INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA – INPA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA NO TROPICO ÚMIDO-PPGATU

Crescimento, fotossíntese e alocação de biomassa de sumaúma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, Malvaceae) em resposta ao estresse hídrico e elevada concentração de CO_2

ALEXANDRA MARIA FERREIRA SILVEIRA

Manaus - Amazonas

Fevereiro de 2020

ALEXANDRA MARIA FERREIRA SILVEIRA

Crescimento, fotossíntese e alocação de biomassa de sumaúma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, Malvaceae) em resposta ao estresse hídrico e elevada concentração de CO_2

Orientador: Dr. Ricardo Antonio Marenco

Dissertação apresentada ao Programa de Pós - graduação em Agricultura no Trópico Úmido do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA/MCT) como requisito para obtenção do título de Mestre.

Manaus - Amazonas

Fevereiro de 2020

INPA
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA
MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES E COMUNICAÇÕES
PÁTRIA AMADA BRASIL
GOVERNO FEDERAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA NO TRÓPICO ÚMIDO
OBS: FAVOR DEVOLVER ESTA LISTA À SECRETARIA DO PPG-ATU

Folha de aprovação

A Banca Julgadora, abaixo assinada,
aprova a Dissertação de Mestrado

TÍTULO: "CRESCIMENTO, FOTOSSÍNTESE E ALOCAÇÃO DE BIOMASSA DE SUMAÚMA (*Ceiba pentandra*) EM RESPOSTA AO ESTRESSE HÍDRICO E ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO_2"

AUTOR (A):

ALEXANDRA MARIA FERREIRA SILVEIRA

BANCA JULGADORA:

Dr. LUIZ ANTONIO DE OLIVEIRA (INPA)
(Membro)

Dra. NILVANDA DOS SANTOS MAGALHÃES PIMENTEL (INPA)
(Membro)

Dra. MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO (UEA)
(Membro)

Manaus, 27 de fevereiro de 2020

INPA
INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA

MINISTÉRIO DA CIÊNCIA, TECNOLOGIA, INOVAÇÕES E COMUNICAÇÕES

PÁTRIA AMADA BRASIL
GOVERNO FEDERAL

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA NO TRÓPICO ÚMIDO

DEFESA PÚBLICA DE DISSERTAÇÃO

Ata da Defesa Presencial de Dissertação de Mestrado de ALEXANDRA MARIA FERREIRA SILVEIRA, aluno (a) do Programa de Pós-Graduação *Stricto Sensu* em Agricultura no Trópico Úmido, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, realizada no dia 27 de fevereiro de 2020.

Aos 27 dia do mês de fevereiro de 2020, às 08h30, na Sala de Aula do PPG-ATU, Campus III, INPA-V8, realizou-se a Defesa Pública da Dissertação de Mestrado, intitulada: **"CRESCIMENTO, FOTOSSÍNTESE E ALOCAÇÃO DE BIOMASSA DE SUMAÚMA (*Ceiba pentandra*) EM RESPOSTA AO ESTRESSE HÍDRICO E ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO_2",** do (a) aluno (a) ALEXANDRA MARIA FERREIRA SILVEIRA, sob a orientação do (a) Prof(a). Dr (a) Ricardo Antônio Marenco (INPA), em conformidade com o Artigo 52 do Regimento Geral da Pós-Graduação do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (MCTI-INPA) e Artigo 60 do Regimento Interno do PPG-ATU como parte de suas atividades para conclusão e obtenção do título de ***"MESTRE EM AGRICULTURA NO TRÓPICO ÚMIDO"***. A **Banca Examinadora** foi constituída pelos seguintes membros: **LUIZ ANTONIO DE OLIVEIRA (INPA), NILVANDA DOS SANTOS MAGALHÃES PIMENTEL (INPA), MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO (UEA).**
O Presidente da Banca Examinadora deu início à sessão, convidando os membros e o (a) Mestrando (a) a tomarem seus lugares. Em seguida, O Sr. Presidente informou sobre o procedimento do exame. A palavra foi facultada ao (a) Mestrando (a) para apresentar uma síntese do seu estudo e responder às perguntas formuladas pelos membros da Banca Examinadora. Após a apresentação e arguição pelos membros da Banca Examinadora esta decidiu por .....Aprovam..... **O Certificado de conclusão do Curso de mestrado e o Diploma o aluno receberá somente o título após cumprir as exigências do Art. 54 do Regulamento Geral dos programas de Pós-Graduação *Stricto Sensu* datado de 29 de fevereiro de 2008.** Serão conferidos ao (a) aluno (a) após a apresentação, um prazo máximo de 30 (trinta) dias após a Defesa da versão definitiva contendo as modificações sugeridas pela Banca e impressa em 02 (duas) cópias e 1 (uma) cópia em meio digital (arquivo preferencialmente em .pdf, que inclua todo o texto, figuras e outras matérias que fazem parte da dissertação). Nada mais havendo, a sessão foi encerrada, foi lavrada a presente Ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Banca Examinadora.

BANCA EXAMINADORA:

Nome	Parecer	Assinatura
LUIZ ANTONIO DE OLIVEIRA	(X) Aprovado ( ) Reprovado	
NILVANDA DOS SANTOS MAGALHÃES PIMENTEL	(X) Aprovado ( ) Reprovado	
MARIA ASTRID ROCHA LIBERATO	(X) Aprovado ( ) Reprovado	

(X) com *"Distinção"* ( ) com *"Distinção e Louvor"*

Manaus (AM), 27 de fevereiro de 2020.

Obs.:

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRICULTURA NO TRÓPICO ÚMIDO – PPG ATU
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA
Av. André Araújo, nº 2936 – Bairro: Petrópolis - Manaus/AM - CEP: 69.067-375
Fone: (92) 3643-1844
Site: http://pg.inpa.gov.br e-mail: ppgatu@gmail.com

587c Silveira, Alexandra Maria Ferreira
Crescimento, fotossíntese e alocação de biomassa de sumaúma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, Malvaceae) em resposta ao estresse hídrico e elevada concentração de CO2 / Alexandra Maria Ferreira Silveira; orientador Ricardo A. Marenco. -- Manaus: [s.l], 2020.
62 f.

Dissertação (Mestrado - Programa de Pós Graduação em Agricultura do Trópico Úmido) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação, INPA, 2020.

1. Estresse hídrico. 2. Biomassa. 3. Fotossíntese.

CDD: 630

Sinopse

Foi avaliado o comportamento ecofisiológico de mudas de *Ceiba pentandra* em respostas ao CO_2 elevado e déficit hídrico do solo. As mudas de *C. pentandra* submetidas sob o enriquecimento com dióxido de carbono não experimentaram o efeito da aclimatação da fotossíntese. O aumento do dióxido de carbono causou a redução da condutância estomática e consequentemente uma maior eficiência no uso da água da planta inteira (*EUA*p). Esse efeito do aumento da eficiência no uso da água pode contribuir para a sobrevivência de plantas no futuro, pois modelos climáticos prevêem eventos de secas para Amazônia. As plantas sob déficit hídrico do solo tiveram menor crescimento, produção de biomassa bem como menor área foliar, por outro lado tiveram maior eficiência no uso da água da planta inteira. Esses resultados mostram o potencial de *C. pentandra* de ajustar sua morfologia e fisiologia para suportar o déficit hídrico do solo e altas concentrações de CO_2 prevista em escala global.

Dedico esta dissertação aos meus pais João Bosco (*In memoriam*) e Maria Virgínia que são meus exemplos de perseverança, dedicação, parceria e ética.

DEDICO

Agradecimentos

Primeiramente a Deus por sempre estar presente na minha vida.

Aos meus pais, por me terem dado educação e valores. A meu pai (*in memoriam*), que onde quer que esteja estará sempre torcendo mim. Pai, minha eterna gratidão. A minha mãe, que sempre me guiou pelo melhor caminho e sempre incentivando a estudar. A vocês que, muitas vezes, renunciaram aos seus sonhos para que eu pudesse realizar o meu, partilho a alegria deste momento.

A todos os meus familiares, amigos, avó, irmãos, primos, tios, e sobrinhos. Não citarei nomes, para não me esquecer de ninguém. Mas agradeço a todos pelo apoio e pelos bons momentos compartilhados.

Ao meu Noivo Gerson, por todo amor, companheirismo, compreensão e colaboração, muito obrigada por ter estado ao meu lado nessa fase importante da minha vida.

Aos colegas do Laboratório de Ecofisiologia de Árvores, Saul, Valdir, Mikael e Juliana que me ajudaram na realização deste projeto. Em especial a Marcilia Freitas, por todo apoio, paciência, amizade e colaboração neste projeto.

Aos amigos do PDBFF/INPA por todo incentivo, apoio, carinho e amizade.

A minha amiga Isabela Andrade que sempre esteve ao meu lado em vários momentos da minha vida.

Ao laboratório Temático de solos e Plantas (LTSP) e Laboratório de Fitopatologia do INPA por ceder o espaço para a realização de análises.

Ao meu orientador Dr. Ricardo A. Marenco por todo apoio e conhecimento compartilhado.

Ao Instituto Nacional de Pesquisas na Amazônia – INPA por ter disponibilizado suas dependências.

Ao programa de Pós- Graduação Agricultura no Trópico Úmido – ATU e a todos os professores e colegas do curso pelos mementos compartilhado durante o período do curso.

Á Fundação Nacional de Pesquisas da Amazônia – FAPEAM pela concessão da bolsa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pelo apoio a pesquisa.

A todos minha eterna gratidão!

“A persistência é o menor caminho do êxito”

Charles Chaplin

Crescimento, fotossíntese e alocação de biomassa de sumaúma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, Malvaceae) em resposta ao estresse hídrico e elevada concentração de CO_2

Resumo

Modelos climáticos prevêem períodos de secas prolongadas e altas concentrações de CO_2 atmosférico para algumas partes da Amazônia, porém, não se sabe ao certo como as árvores da Amazônia responderão a essas mudanças, visto que a maioria dos estudos concentra-se em área de florestas temperadas. Portanto, o objetivo deste estudo foi entender como o efeito do CO_2 elevado e do estresse hídrico afetam a fotossíntese, crescimento e produção de biomassa da sumaúma (*Ceiba pentandra*). Os tratamentos foram conduzidos em dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos (100 e 50% da capacidade de campo), ficando nos tratamentos por 138 dias. Foram medidas fluorescência da clorofila, fotossíntese (máxima e potencial) e condutância estomática. Também foram mensurados os parâmetros de crescimento em altura e diâmetro, área foliar, biomassa e eficiência no uso da água da planta inteira. Para as plantas sob CO_2 elevado não foi verificado aclimatação da fotossíntese, sendo que esse resultado poderá causar um efeito positivo em relação às taxas fotossintéticas, visto que a alta concentração de dióxido de carbono melhorou a eficiência no uso da água da planta inteira, indicando que a elevada concentração de CO_2 amenizou o efeito do estresse hídrico. As plantas sob condição de déficit hídrico tiveram menor biomassa, condutância estomática, transpiração e área foliar. Esses resultados mostram que as plantas foram capazes de sobreviver muito bem em qualquer um dos tratamentos.

Palavras-chave: trocas gasosas, estresse hídrico, área foliar.

