: 2223 - CEP: 69080-971 - Manaus/AM
Fone/Fax: (+55) 92 3643-3119

Site: <http://pg.inpa.gov.br> e-mail: pbotanica@inpa.gov.br



GOVERNO FEDERAL
BRASIL
PÁTRIA EDUCADORA



**ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO
DE MESTRADO DE DISCENTE DO PROGRAMA
DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA
AMAZÔNIA**

Aos trinta dias do mês de março de 2016 às 09:00h, na sala de seminários da biblioteca do INPA Campus I, reuniu-se a comissão examinadora da defesa pública, composta pelos seguintes membros:, Dr. Eduardo Ossamu Nagao, da Universidade Federal do Amazonas -UFAM, Dra. Astrid de Oliveira Wittmann, da Universidade Federal do Amazonas -UFAM e Dr. Luiz Antônio Candido, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA, tendo como suplentes: Dr. Adriano J. Nogueira de Lima, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia -INPA e Dr. Jair Max Furtunato Maia, da Universidade do Estado do Amazonas – UEA. A defesa será presidida por um membro da banca indicado pelo CP, a fim de proceder a arguição pública da DISSERTAÇÃO DE MESTRADO, intitulada: “Crescimento e fotossíntese de *Carapa surinamensis* Miq. (Meliaceae) em resposta à elevada concentração de CO₂ e déficit hídrico”, da discente: **Marcília Freitas de Oliveira**, sob orientação: Dr. Ricardo Antonio Marenco (INPA). Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
EDUARDO OSSAMU NAGAO	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
ASTRID DE OLIVEIRA WITTMANN	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
LUIZ ANTONIO CANDIDO	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
ADRIANO J. NOGUEIRA LIMA	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
JAIR MAX FURTUNATO MAIA	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO

Manaus (AM), 30 de março de 2016.

OBS: Ampliar a discussão dos diferentes resultados encontrados, especialmente no que diz respeito aos objetivos de avaliar o comportamento de plantas frente as mudanças climáticas.

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.


Dr. Ricardo Antonio Marenco
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Botânica
INPA, Manaus, AM