Growth, photosynthesis and biomass allocation of kapok (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, Malvaceae) in response to water stress and high CO_2 concentration

Abstract

Climate models forecast prolonged droughts for some parts of the Amazon, and it isunclear how Amazonian trees will respond to water stress and to the increase in CO_2 concentration. The aim of this study was to evaluate the effect of elevated CO_2 and water stress on photosynthetic rates, growth and biomass production of *Ceiba pentandra*. The treatments were undergone under two CO_2 levels (400 and 800 ppm) and two water regimes (50 and 100% of field capacity). The plants were submitted to the treatments for 138 days. Chlorophyll fluorescence, photosynthesis (maximum and potential) and stomatal conductance were measured. Radial growth, height growth, leaf area production, biomass and water use efficiency of the whole plant were also measured. In comparison to plants grown at ambient CO_2 concentration, photosynthetic rates, biomass production, radial growth and water use efficiency were higher in plants submitted to elevated CO_2 concentration. With respect to the water regime, there was a reduction in photosynthesis, stomatal conductance and transpiration under water stress. The CO_2 enriched environment led to an increase in photosynthetic rates, but there was no acclimation of photosynthesis under elevated CO_2. Plants under water stress showed a reduction in leaf area and growth rates, while they had greater water use efficiency when compared to those grown under 100% of field capacity.

Keywords: gas exchange, water stress, leaf area.

Sumário

1 INTRODUÇÃO 18
2 OBJETIVOS 20
2.1 Objetivo Geral: 20
2.2 Objetivos Específicos: 20
3 REFERÊNCIAL TEÓRICO 21
3.1 Fotossíntese 21
3.2 Fatores que afetam a fotossíntese 21
3.3 Disponibilidade de água 21
3.4 Efeito da temperatura no desenvolvimento da planta 22
3.5 Concentração de CO_2. 22
3.6 Déficit Hídrico 23
3.7 Aspectos morfológicos em resposta ao déficit hídrico 23
3.8 Ecofisiologia vegetal em resposta a deficiência hídrico 23
3.9 Capacidade de campo 24
4 MATERIAL E MÉTODOS 26
4.1 Local do experimento 26
4.2 Material vegetal e condução dos experimentos 26
4.3 Condições ambientais durante o período experimental 27
4.3.1 Casa de vegetação 27
4.3.2 Câmara de crescimento 27
4.4 Determinação da capacidade de campo e potencial hídrico foliar 28
4.5 Avaliações de crescimento e características foliares 29
4.6 Mensuração de biomassa e eficiência no uso da água da planta inteira 30
4.7 Mensuração das trocas gasosas 31
4.8 Mensuração da fluorescência da clorofila *a* 33
4.9 Determinação do conteúdo de clorofilas e carotenóides 33
4.10 Determinação dos Carboidratos 34
4.11 Determinação do teor de Nitrogênio foliar 34
4.12 Delineamento experimental e análise estatística 35
5 RESULTADOS 36
5.1 Potencial hídrico foliar (Ψ_f) 36
5.2 Fluorescência da clorofila, avaliações de crescimento e características foliares 36
5.3 Trocas gasosas 38
5.4 Clorofilas e carotenoides 39
5.5 Carboidratos foliares 42
5.6 Massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE), incremento em massa seca total (Δ_{MST}), taxa de crescimento relativo (TCR), área foliar (AF) e nitrogênio foliar (N_{foliar}) 44
5.7 Consumo cumulativo de água (CCA), consumo de água por área foliar (CA) e eficiência do uso da água da planta inteira (EUAp) 44
6 DISCUSSÃO 46
6.1 Potencial hídrico foliar 46
6.2 Fluorescência da clorofila *a* 46
6.3 Crescimento, características foliares e conteúdo relativo de água foliar (CRA) 46

6.4 Trocas gasosas 47
6.5 Pigmentos cloroplastídicos 48
6.6 Carboidratos foliares 49
6.7 Nitrogênio foliar 50
6.8 Massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE) incremento em massa seca total (Δ_{MST}), taxa de crescimento relativo (TCR) e área foliar (AF) 50
6.9 Consumo cumulativo de água (CCA), consumo de água por área foliar (CA) e eficiência do uso da água da planta inteira (EUAp) 51
7 CONCLUSÃO 52
8 REFERÊNCIASBIBLIOGRÁFICAS 53
9 APÊNDICES 61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Potencial hídrico foliar (**Ψ_f**), rendimento quântico máximo do FSII (**F_v/F_m**), taxa de crescimento absoluto em altura (**TCA-a**) e em diâmetro (**TCA-d**), número de folhas e folíolos e conteúdo relativo de água foliar (**CRA**) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC.

Tabela 2. Teor relativo de clorofila (SPAD), Carotenoides (Car), Clorofila *a* (Chl-*a*), clorofila *b* (Chl-*b*), clorofila total (Chl-total), razão clorofila *a* e clorofila *b* (Razão chl*a*/*b*), razão clorofila total e carotenoides (Razão chl/car) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC.

Tabela 3. Respiração no escuro (**R_D**), Eficiência no uso da água (**EUA**) e eficiência intrínseca no uso da água (**EIUA**), glicose, amido, massa foliar específica (**MFE**), incremento em massa seca total (**Δ_{MST}**) consumo cumulativo de água (**CCA**) e consumo de água (**CA**) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC.

APÊNDICE

Tabela 1. Valores de *F* (com valores de *p* entre parênteses) para o efeito das concentrações de CO (CO_2) e dos regimes hídricos (água) sobre os parâmetros avaliados.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mudas de *Ceiba pentandra* submetidas aos seguintes tratamentos: dois níveis de CO_2 atmosférico (400 ppm e 800 ppm) e dois regimes hídricos (100% e 50% da capacidade de campo – CC).

Figura 2. (A) Determinação da capacidade de campo. **(B)** Pesagem para verificação da quantidade de água consumida pelas plantas. **(C)** Folhas de *Ceiba pentadra* em câmara de pressão tipo Scholander.

Figura 3. Medidor de área foliar (LI-3050, Li-Cor, NE, EUA).

Figura 4. Analisador de gás infravermelho - IRGA (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, EUA).

Figura 5. Mensuração da fluorescência da clorofila com fluorômetro portátil modulado (PAM-2500, WalzGmbH, Effeltrich, Alemanha).

Figura 6. (**A**) Fotossíntese ($\boldsymbol{A}_{\mathbf{max}}$), (**B**) condutância estomática determinada em condição de luz saturante ($\boldsymbol{g}_{\mathbf{s}}$), (**C**) concentração intercelular de CO_2 ($\boldsymbol{C}_{\mathbf{imax}}$) e (**D**) transpiração determinada em condição de luz saturante (***E***) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC. As barras indicam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4.

Figura 7. (A) Fotossíntese potencial ($\boldsymbol{A}_{\mathbf{pot}}$), (**B**) condutância potencial ($\boldsymbol{g}_{\mathbf{spot}}$), (**C**) taxa máxima de carboxilação da Rubisco ($\boldsymbol{V}_{\mathbf{cmax25}}$) e **(D)** taxa de transporte de elétrons ($\boldsymbol{J}_{\mathbf{max25}}$) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). As barras indicam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4.

Figura 8. (**A**) Carboidratos não estruturais (**CNE**), (**B**) taxa de crescimento relativo (**TCR**), (**C**) área foliar (**AF**) e (**D**) eficiência no uso da água ($\mathbf{EUA_p}$) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e

50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). As barras indicam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4.

APÊNDICE

Figura 1. Fotos representativas das mudas de *Ceiba pentandra* submetidas aos seguintes tratamentos: **T1**- (400 ppm de CO_2 e 100% da capacidade de campo - CC),**T2**- (400 ppm de CO_2 e 50% da capacidade de campo - CC);**T3**- (800 ppm de CO_2 e 100% da capacidade de campo - CC **T4**- (800 ppm de CO_2 e 50% da capacidade de campo – CC). As fotos são do final do período experimental (138 dias), as setas indicam a altura no início do experimento.

LISTA DE SÍMBOLOS E ABREVIAÇÕES

A: Altura

AF: Área foliar

AFE: Área foliar específica

$\boldsymbol{A}_{\mathbf{max}}$: Fotossíntese máxima

$\boldsymbol{A}_{\mathbf{pot}}$: Fotossíntese potencial

CA: Consumo de água

Car: Carotenoides

CC: Capacidade de campo

CCA: Consumo cumulativo de água

Chl-*a*: Clorofila *a*

Chl-*b*: Clorofila *b*

Chl-total: Clorofila total

$\boldsymbol{C}_{\mathbf{i}}$: Concentração de CO_2 intercelular

CNE: Carboidratos não estruturais

CRA: Conteúdo relativo de água foliar

D: Diâmetro

E: Transpiração determinada em condição de luz saturante

$\boldsymbol{E}_{\mathbf{pot}}$**:** Transpiração potencial

EIUA: Eficiência intrínseca no uso da água

EUA: Eficiência no uso da água

EUAp: Eficiência no uso da água da planta inteira

FSII: Fotossistema II

$\mathbf{F_v/F_m}$: Rendimento quântico máximo do fotossistema II

$\boldsymbol{g}_{\mathbf{s}}$: Condutância estomática determinada em condição de luz saturante

$\boldsymbol{g}_{\mathbf{spot}}$: Condutância estomática potencial

IRGA: Analisador de gás infravermelho

$\boldsymbol{J}_{\mathbf{max}}$: 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

N_{foliar}: Nitrogênio foliar

ppm: Partes por milhão

Razão chl *a*/*b*: Razão clorofila a e clorofila b

Razão chl/car: Razão clorofila total e carotenoides

RD: Respiração no escuro

SPAD: Medidor de clorofila

TCA-a: Taxa de crescimento absoluto em altura

TCA-d: Taxa de crescimento absoluto em diâmetro

TCR: Taxa de crescimento relativo

TMFol: Tamanho médio foliolar

V_{cmax}: Taxa máxima de carboxilação da Rubisco

ΔMST: Incremento em massa seca total

Ψ_f (06h): Potencial hídrico foliar medido às 06h;

Ψ_f (12h): Potencial hídrico foliar ao meio dia

[CO_2]: Concentração de dióxido de carbono

1 INTRODUÇÃO

A floresta Amazônica concentra cerca de 30% de toda biodiversidade mundial (Dirzo e Raven 2003), além disso, tem um importante papel no ciclo do carbono (Saatchi *et al.* 2011) e da água, sendo responsável de reciclar por transpiração cerca de 50% da precipitação total da região amazônica (Salati e Vose 1984).

Apesar de a floresta Amazônica ter uma enorme importância, poucos estudos têm sido feitos para acompanhar o efeito do aumento na concentração de CO_2 atmosférico e do déficit hídrico em espécies nativas dessa floresta (Cernusak *et al.* 2013). Estudos prognosticam que a concentração atmosférica de CO_2 possa atingir 800 ppm até o final do século XXI (Bellasio *et al.* 2018). Esse aumento, acompanhado de outros gases do efeito estufa oriundos da queima de combustíveis fósseis, do desmatamento das florestas e das queimadas, poderá elevar a temperatura global de 1,4 a 5,0 °C (IPCC 2013). Além disso, pode causar modificações nos padrões de precipitação nos próximos 100 anos, levando ao aumento do déficit hídrico no solo em áreas extensas do planeta (Baker *et al.* 1997, Naumburg *et al.* 2004). Modelos climáticos prevêem aumento na precipitação, e que esse fenômeno poderá causar longos períodos de seca na região (IPCC 2007), podendo afetar a produtividade de várias culturas.

Segundo Reddy *et al.* (2004), a seca é um dos principais entraves da produtividade agrícola mundial. Isso ocorre porque à medida que o solo se torna mais seco, a planta torna-se menos hidratada provocando um déficit hídrico que pode causar inibição do crescimento (Taiz e Zieger 2013). Outro efeito das plantas sob condições de baixa disponibilidade hídrica no solo é a diminuição da condutância estomática (g_s) que usa essa estratégia para limitar a perda de água via transpiração foliar (Wilkinson e Davies 2002). Por outro lado, essa resposta pode também restringir a difusão de CO_2 para o mesofilo e consequentemente diminuir as taxas fotossintéticas (Kramer e Boyer 1995). Vale lembrar que as respostas das plantas ao déficit hídrico podem variar de acordo com a espécie, idade, estágio de desenvolvimento, intensidade e duração da condição de estresse (Bray 1997).

A resposta mais comum observada no enriquecimento de CO_2 é um aumento nas taxas fotossintéticas (Ainsworth e Rogers 2007, Way *et al.* 2015). Em geral, o CO_2 elevado promove aumentos na taxa fotossintética, no crescimento, acúmulo de biomassa e na eficiência no uso da água (*EUA*), como também pode causar a diminuição da condutância

estomática e da taxa de transpiração (Körner 2006; Leakey *et al.* 2012). Esse incremento na fotossíntese é conseqüência da atividade da Rubisco que é a enzima mais abundante na natureza (Ellis 1979) que constitui a aproximadamente 50% das proteínas de uma folha (Andersson e Backlund 2008). Alem disso, é a principal catalizadora nas reações de assimilação de CO_2 atmosférico pelas plantas através da carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (Stitt 1991).

Diante do papel crítico das florestas tropicais, em especial a Amazônia sob a escassez de dados experimentais disponíveis, torna experimentos de enriquecimento de CO_2 e a disponibilidade hídrica no solo em espécies florestais da Amazônia, uma prioridade em pesquisas sobre as alterações climáticas. Nesse sentido, a espécie escolhida foi sumaúma, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn, ocorre em toda Bacia Amazônica (Santos 2002), na América Central e do Sul (Neves 1999). A sumaúma é uma árvore de grande porte, podendo atingir até 50 m de altura e 2 m de diâmetro, apresentando amplas sapopemas basais, com 80 a 160 cm de diâmetro. Conhecida por vários outros nomes, sendo alguns deles: Paina, Algodoeiro, Arvore da seda, Mafumeira, Malpanka, Ocá (Lorenzi 2002) e dentre muitos outros, dependendo da região onde se encontra.

Além disso, é uma espécie que tem grande potencial na produção de laminas de compensados, caixas, brinquedos e barris (Lorenzo 2002). Os frutos servem de alimentação para animais e as fibras servem para preenchimento de travesseiros. As sementes são comestíveis e pode se extrair um óleo essencial, muito utilizado para iluminação e fabricação de sabão. Na medicina popular é muito utilizada por indígenas para tratar malária, diabetes, cólicas e conjuntivites (Santos 2002), talvez por possuir tantas qualidades, esta árvore é considerada por algumas culturas como a "árvore da vida".

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral:

Entender o comportamento ecofisiológico de mudas de *Ceiba pentandra* em respostas ao CO_2 elevado e déficit hídrico do solo.

2.2 Objetivos Específicos:

- Determinar como o CO_2 elevado e o déficit hídrico moderado afetam a fotossíntese.
- Avaliar como o CO_2 elevado e o déficit hídrico afetam os parâmetros de fluorescência da clorofila.
- Determinar como CO_2 elevado e déficit hídrico afetam o crescimento e produção de biomassa.
- Entender como o enriquecimento com CO_2 e o déficit hídrico influenciam na eficiência no uso da água da planta.

3 REFERÊNCIAL TEÓRICO

3.1 Fotossíntese

A fotossíntese é um processo fisiológico que a planta realiza nos tecidos clorofilados para obter substâncias orgânicas (por exemplo, a glicose) a partir de substâncias inorgânicas (H_2O e CO_2), tendo como fonte de energia a luz solar. Neste processo a planta utiliza a energia solar para oxidar a água e durante o processo libera o oxigênio, e para reduzir o dióxido de carbono, produz grandes compostos carbonados, como os açúcares (Taiz *et al*. 2017).

Esse processo é de grande importância, pois a partir da energia contida nos vegetais que todos os outros seres vivos podem obter alimento e se desenvolver na Terra (Lopes e Lima 2015), com exceções as bactérias quimiossintetizadoras que utilizam outro mecanismo para obter energia (Marenco e Lopes 2009). Já em plantas superiores, o mesofilo das folhas é tecido fotossintetizador mais ativo, pois possui cloroplastos, que são organelas ricas em pigmentos clorofílicos especializados na absorção de luz (Marenco e Lopes 2009).

3.2 Fatores que afetam a fotossíntese

Há vários fatores intrínsecos e extrínsecos que influenciam o processo fotossintético, dentre os fatores extrínsecos temos a luz (qualidade, densidade do fluxo e duração), CO_2, temperatura, oxigênio, disponibilidade de água e nutriente (Lopes e Lima 2015). Já os fatores intrínsecos, podemos citar a espessura da lâmina foliar, teor de clorofila, idade da folha e em algumas plantas ritmos endógenos associados ao funcionamento celular. Portanto, folhas em fase inicial de crescimento ou em fase de senescência têm taxas menores de fotossíntese do que folhas maduras completamente expandidas (Marenco *et al.* 2014).

3.3 Disponibilidade de água

A fotossíntese e o crescimento das plantas são influenciados pela disponibilidade de água (Oliveira e Marenco 2019). Nas plantas, a perda de água via transpiração é regida principalmente por fatores climáticos, mecanismos fisiológicos, déficit de água no solo e resistências encontradas no sistema solo-planta-atmosfera (Leite 1996). Quando o estresse hídrico é prolongado, ocorre o aumento da taxa de degradação da clorofila (Mafakheri *et al.* 2010) e possivelmente estimula a senescência precoce de folhas. Contudo, o efeito imediato do estresse hídrico é causar o fechamento dos estômatos (Loreto *et al.* 2003) e redução na

condutância do mesofilo (Flexas *et al.* 2012). Diante disso, a fotossíntese é reduzida mesmo tendo água no solo por causa do fechamento dos estômatos (Larcher 2006).

3.4 Efeito da temperatura no desenvolvimento da planta

Atualmente, o aumento na temperatura sobre o planeta Terra tem sido um dos temas mais debatidos no meio científico nos últimos anos, incluindo o efeito do aumento da temperatura nos diferentes tipos de florestas, no balanço de carbono, e na produtividade de culturas agrícolas (Feeley *et al.* 2007; Kim *et al.* 2007).

Esse aumento da temperatura exerce grande influência nos processos fisiológicos da planta, dentre os quais a fotossíntese é considerada um dos processos mais sensíveis ao aumento da temperatura (Wahid *et al.* 2007). Um melhor entendimento da resposta da fotossíntese ao aumento da temperatura em diferentes espécies e sob diferentes condições ambientais poderá contribuir para prever as potenciais mudanças na composição de espécies e no balanço de carbono de diferentes ecossistemas florestais diante do aquecimento global (Marenco e Lopes 2009).

Porém, sob elevada temperatura, as reações enzimáticas das plantas podem ser severamente inibidas. Além disso, altas temperaturas favorecem o fechamento dos estômatos e, posteriormente, a redução na evaporação, influenciando também na fotorrespiração com o déficit de pressão vapor (DPV) (Costa e Foley 2000).

3.5 Concentração de CO_2.

Atualmente, no cenário ambiental, o enriquecimento da atmosfera com CO_2, produto das atividades antropogênicas, tem se revelado particularmente importante para o crescimento vegetal, como também em eventuais mudanças na temperatura e nos padrões de precipitação e do clima global em geral (IPCC 2013). Portanto, quando a planta recebe luz adequada e altas concentrações de CO_2, sustentam taxas fotossintéticas elevadas, enquanto que sob concentrações intercelulares de CO_2 muito baixas, a fotossíntese é limitada. Porém, nas condições em que as concentrações são intermediárias, a fotossíntese é limitada pela capacidade da carboxilação da rubisco. No entanto, quando as concentrações de CO_2 são elevadas, a fotossíntese é limitada pela capacidade do ciclo de Calvin de regenerar a molécula

aceptora ribulose-1,5-bisfosfato que depende da taxa de transporte de elétrons (Taiz *et al*. 2017).

3.6 Déficit Hídrico

De acordo com Taiz e Zeiger (2013), o déficit hídrico é quando o conteúdo de água de um tecido ou célula está em uma quantidade inferior ao mais alto exibido no estado de maior hidratação.

O déficit hídrico ocorre quando a taxa de transpiração excede a absorção de água, tornando um componente de vários estresses diferentes como exemplo a seca. As respostas das plantas ao déficit hídrico são dependentes da taxa de perda de água e a duração da condição sob estresse e pode variar de acordo com a espécie, a idade e o estádio de desenvolvimento da planta. Essas respostas podem se manifestar na morfologia e fisiologia vegetal (Kramer e Boyer 1995; Bray 1997).

3.7 Aspectos morfológicos em resposta ao déficit hídrico

A deficiência hídrica provoca alterações no comportamento vegetal cuja irreversibilidade dependera do genótipo, da duração, da severidade e do estágio de desenvolvimento da planta (Taiz *et al*. 2017), causando assim, um impacto negativo substancial no crescimento e desenvolvimento das plantas (Lecoeur e Sinclair 1996).

Os primeiros problemas causados pelo déficit hídrico é a redução da expansão foliar, pois depende da turgescência das células e é regulado pelo ajuste osmótico (Marur 1999). Além disso, causa alteração na relação parte aérea/raiz, pois há uma diminuição do crescimento aéreo em detrimento do maior crescimento radicular, visto que é importante a expansão das raízes em busca de maior campo para obtenção de água (de Albuquerque *et al.* 2013).

3.8 Ecofisiologia vegetal em resposta a deficiência hídrico

Plantas quando submetidas a estresse hídrico prolongado acelera a taxa de degradação da clorofila (Mafakheri *et al.* 2010) e eventualmente estimula a senescência precoce de folhas. Porém, o efeito imediato do estresse hídrico é causar o fechamento dos estômatos (Loreto *et al.* 2003) e redução na condutância do mesofilo (Flexas *et al.* 2012).

O déficit hídrico atua no crescimento celular e na maioria das sínteses protéicas fazendo com o que eles fiquem mais lentos ou até cessem (Bray 1997). Um exemplo é a redução da atividade da proteína Rubisco, que é uma das enzimas mais importantes para a fisiologia vegetal. Sua inibição afeta a etapa bioquímica da fotossíntese, sendo assim, influenciando na taxa de assimilação de carbono (Parry *et al.* 2002). De igual maneira, o déficit hídrico diminui ou inibe a absorção de nutrientes pelas plantas, pois a água é o meio pelos quais os íons se movimentam da solução do solo para o sistema radicular das plantas (Novais *et al.* 1990).

O acúmulo intracelular de solutos osmoticamente ativos em resposta às condições estressantes de baixa disponibilidade de água é um importante mecanismo desenvolvido pelas plantas que toleram a seca com baixo potencial hídrico (Ortiz *et al.* 2003). Este mecanismo, denominado ajustamento osmótico, tem sido verificado em várias espécies (Morgan 1984) e é considerado um dos mais eficazes para manutenção da turgescência celular, permitindo principalmente a manutenção da abertura estomática e fotossíntese sob condições de baixo potencial hídrico no solo (Kramer 1995).

Algumas espécies, quando expostas ao estresse hídrico, podem apresentar acúmulo de prolina, putrescina e poliaminas, podendo representar um mecanismo regulador da perda de água, mediante aumento da osmolaridade celular (diminuição do potencial osmótico) (Fumis e Pedras 2002). O aumento resultante nos solutos reduz o potencial osmótico das células, levando ao influxo de água por osmose, impedindo assim a turgidez e a murcha das células (Gurevitch *et al.* 2009).

3.9 Capacidade de campo

A capacidade de campo pode ser definida como um parâmetro do solo que mede a sua capacidade para máxima retenção de água após um período de percolação da água gravitacional (Reichardt 2004). Essa retenção pode ser influenciada pela textura e quantidade de matéria orgânica entre outros parâmetros. Sendo que os solos com textura fina armazenam mais água do que solos com textura grossa (Larcher 2006).

Com essa definição, observa-se que a capacidade de campo é um estado hídrico específico para cada tipo de solo e observado durante o processo de redistribuição da água.

Para a escala do perfil de solo explorado pelas culturas agrícolas, existe uma dependência muito forte entre as características (Meyer e Gee 1999).

A adequação da capacidade de campo é fundamental para o correto manejo das culturas agrícolas, principalmente em áreas irrigadas, visando assim, maximizar a eficiência de uso da água pelas plantas (Brito *et al.* 2011). Ligado a esse aspecto, tem-se ainda que a utilização de um valor alto de capacidade de campo, estimado para outros solos, pode provocar drenagem interna excessiva e causar lixiviação de fertilizantes e agroquímicos (Brito *et al.* 2011).

4 MATERIAL E MÉTODOS

4.1 Local do experimento

O experimento foi conduzido em dois ambientes: casa de vegetação e câmara de crescimento do Laboratório Ecofisiologia de Árvores no Campus III (V-8) do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). De acordo com a classificação climática de Köppen a cidade de Manaus apresenta características de clima tropical do tipo A_f (tropical sem estação seca severa), temperatura média anual de 26,7 °C com variação sazonal de 25,9 °C a 27,7 °C e precipitação anual de 2.420 mm, sendo o mês de agosto o mais seco, quando a precipitação mensal é cerca de 80 mm (Alvares *et al.* 2013).

4.2 Material vegetal e condução dos experimentos

As sementes de *C. pentandra* foram coletadas de árvores com frutos maduros da Reserva Florestal Adolfo Ducke (RFAD) e colocadas para germinar em bandejas tipo sementeira contendo vermiculita expandida como substrato. Após 15 dias da germinação as plântulas foram transferidas para vasos de 5L contendo aproximadamente 4.5 kg de solo argilo-arenoso, peneirado e adubado com fertilizante de liberação lenta (15% N, 9% P_2O_5, 12% K_2O, 1% Mg e micronutrientes). Foram adicionados 5 g kg^{-1} (solo) de fertilizante de acordo com a recomendação do fabricante. Até três meses de idade as plantas foram cultivadas 100% da capacidade de campo e CO_2 ambiente (400ppm). Após 90 dias do transplante, as mudas foram submetidas aos seguintes tratamentos: dois níveis de CO_2 atmosférico (400 ppm e 800 ppm) e dois regimes hídricos (100% e 50% da capacidade de campo – CC) totalizando quatro tratamentos (T1: 400 ppm de CO_2 e 100% da CC; T2: 400 ppm de CO_2 e 50% da CC; T3: 800 ppm de CO_2 e 100% da CC; T4: 800 ppm de CO_2 e 50%) da CC.

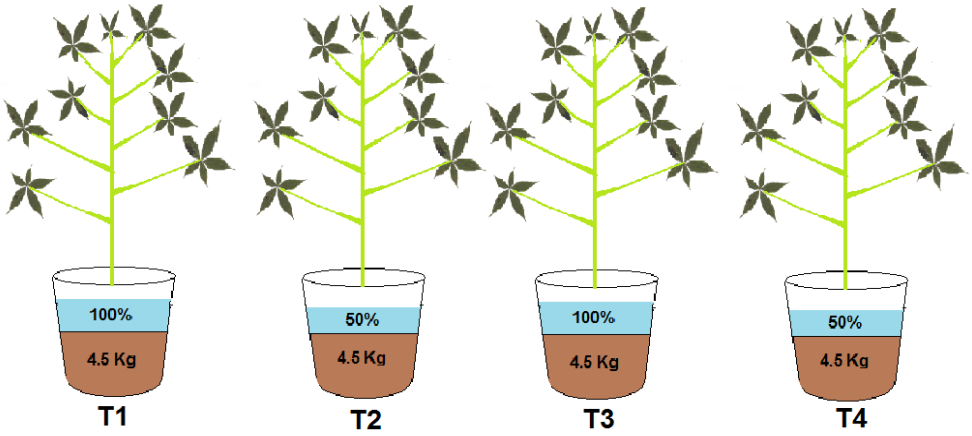

Figura 1: Mudas de *Ceiba pentandra* submetidas aos tratamentos. **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% da CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% da CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% da CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC.

Os tratamentos com CO_2 ambiente (400 ppm) foram conduzidos em casa de vegetação e os tratamentos com CO_2 elevado em uma câmara de crescimento (BioChambers Inc. Winnipeg, Canadá). 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 138 dias (meses de março/agosto de 2019), tempo suficiente para permitir a emissão de novas folhas.

4.3 Condições ambientais durante o período experimental

4.3.1 Casa de vegetação

Foram registradas temperatura média de 29 ^{o}C durante o dia e 26 ^{o}C à noite, umidade relativa diária de 70% e 80% noturna e 200 µmol m^{-2} s^{-1} de radiação fotossinteticamente ativa (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 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.

4.3.2 Câmara de crescimento

Na câmara de crescimento as plantas foram expostas à concentração constante de 800 ppm de CO_2, radiação fotossinteticamente ativa (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 ^{o}C, respectivamente, (média de 26 °C), que representa a temperatura média para a Amazônia Central (Malhi e Wright 2004).

4.4 Determinação da capacidade de campo e potencial hídrico foliar

Para o cálculo do conteúdo de água em capacidade de campo, cinco vasos com solo seco foram saturados com água e deixados drenar ao ar livre no período de uma noite para percolação gravitacional da água excedente (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 1149g de água, esse valor foi considerando 100% CC. Os vasos do tratamento de 50% da CC foram deixados ao ar livre até a massa do solo diminuir 560 g (50% da água retida em CC). A quantidade de água na capacidade de campo foi calculada como a diferença do peso do vaso com solo saturado e o peso do vaso com solo seco, conforme metodologia descrita por Cernusak *et al.* (2011).

A cada dois dias, em média, os vasos eram pesados para verificação da quantidade de água consumida pelas plantas, e em seguida, adicionados os volumes de água 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. Para estima o peso da planta junto com vaso foi usado a equação abaixo, atualizada a cada 30 dias:

MFT= (3,838*$\mathbf{f}$) –0,2861; (r^2=0,95), onde **f** denota o massa fresca total

O potencial hídrico foliar (Ψf) foi medido ao final do período experimental, no início da manhã (5 às 6 h) e ao meio dia (12 às 13h), duas folhas por planta, utilizando uma câmara de pressão tipo Scholander (1505 D, PMS Instrument Company, Albany, OR, EUA). Para a mensuração, as amostras foram colocadas na câmara da bomba de pressão, onde, em seguida, foi aplicada pressão até ocorrer à exsudação pelo corte feito no pecíolo da folha para a leitura da pressão aplicada (Turner 1981).

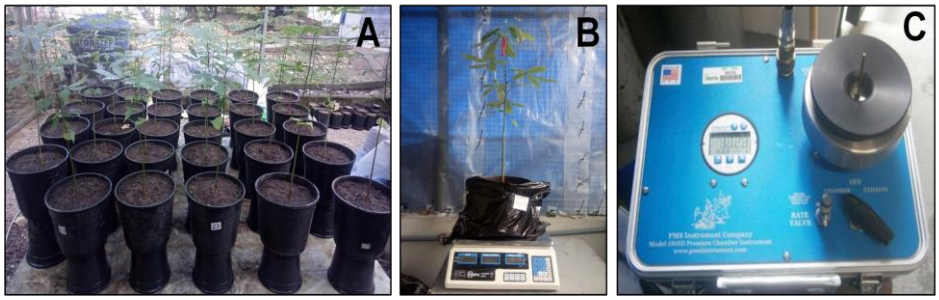

Figura 2: (A) Determinação da capacidade de campo. **(B)** Pesagem das plantas. **(C)** Folhas de *Ceiba pentandra* em câmara de pressão tipo Scholander.

4.5 Avaliações de crescimento e características foliares

Foram anotados os valores de altura (A), diâmetro (D), número de folhas (NF) e folíolos (NFol) a cada 20 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 06 cm da superfície do solo. As taxas de crescimento absoluto foram calculadas conforme Hunt (2002):

$$TCA= (Y2-Y1)/(t2-t1)$$

Onde $\mathbf{Y_2}$ é a medida ao final (altura ou diâmetro); $\mathbf{Y_1}$ a medida do início do experimento (altura ou diâmetro); $\mathbf{t_1}$ é o tempo inicial do experimento e $\mathbf{t_2}$ 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 sacrificar as 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.

Figura 3: Medidor de área foliar (LI-3050, Li-Cor, NE, EUA)

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

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).

Taxa de crescimento relativo (TCR) foi calculada da seguinte forma (Hunt *et al.* 2002):

$$\mathrm{TCR}(\mathrm{g\ g^{-1}dia^{-1}}) = \frac{\ln MS_2 - \ln MS_1}{t_2 - t_1}$$

Onde $\boldsymbol{MS_1}$ e $\boldsymbol{MS_2}$ denotam a massa seca das plantas (em gramas), **ln** é o logaritmo natural e ($\mathbf{t_2} - \mathbf{t_1}$) denotam o intervalo de tempo entre o início e final do experimento.

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 dez plantas com mesma idade daquelas utilizadas no experimento. Segue a equação para estima a MST:

$MST_1 = (1{,}147 * \mathbf{s}) - 0{,}9542$; ($r^2 = 0{,}95$), onde **s** denota o massa seca total

A eficiência no uso da água da planta inteira (EUAp) foi calculada, para cada planta, como a razão entre o acúmulo total de biomassa e o consumo cumulativo de água durante o período experimental (EUAp: $MST_2 - MST_1/CCA$). 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.

O conteúdo relativo de água (CRA) pode ser estimado com precisão usando a relação entre a diferença de peso fresco e seco com a diferença de peso túrgido e seco, também denominado peso relativo dos tecidos (Smarte Bingham 1974). O conteúdo relativo de água (CRA) de uma folha é medido através do peso da massa fresca (MF1) e a seguir as folhas foram colocadas em um becker com água por aproximadamente 24h, preferivelmente à luz, e depois, pesando-a novamente (MF2) depois de enxugar a água superficial. O peso da massa seca (MS) é então determinado depois de secar o material em estufa até o peso constante. O CRA é calculado a partir da formula:

C.R.A (%) = (MF– MS)/(MT-MS)

Sendo, MF é a massa fresca, MS massa seca e MT massa túrgida.

4.7 Mensuração das trocas gasosas

As trocas gasosas foram mensuradas no final da exposição aos tratamentos hídricos e de CO_2. As medições foram realizadas entre 8 e 14h em duas folhas por planta, emitidas e completamente expandidas durante o período experimental. A mensuração foi realizada utilizando analisador de gás infravermelho (IRGA) (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, EUA) portátil, de sistema aberto. As medições foram obtidas com uma temperatura do bloco em 27±1 ºC, umidade da amostra em 70±5% e taxa do fluxo de ar em 500 µmol m^{-2} s^{-1}.

Para determinar os valores de A_{max}, foi gerada 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 µmol 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 T_2 (400 ppm de CO_2 e 50% CC) e **800 ppm** nos tratamentos T3 (800 ppm de CO_2 e 100% CC) e T4 (800 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*RFA}); os parâmetros a, b e k são constantes de ajuste.

Também foram determinadas A_{pot}, A (400 ppm), V_{cmax} e J_{max} gerando curvas de fotossíntese em resposta ao C_i (A/C_i) obtidas em luz saturante (1000 µmol 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 CO_2 da curva, afim de verificar se houve aclimatação da fotossíntese nas plantas cultivadas em alto CO_2 atmosférico. Adicionalmente, no ponto em 2000 ppm de CO_2 foram obtidos os valores de condutância estomática (g_{spot}) e transpiração (E_{pot}).

A partir da análise da curva A/C_i foram calculadas a taxa 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 descrito por Von Caemmerer (200):

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

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

Onde ***P*Nc** e ***P*Nj** representam a fotossíntese líquida limitada pela atividade de Rubisco ou pela concentração de RuBP, respectivamente; **Γ*** representa o ponto de compensação de CO_2 na ausência de respiração mitocondrial ; ***O***, a concentração de oxigênio nos cloroplastos ; $\mathbf{K_c}$ e $\mathbf{K_o}$ representam a constante de Michaelis Menten para carboxilação e oxigenação da Rubisco, respectivamente.

A EUA foi calculada pela razão entre fotossíntese máxima e transpiração (A_{max}/E). A EIUA foi determinada pela razão entre fotossíntese máxima e condutância estomática (A_{max}/g_s).

Figura 4: Analisador de gás infravermelho - IRGA (Li-6400, Li-Cor, Lincoln, NE, EUA)

4.8 Mensuração da fluorescência da clorofila *a*

No mesmo dia das medições das trocas gasosas foram mensurados os parâmetros da fluorescência da clorofila *a* utilizando um fluorômetro portátil modulado (PAM-2500, WalzGmbH, Effeltrich, Alemanha), entre 06:00 às 08:00h. Para isso, foram utilizadas as mesmas folhas usadas nas trocas gasosas e antes da mensuração as folhas foram cobertas com papel alumínio por 12 h (noite). Ao amanhecer foram obtidos os valores da eficiência quântica potencial (F_v/F_m). Para determinar F_m foi aplicado um pulso de 6000 μmol m^{-2} s^{-1} por 1s. As análises foram realizadas em duas folhas por planta, e ao final do período experimental. O Rendimento quântico máximo do PSII (F_v/F_m), foi calculada de acordo com Maxwell e Johnson (2000), como:

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

Onde: $\mathbf{F_v}$ representa a fluorescência variável, $\mathbf{F_m}$ é a fluorescência máxima do estado escuro-adaptado; $\mathbf{F_0}$ é a fluorescência mínima do estado escuro-adaptado.

Figura 5: Mensuração da fluorescência da clorofila com fluorômetro portátil modulado (PAM-2500, WalzGmbH, Effeltrich, Alemanha).

4.9 Determinação do conteúdo de clorofilas e carotenóides

O teor relativo de clorofila (SPAD) foi determinado no término dos regimes hídricos (Wellburn 1994) usando o clorofilômetro (SPAD-502, Minolta, Japão), onde, foi retirada uma média de dez pontos de cada lado da folha. No laboratório, foram retirados seis discos foliares (três de cada lado da folha sem nervuras) com área conhecida (ex. 06 mm de diâmetro) e depois pesada. Depois de macerar os discos, o processo precisa ser feito no escuro para evitar a degradação da molécula de clorofila que é sensível à luz. Os discos retirados foram

macerados com aproximadamente 0.5 mg de quartz (substância inerte que ajuda na maceração) e carbonato de magnésio (que ajuda a manter o pH da solução) , acrescentar acetona 80% e filtrar em papel filtro dentro de um funil, passando para balão, completar com acetona 80% até 10 ml.

Os balões foram tampados com parafilme, agitados e levados para leitura em espectrofotômetro (SP-2000 UV, Shangai Spectrum, Shangai, China), nos comprimentos de onda 480, 645 663 nm. Os teores de clorofila *a* (C_a), clorofila *b* (C_b) e carotenoides (C_{carc}) foram medidos em μmol m^{-2} e calculados segundo as equações descritas por Arnon (1949), conforme descrito mostrado em Gouvêa e Marenco (2018). Os valores de clorofila total (C_{tot}) foram obtidos como somatório da clorofila *a*+*b*.

4.10 Determinação dos Carboidratos

A determinação dos teores de carboidratos totais (amido e açúcares solúvel) foi obtida utilizando o método clássico do fenol (Dubois 1956) a partir de folhas totalmente expandidas, duas folhas por planta. As folhas foram coletadas e acondicionadas dentro de caixa térmica com gelo para evitar a transpiração vegetal e conduzida ao laboratório para as análises químicas. No laboratório o material foi limpo e seco com papel toalha e retirados cinco discos de 6 mm de diâmetro de cada folha, com massa total de aproximadamente 28 mg. O material vegetal foi submetido à extração dos açúcares solúveis totais em etanol 80% (a 60 °C), em seguida a amostra foi centrifugada a 4.000 rpm durante 15 minutos. Após a centrifugação o sobrenadante foi submetido à purificação com clorofórmio e água (1:1 v/v), em funil de separação, até a completa separação das fases. Utilizando-se o sobrenadante para análise dos açúcares solúveis totais. Para a extração do amido o precipitado foi ressuspenso em solução 0,5 NaOH. Ao final da extração de ambos, utilizou-se fenol 5% e ácido sulfúrico. As absorbâncias foram lidas em espectrofotômetro (UV-VIS Digital SP-2000UV, China) no comprimento de onda de 490 nm, utilizando glicose (Sigma Chemical) como padrão.

4.11 Determinação do teor de Nitrogênio foliar

O teor de nitrogênio foliar foi determinado em folhas nascidas durante o período experimental. O material foi seco em estufa a 72°C e posteriormente moído. Para a quantificação de N_{foliar}, amostras contendo 0,05g de matéria seca foram submetidas a uma digestão com duplo ácido, utilizando como catalizadores o sulfato de lítio e o selênio em

temperatura gradativa ajustada de 50 em 50 °C até 350 °C, segundo Miyazawa *et al.* (1999). Posteriormente, o teor de nitrogênio total foi determinado pelo método de Kjeldahl, a partir de uma alíquota de 25 mL do extrato puro (Bremmer e mulvaney 1982).

4.12 Delineamento experimental e análise estatística

O delineamento experimental utilizado foi o inteiramente casualizado com tratamentos em dois níveis de CO_2 atmosférico (400 ppm e 800 ppm) e dois regimes hídricos (100% e 50% da capacidade de campo – CC). Cada tratamento com oito repetições, onde cada vaso foi considerado uma unidade amostral. Os dados foram submetidos a análises de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Fisher-LSD (p <0,05). Todas as análises foram processadas no programa Statistica versão 7.0 (StatSoft Inc., 2004).

5 RESULTADOS

5.1 Potencial hídrico foliar (Ψ_f)

O potencial hídrico foliar (Ψ_f) medido às 06 h da manhã foi menor nas plantas em condição de déficit hídrico que naquelas do controle. Quanto ao tratamento de CO_2 o Ψ_f (06h) foi menor em CO_2 elevado (Tabela 1). O Ψ_f ao meio dia (12h) foi menor nas plantas com estresse hídrico. Entretanto, não houve diferença entre os tratamentos hídricos quando em CO_2 elevado. De forma geral as plantas crescidas em alto CO_2 tiveram maior taxa de potencial hídrico foliar ao meio dia. Observando o mesmo tratamento hídrico nos dois ambientes de CO_2 só foi observada diferença entre os tratamentos com déficit hídrico, onde as plantas em CO_2 ambiente tiveram menor Ψ_f que aquelas em CO_2 elevado (Tabela 1).

5.2 Fluorescência da clorofila, avaliações de crescimento e características foliares

Analisando ainda a Tabela 1 observou-se que não houve efeito dos tratamentos hídricos e de CO_2 no rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m) e na taxa de crescimento absoluto em diâmetro (TCA-d). Quanto à taxa de crescimento em altura (TCA-a), número de folhas e folíolos os valores foram menores nas plantas sob estresse hídrico independente do nível de CO_2. O conteúdo relativo de água foliar (CRA) foi menor nas plantas com estresse hídrico independente da concentração de CO_2 (Tabela 1).

Tabela 1. Potencial hídrico foliar (**Ψ_f**), rendimento quântico máximo do FSII (**F_v/F_m**), taxa de crescimento absoluto em altura (**TCA-a**) e em diâmetro (**TCA-d**), número de folhas e folíolos e conteúdo relativo de água foliar (**CRA**) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC.

	400 ppm		800 ppm		400 ppm	800 ppm	100% CC	50% CC
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC				
Ψ_f (6h)(MPa)	$–0,28±0,02^{Aa}$	$–0,37±0,03^{Ab}$	$–0,35±0,04^{Ba}$	$–0,48±0,1^{Bb}$	$–0,32±0,05^{A}$	$–0,41±0,1^{B}$	$–0,31±0,05^{A}$	$–0,42±0,09^{B}$
Ψ_f (12h)(MPa)	$–0,69±0,1^{Aa}$	$–0,94±0,15^{Bb}$	$–0,61±0,07^{Aa}$	$–0,66±0,05^{Aa}$	$–0,82±0,18^{B}$	$–0,64±0,06^{A}$	$–0,65±0,09^{A}$	$–0,80±0,18^{B}$
F_v/F_m	$0,75±0,02^{Aa}$	$0,74±0,01^{Aa}$	$0,74±0,04^{Aa}$	$0,72±0,03^{Aa}$	$0,74±0,02^{A}$	$0,73±0,03^{A}$	$0,74±0,03^{A}$	$0,73±0,02^{A}$
TCA-a (cm dia $^{-1}$)	$0,21±0,07^{Aa}$	$0,11±0,03^{Ab}$	$0,20±0,03^{Aa}$	$0,11±0,02^{Ab}$	$0,16±0,07^{A}$	$0,15±0,05^{A}$	$0,20±0,05^{A}$	$0,11±0,03^{B}$
TCA-d (mm dia^{-1})	$0,02±0,01^{Aa}$	$0,02±0,01^{Aa}$	$0,03±0,00^{Aa}$	$0,03±0,02^{Aa}$	$0,02±0,01^{A}$	$0,03±0,01^{A}$	$0,02±0,01^{A}$	$0,03±0,01^{A}$
N° folhas	$19,4±3,0^{Aa}$	$15,3±2,1^{Ab}$	$19,1±1,8^{Aa}$	$14,5±1,7^{Ab}$	$17,3±3,3^{A}$	$16,8±2,9^{A}$	$19,3±2,4^{A}$	$14,9±1,9^{B}$
N° folíolos	$117,0±23,0^{Aa}$	$84,5±16,5^{Ab}$	$113,4±12,8^{Aa}$	$77,8±13,4^{Ab}$	$100,8±25,6^{A}$	$95,6±22,3^{A}$	$115,2±18,1^{A}$	$81,1±14,9^{B}$
CRA (%)	$88,2±2,6^{Aa}$	$87,5±2,1^{Ab}$	$89,2±5,2^{Aa}$	$82,7±3,6^{Ab}$	$87,8±2,3^{A}$	$86,0±5,5^{A}$	$88,7±4,0^{A}$	$85,1±3,8^{B}$

*média± desvio padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4

5.3 Trocas gasosas

De acordo com a Figura 6 (A e C), a fotossíntese máxima (A_{max}) e a concentração interna de CO_2 (C_i) foram maiores 44% e 142%, respectivamente, nas plantas em ambiente enriquecido com CO_2 quando comparadas com aquelas cultivadas em 400 ppm de CO_2. E quanto ao nível de água no solo, A_{max} e C_i foram menores 25% e 9%, respectivamente, nas plantas com estresse hídrico que naquelas bem irrigadas, independente do nível de CO_2.

A condutância estomática (g_s) e transpiração (E) (Fig. 6B e 6D) tiveram diferenças apenas entre os tratamentos hídricos. As plantas do tratamento 50% CC apresentaram g_s e E 47% e 35%, respectivamente, menores que o controle. Porém, entre os tratamentos de CO_2 não houve efeito dos tratamentos nessas variáveis.

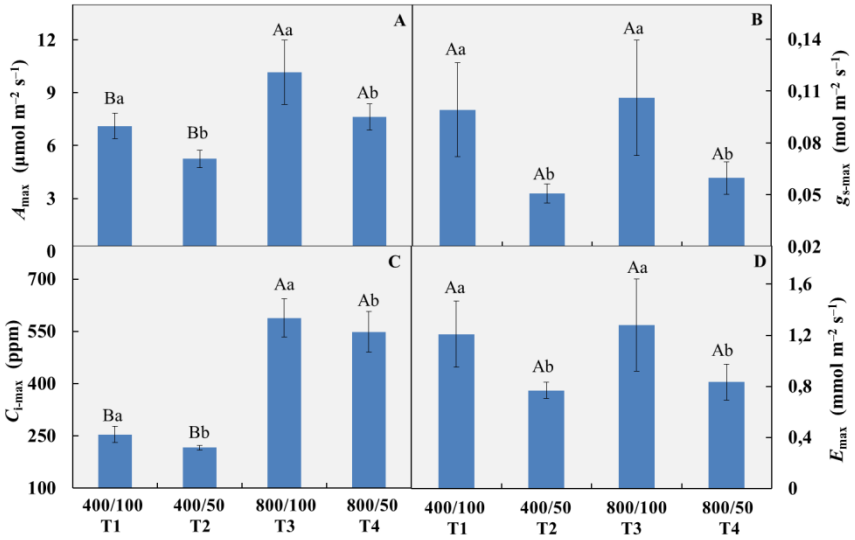

Figura 6. (**A**) Fotossíntese (***A*$_{max}$**), (**B**) condutância estomática (***g*$_s$**), (**C**) concentração intercelular de CO_2 (***C*$_{imax}$**) e (**D**) transpiração máximas (***E***) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC. As barras indicam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4.

Na Figura 7A estão os dados de fotossíntese potencial (A_{pot}) onde foram observados efeitos dos níveis de CO_2 e dos tratamentos hídricos. As plantas cultivadas em ambiente enriquecido de CO_2 tiveram A_{pot} 12% menor que aquelas em CO_2 ambiente (8,19 *vs.* 9,32 µmol m^{-2} s^{-1}). Analisando os tratamentos hídricos, nas plantas em 50% CC o A_{pot} foi cerca de 20% menor que aquelas do controle (7,85 *vs.* 9,66 µmol m^{-2} s^{-1}). Em relação à condutância

estomática potencial (g_{spot}) (Fig. 7B), teve diferença apenas entre os tratamentos hídricos. As plantas do tratamento 50% CC apresentaram g_{spot} menor que o controle. Porém, entre os tratamentos de CO_2 não houve efeito dos tratamentos nessas variáveis.

Para taxa de carboxilação da Rubisco (V_{cmax25}) só houve diferença entre os níveis de CO_2, independente do nível de água no solo (Figura 7C). Em CO_2 elevado V_{cmax25} foi menor que em CO_2 ambiente (22,27 *vs.* 30,58 µmol m^{-2} s^{-1}). De forma geral, plantas crescidas em 50% CC tiveram menor taxa de transporte de elétrons (J_{max25})14% menor que o controle (Figura 7D). Entretanto, em 400 ppm de CO_2, não houve diferença entre os tratamentos hídricos. Observando os níveis de CO_2 só foi encontrada diferença nos valores de J_{max25} entre os tratamentos com estresse hídrico que foi menor em CO_2 elevado (T4 *vs.*T2).

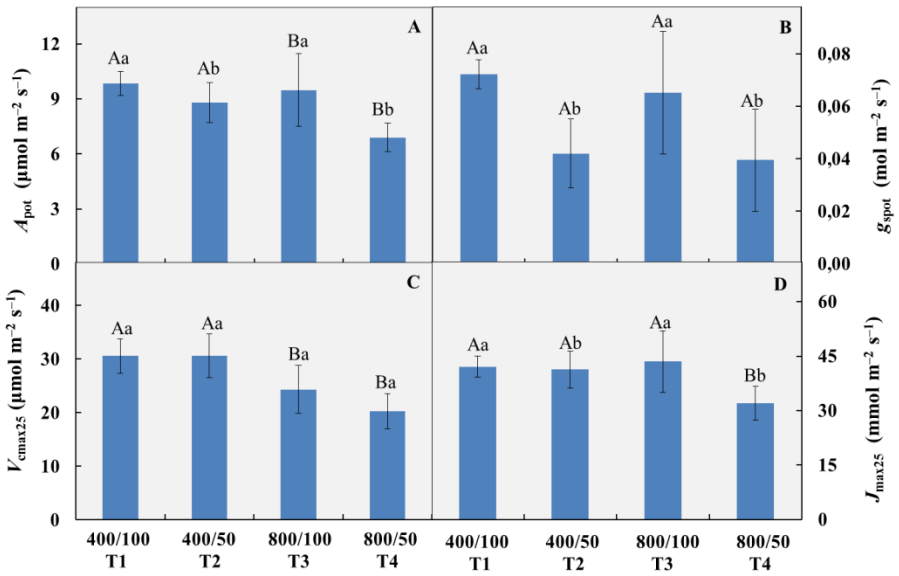

Figura 7. (A) Fotossíntese potencial (***A*$_{pot}$**), (**B**) condutância potencial (***g*$_{spot}$**), (**C**) taxa máxima de carboxilação da Rubisco (***V*$_{cmax25}$**) e **(D)** taxa de transporte de elétrons (***J*$_{max25}$**) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). As barras indicam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4.

5.4 Clorofilas e carotenoides

Os dados de clorofilas e carotenoides estão apresentados na Tabela 2. As plantas cultivadas em alto CO_2 apresentaram valores menores de SPAD que aquelas do tratamento em CO_2 ambiente, porém comparando os tratamentos de 100% nos dois níveis de CO_2 não houve diferença estatística. Quanto aos tratamentos hídricos, de forma geral, as plantas sob estresse hídrico tiveram menor SPAD que o controle, entretanto, em CO_2 ambiente não houve

diferença no valor do SPAD entre os tratamentos hídricos. As plantas em CO_2 elevado apresentaram mais carotenoides que aquelas em ambiente normal de CO_2 (Tabela 2).

Os valores de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e razão clorofila carotenoides foram maiores nas plantas cultivadas em CO_2 elevado. Quanto aos tratamentos hídricos, foram menores nas plantas sob estresse hídrico. Entretanto, analisando o regime de água no solo no mesmo nível de CO_2, observou-se que não houve diferença entre os tratamentos hídricos em CO_2 ambiente (Tabela 2). A razão clorofila *a*/*b* só diferiu entre os tratamentos hídricos quando em CO_2 elevado, onde o tratamento com déficit de água no solo foi maior que o controle. Quanto aos níveis de dióxido de carbono, de forma geral a razão clorofila *a*/*b* foi menor em ambiente enriquecido com CO_2. Observando o mesmo nível de água, apenas o tratamento bem irrigado foi menor em CO_2 elevado quando comparado com o controle (Tabela 2).

Tabela 2. Teor relativo de clorofila (SPAD), Carotenoides (Car), Clorofila *a* (Chl-*a*), Clorofila *b* (Chl-*b*), Clorofila total (Chl-total), razão clorofila *a* e clorofila *b* (Razão chl*a*/*b*), razão clorofila total e carotenoides (Razão chl/car) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; **T3**: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; **T4**: 800 ppm de CO_2 e 50% CC.

	400 ppm		800 ppm		400 ppm	800 ppm	100% CC	50% CC
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC				
SPAD	$51,6\pm2,8^{Aa}$	$50,9\pm1,7^{Aa}$	$49,8\pm6,0^{Aa}$	$36,7\pm6,4^{Bb}$	$51,3\pm2,3^{A}$	$43,3\pm9,0^{B}$	$50,7\pm4,6^{A}$	$43,8\pm8,6^{B}$
Car (µmol m^{-2})	$89,84\pm10^{Ba}$	$88,7\pm7^{Ba}$	$105,2\pm13^{Aa}$	$95,0\pm22^{Aa}$	$89,3\pm9^{B}$	$100,1\pm18^{A}$	$97,5\pm14^{A}$	$91,9\pm16^{A}$
Chl-*a* (µmol m^{-2})	$227,4\pm24^{Ba}$	$223,9\pm20^{Aa}$	$366,3\pm46^{Aa}$	$260,4\pm42^{Ab}$	$225,6\pm21^{B}$	$313,4\pm69^{A}$	$296,9\pm80^{A}$	$242,1\pm37^{B}$
Chl-*b* (µmol m^{-2})	$67,5\pm13^{Ba}$	$70,4\pm4^{Ba}$	$152,5\pm23^{Aa}$	$89,5\pm17^{Ab}$	$69,0\pm10^{B}$	$121,0\pm38^{A}$	$110,0\pm48^{A}$	$80,0\pm16^{B}$
Chl-total (µmol m^{-2})	$304,9\pm29^{Ba}$	$294,3\pm23^{Ba}$	$518,8\pm66^{Aa}$	$349,9\pm59^{Ab}$	$299,6\pm27^{B}$	$434,4\pm106^{A}$	$411,8\pm121^{A}$	$322,1\pm52^{B}$
Razão Chl*a*/*b*	$3,47\pm0,6^{Aa}$	$3,21\pm0,2^{Aa}$	$2,46\pm0,3^{Bb}$	$2,95\pm0,2^{Aa}$	$3,34\pm0,5^{A}$	$2,71\pm0,3^{B}$	$2,97\pm0,7^{A}$	$3,08\pm0,2^{A}$
Razão Chl/car	$3,43\pm0,5^{Ba}$	$3,32\pm0,1^{Ba}$	$4,94\pm0,3^{Aa}$	$3,83\pm0,2^{Ab}$	$3,38\pm0,3^{B}$	$4,38\pm0,6^{A}$	$4,18\pm0,9^{A}$	$3,58\pm0,3^{B}$

*média± desvio padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4.

Analisando a Tabela 3, observa-se que para respiração no escuro (R_D) não houve efeito dos tratamentos hídricos e CO_2. Quanto à eficiência no uso da água (EUA) as plantas crescidas na câmara (alto CO_2) tiveram EUA 40% maior que aquelas cultivadas na casa de vegetação. Já a eficiência intrínseca no uso da água (EUIA) teve efeito dos tratamentos de CO_2 e de água no solo. Em alto CO_2, independente do regime hídrico, nas plantas a EUIA foi cerca de 40% maior que naquelas em 400 ppm de CO_2. Observando os tratamentos hídricos, de forma geral, aquele com menos água no solo teve EUIA 30% maior que o controle.

5.5 Carboidratos foliares

Observando os dados de carboidratos foliares (Tabela 3, Figura 8A), de forma geral as plantas crescidas em alto CO_2 apresentaram 23%, 36% e 33% mais açúcar, amido e carboidrato total, respectivamente, que aquelas crescidas em 400 ppm de CO_2. O amido e carboidrato total não diferiram entre os tratamentos hídricos, entretanto para glicose foi observada interação significativa, pois em CO_2 ambiente houve uma diminuição de aproximadamente 20% da taxa de glicose nas plantas em condição de déficit hídrico em relação ao controle, já em CO_2 elevado não houve diferença entre os tratamentos de água no solo. Analisando o mesmo tratamento hídrico nos dois ambientes de CO_2 quando em alto CO_2 as plantas com menos água no solo acumularam cerca de 50% mais glicose nas folhas que aquelas em CO_2 ambiente (T4 *vs*. T2) (Tabela 3).

Tabela 3. Respiração no escuro (***R*$_{D}$**), Eficiência no uso da água (**EUA**) e eficiência intrínseca no uso da água (**EIUA**), glicose, amido, Nitrogênio foliar (**N_{foliar}**),massa foliar específica (**MFE**), Área foliar especícifica (**AFE**), incremento em massa seca total (**Δ_{MST}**) consumo cumulativo de água (**CCA**) e consumo de água (**CA**) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). **T1**: 400 ppm de CO_2 e 100% CC; **T2**: 400 ppm de CO_2 e 50% CC; T3: 800 ppm de CO_2 e 100% CC; T4: 800 ppm de CO_2 e 50% CC.

	400 ppm		800 ppm		400 ppm	800 ppm	100% CC	50% CC
	100% CC	50% CC	100% CC	50% CC				
***R*$_{D}$** (μmol m^{-2} s^{-1})	0,41±0,04^{Aa}	0,38±0,04^{Aa}	0,43±0,13^{Aa}	0,41±0,11^{Aa}	0,40±0,04^{A}	0,42±0,12^{A}	0,42±0,09^{A}	0,40±0,08^{A}
EUA (mmol mol^{-1})	6,2±0,6^{Ba}	6,9±0,4^{Ba}	8,6±2,0^{Aa}	9,7±2,3^{Aa}	6,5±0,6^{B}	9,1±2,2^{A}	7,4±1,9^{A}	8,3±2,2^{A}
EIUA (μmol mol^{-1})	77,5±15,1^{Bb}	104,7±3,0^{Ba}	110,0±35,2^{Ab}	139,7±34,7^{Aa}	91,1±17,5^{B}	124,8±37,1^{A}	93,7±31,1^{B}	122,2±29,9^{A}
Glicose (g m^{-2})	1,94±0,19^{Aa}	1,58±0,18^{Bb}	2,02±0,42^{Aa}	2,30±0,15^{Aa}	1,76±0,26^{B}	2,16±0,34^{A}	1,98±0,31^{A}	1,94±0,41^{A}
Amido (g m^{-2})	6,41±0,38^{Ba}	6,28±0,91^{Ba}	8,53±1,16^{Aa}	8,69±0,81^{Aa}	6,34±0,68^{B}	8,61±0,97^{A}	7,47±1,38^{A}	7,49±1,50^{A}
N_{foliar}(g m^{-2})	1.07±0.06^{Aa}	1.09±0.12^{Aa}	1.13±0.17^{Aa}	1.13±0.08^{Aa}	1.09±0.10^{A}	1.15±0.13^{A}	1.12±0.14^{A}	1.13±0.10^{A}
MFE (g m^{-2})	41,1±1,9^{Ba}	41,1±3,1^{Ba}	48,4±4,2^{Aa}	49,2±3,1^{Aa}	41,1±2,5^{B}	48,8±3,6^{A}	44,8±4,9^{A}	45,1±5,1^{A}
AFE (g m^{2})	24.3±1.1^{Aa}	24.4±1.8^{Aa}	20.8±1.8^{Ba}	20.4±1.2^{Ba}	24.3±2.0^{A}	31.0±2.4^{A}	22.6±1.5^{B}	22.4±1.6^{B}
Δ_{MST} (g)	24,8±3,3^{Aa}	12,1±2,8^{Ab}	22,6±4,0^{Aa}	14,9±4,6^{Ab}	18,5±7,2^{A}	18,7±5,8^{A}	23,7±3,8^{A}	13,5±4,0^{B}
CCA (kg)	7,58±1,09^{Aa}	2,01±0,53^{Ab}	3,64±0,65^{Ba}	1,85±0,57^{Ab}	4,79±3,00^{A}	2,74±1,09^{B}	5,61±2,21^{A}	1,93±0,54^{B}
CA (g m^{-2} dia^{-1})	225,2±19,6^{Aa}	90,8±26,1^{Ab}	109,4±14,2^{Ba}	92,4±11,0^{Aa}	158,0±72,9^{A}	100,9±15,1^{B}	167,3±62,0^{A}	91,6±19,4^{B}

*média± desvio padrão (n=8). Valores de p e de F estão na Tabela 4.

5.6 Massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE), incremento em massa seca total (Δ_{MST}), taxa de crescimento relativo (TCR), área foliar (AF) e nitrogênio foliar (N_{foliar})

Ainda de acordo com a Tabela 2, as folhas das plantas crescidas em alto CO_2 tiveram 20% mais massa foliar específica (**MFE**) que aquelas em 400 ppm de CO_2. Já para área foliar específica **(AFE)** foram16% menor em CO_2 elevado. Quanto ao incremento em massa seca total **(Δ_{MST})** só houve efeito dos tratamentos hídricos, onde as plantas com menos água no solo tiveram incremento 43% menor que aquelas com solo bem irrigado (Tabela 3). Por outro lado, observando os dados de taxa de crescimento relativo (**TCR**) (Figura 8B), além da diferença entre os tratamentos hídricos (100% CC com 10,28 g $kg^{-1}dia^{-1}$ e 50% CC com 7,72 g $kg^{-1}dia^{-1}$) também houve efeito do CO_2 onde as plantas em alto CO_2 tiveram maior TCR que aquelas do controle (Figura 8B). As plantas com menos água no solo também apresentaram cerca de 40% menos área foliar (**AF**) que aquelas do controle, independente do ambiente de CO_2 (Figura 8C). Já para (**N_{foliar}**) não houve efeito dos tratamentos hídricos e CO_2.

5.7 Consumo cumulativo de água (CCA), consumo de água por área foliar (CA) e eficiência do uso da água da planta inteira (EUAp)

As plantas do tratamento com déficit hídrico no solo tiveram menor consumo cumulativo de água (CCA) e consumo de água por área foliar (CA) que aquelas no tratamento bem irrigado (Tabela 3). Quanto aos níveis de CO_2, as plantas da câmara de crescimento consumiram menos água durante o período experimental, 43% e 36% menos, respectivamente, que aquelas da casa de vegetação. Analisando o mesmo tratamento hídrico nos dois ambientes de CO_2, tanto para CCA quanto para CA não houve diferença para 50% CC (T2 *vs.* T4). Também não houve diferença no consumo de água por área foliar (CA) entre os tratamentos hídricos quando em alto CO_2 (T3 *vs.* T4) (Tabela 3). Entretanto na eficiência do uso da água da planta inteira (EUAp) não houve interação significativa, pois o tratamento de 50% CC teve EUAp 51% maior que o controle, independente do nível de CO_2 (Figura 8D). Assim como o alto CO_2 promoveu aumento de 50% na eficiência no uso da água das plantas em relação ao controle sem considerar os regimes hídricos no solo.

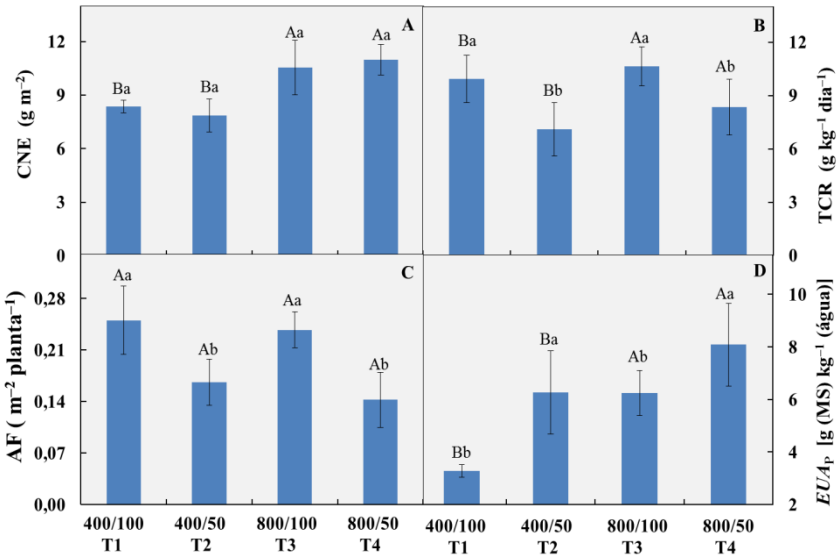

Figura 8. (**A**) Carboidratos não estruturais (**CNE**), (**B**) taxa de crescimento relativo (**TCR**), (**C**) área foliar (**AF**) e (**D**) eficiência no uso da água (**EUA$_p$**) de plantas de *Ceiba pentandra* submetidas a dois ambientes de CO_2 (400 e 800 ppm) e dois regimes hídricos no solo (100 e 50% da capacidade de campo – CC) ao final do experimento (138 dias). As barras indicam as médias e as barras de erro os desvios padrão (n=8). Valores de *p* e de *F* estão na Tabela 4.

6 DISCUSSÃO

6.1 Potencial hídrico foliar

O potencial hídrico (Ψ_f) foi menor ao meio dia em todos os tratamentos. Já nos tratamentos hídricos em 50% da capacidade de campo, observou-se que o potencial hídrico foi menor de manhã e ao meio dia em relação aos tratamentos de 100% CC (Tabela 1). Esse resultado sugere que houve uma diminuição da condução hidráulica da planta em função de um baixo teor de água no solo e também pelo aumento da transpiração (Guerfel *et al.* 2009). Essas diferenças encontradas entre os horários confirmam com aqueles descritos por Costa e Marenco (2007) que observaram o potencial hídrico foliar em *Carapa surinamensis* 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 elevada.

O potencial hídrico (06 h) é maior devido às condições hídricas do solo pela manhã quando a umidade do ar ainda é alta. Entretanto, quando medido ao meio dia, só foi possível verificar a diferença em plantas em estresse hídrico onde o CO_2 elevado foi maior que aquelas em CO_2 ambiente (Tabela 1). Alguns trabalhos mostram que a alta concentração de CO_2 pode contribuir para minimizar os efeitos de alguns estresses no futuro, como por exemplo, o estresse por déficit hídrico. De acordo com os trabalhos de Roden e Ball (1996), plantas sob estresse hídrico e CO_2 elevado tiveram o potencial hídrico foliar maior quando expostas à alta concentração de CO_2 (700 ppm).

6.2 Fluorescência da clorofila *a*

Independentemente das condições de CO_2, observou-se que não houve efeito dos tratamentos hídricos no rendimento quântico máximo do FSII (F_v/F_m), indicando que a exposição ao estresse hídrico não prejudicou a eficiência do PSII. Os valores de F_v/F_m deste estudo corroboram com os resultados de Björkman e Demmig (1987) que os valores de F_v/F_m em folhas saudáveis apresentam valores de F_v/F_m entre 0,75 e 0,80.

6.3 Crescimento, características foliares e conteúdo relativo de água foliar (CRA)

Neste estudo foi observado que as plantas com baixa disponibilidade de água promoveram uma redução na taxa de crescimento em altura (TCA-a), sendo essa uma consequência da limitação da fixação de carbono pela fotossíntese (Chave 1991). Outros

estudos mostram que essas respostas das plantas ao déficit hídrico variam entre espécies, pois algumas espécies têm capacidade de desenvolver mecanismos fisiológicos e morfológicos para permitir a tolerância a baixo nível de água no solo (Nardini e Luglio 2014). Houve também a redução do número de folhas e folíolos, visto que essa redução no número de folhas sob condições de déficit hídrico é um mecanismo que a planta utiliza para redução da área foliar, tendo como resultado direto a redução da transpiração e a conservação da água no solo (Anjum *et al.* 2011). O conteúdo relativo de água foliar (CRA) foi menor nas plantas crescidas em ambiente de estresse hídrico submetidas a CO_2 elevado. Esta redução pode ser explicada pela retenção de água nas partículas do solo, que reduz a condutividade hidráulica das raízes e aumenta a tensão nos vasos do xilema, fazendo com que a planta exerça uma força necessária para absorver do solo e transportá-la para a parte aérea (Cha-Um*et al.* 2010; Molle 2011). Resultados semelhantes foram obtidos por Maltarolo *et al.*(2015), ao observaram a diminuição do CRA em déficit hídrico e CO_2 elevado em mudas de noni.

6.4 Trocas gasosas

Sob condições de CO_2 elevado (800ppm), a A_{max} foi maior em relação às plantas cultivadas em CO_2 ambiente (Figura 1). Isso ocorre pela alta concentração de CO_2 atmosférico que aumenta o gradiente de difusão desse gás da atmosfera para os cloroplastos, e assim, obtendo taxas fotossintéticas maiores (Ainsworth e Rogers 2007). Esses resultados concordam com vários estudos como de Ainsworth e Long (2005) que as taxas fotossintéticas de plantas em elevada concentração de CO_2 aumentaram 28%. Cernusak *et al.* (2011) também observaram aumento na fotossíntese em 10 espécies arbóreas tropicais submetidas a atmosfera enriquecida com CO_2, sendo duas delas, *Swietenia macrophylla* e *Osmorsia macrocalyx*.

De acordo com Schvaleva *et al.* (2006), plantas jovens submetidas a deficiência hídrica mostram que a taxa fotossintética é uma das variáveis que apresentam maior sensibilidade a déficits hídricos. Isso foi constatado neste experimento, onde a A_{max} foi 25% menor no estresse hídrico (50% CC) do que nas plantas bem irrigadas (100% CC).

As plantassob condições de CO_2 elevado tiveram niveis de C_{imax} maior. Podendo ser explicado porquenão houve diferença na condutância estomática (g_s) em niveis de CO_2, ocorrendo maior difusão de CO_2 para o mesofilo das plantas em alto CO_2 (Taiz *et al.* 2017).

Em relação ao nível de água no solo, o C_{imax} foi menor no estresse hídrico em relação aos tratamentos bem irrigado, independente do nível de CO_2.

A condutância estomática (g_s) e transpiração (E) (Fig. 6B e 6D) tiveram diferenças apenas entre os tratamentos hídricos. As plantas do tratamento 50% CC apresentaram g_s (47%) e E (35%) menores que o controle. Isso ocorreu porque o estresse hídrico causou forte redução na gs o que resultou em menor transpiração. Lembrando que durante o dia a umidade do ar foi maior na câmara de crescimento (75% casa vegetação e 85% câmara de crescimento). Não houve efeito nos tratamentos de CO_2 nessas variáveis.

As plantas cultivadas em ambiente enriquecido de CO_2 tiveram A_{pot} menor que aquelas em CO_2 ambiente, indicando que durante o período experimental não sofreu a regulação negativa dos fotossintéticos em CO_2 elevado (Oliveira e Marenco 2019). Entre os níveis hídricos em CO_2 ambiente observa-se que as plantas em 50% CC o A_{pot} foi apenas menor que aquelas com alto abastecimento de água no solo (Figura 2A). Isso mostra que a diminuição da fotossíntese causada pela restrição estomática é compensada com o aumento de CO_2 no entorno da folha (Tourneux e Peltier 1995).

A taxa de carboxilação da Rubisco (V_{cmax}) em CO_2 elevado foi menor que em CO_2 ambiente. Esses valores só foram observados entre os níveis de CO_2, independente dos tratamentos hídricos. Esse decréscimo no V_{cmax} indica que o CO_2 elevado está limitando de forma mais rápida a velocidade de carboxilação da Rubisco. Segundo Yamory (2011), essa restrição pode estar sendo desencadeada pela maior necessidade de nitrogênio para os componentes da Rubisco do que para os transportadores de elétrons.

Em relação à taxa de transporte de elétrons (J_{max25}) em plantas crescidas sob ambiente de estresse hídrico, tiveram os valores menores de J_{max25} quando comparadas com o controle. O mesmo aconteceu para plantas em estresse hídrico, mas em CO_2 elevado. Essa diminuição ocorre por causa da menor concentração de CO_2 dentro da folha, nas plantas em estresse por déficit hídrico, a atividade da carboxilação da Rubisco é diminuída (Marenco e Lopes 2009).

6.5 Pigmentos cloroplastídicos

Os teores de clorofilas sofreram reduções sob ambiente de CO_2 elevado. De acordo com Nie *et al.* (1995) essas reduções podem indicar uma restauração do aparato fotossintético,

causando a senescência nas folhas que é acelerada pelo alto nível de CO_2. Analisando de forma geral, as plantas em sob estresse hídrico tiveram o valor de SPAD menor que o controle. As plantas em CO_2 elevado apresentaram mais carotenóides por causa do aumento da expansão foliar ocasionado pela alta concentração de carbono.

As concentrações de pigmentos cloroplastideos de Clorofila a, clorofila b, clorofila total e razão clorofila carotenoides foram maiores nas plantas cultivadas em CO_2 elevado. Resultado parecido foi visto por Qaderi *et al.*(2006) em *Brassica napus* mantidas sob concentrações elevadas de CO_2 onde a ocorrência de taxas relativamente altas de assimilação fotossintética, acompanhadas de conteúdos elevados de clorofila *a*/*b*. Entretanto, quando comparadas às plantas mantidas sob concentração ambiente de CO_2, indicando que a maior disponibilidade de CO_2 promoveu a produção de pigmentos fotossintéticos. Quanto aos níveis de CO_2, a razão clorofila *a*/*b* em foi menor em CO_2 elevado. Com relação aos níveis hídricos, somente o tratamento bem irrigado foi menor em CO_2 elevado quando comparado com o controle.

Para respiração no escuro (R_D), não houve efeito dos tratamentos hídricos e CO_2. Em condições de CO_2 elevado apresentaram maior eficiência no uso da água (EUA). Isso ocorre porque o fechamento estomático inibe mais a transpiração (perda de água) do que a redução das concentrações de CO_2 intercelular. De acordo com Van der Sleen *et al.* (2015) CO_2 elevado aumentam as taxas fotossintéticas, bem como a eficiência no uso da água em plantas tropicais. Quanto à eficiência no uso da água (EUA) as plantas crescidas em CO_2 elevado tiveram EUA 40% maior que aquelas cultivadas na casa de vegetação. Porem, a eficiência intrínseca no uso da água (EUIA) mostrou-se maior em CO_2 elevado o que pode contribuir para sobrevivência das espécies arbóreas no futuro (Nowak *et al.*2004), pois modelos climáticos estimam que a concentração de CO_2 continuará a aumentar nas próximas décadas (Cernusak *et al.* 2013). Já os tratamentos hídricos, de forma geral, aqueles com 50% CC tiveram EUIA 30% maior que o controle (100% CC).

6.6 Carboidratos foliares

O amido é o principal responsável pelo aumento do teor de carboidratos não estruturais em plantas cultivadas sob atmosfera enriquecida com CO_2 (Saxe *et al.* 1998). Vários estudos indicam que o acúmulo de amido nas folhas de plantas cultivadas em alta

concentração de CO_2 pode estar associado ao acúmulo de sacarose e/ou seus intermediários no citossol (Stitt 1991; Huber e Huber 1996). Em CO_2 elevado as plantas com menos água no solo acumularam cerca de 50% mais açúcar nas folhas que aquelas em CO_2 ambiente, sendo um efeito das altas taxas fotossintéticas em plantas sob CO_2 elevado.

6.7 Nitrogênio foliar

Não houve efeito de Nitrogênio foliar nos tratamentos hídricos e CO_2. O que pode ser explicado pelo trabalho de Stitt e Krapp (1999) onde as altas concentrações de CO_2 causaram uma maior expansão foliar e maior produção de amido que pode representar quase 50% do peso da folha, e, consequentemente uma aparente redução nas concentrações de outros nutrientes na folha, como por exemplo, o Nitrogênio.

6.8 Massa foliar específica (MFE), área foliar específica (AFE) incremento em massa seca total (Δ_{MST}), taxa de crescimento relativo (TCR) e área foliar (AF)

As folhas das plantas crescidas em CO_2 elevado tiveram mais massa foliar específica (**MFE**) (massa seca por unidade de área foliar) que aquelas em CO_2 ambiente. Esse resultado esta correlacionado com o aumento da espessura da folha devido ao acréscimo geral no tamanho das células do mesófilo (Conroy *et al.* 1986) e pelo acúmulo de carboidratos. Além disso, está relacionado ao aumento da área superficial interna para absorção de CO_2 (Radoglou e Jarvis 1990). Já para área foliar específica (**AFE)** (área por massa seca foliar) o resultado foi o inverso da **MFE**.

Os resultados de incremento em massa seca total ($\mathbf{\Delta_{MST}}$) 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. A taxa de crescimento relativo (**TCR**) teve diferença entre os tratamentos hídricos (100% CC foi maior que o 50% CC) e também houve efeito do CO_2 onde as plantas em alto CO_2 tiveram maior TCR que aquelas do controle (Figura 8B). As plantas sob CO_2 elevado tiveram maior taxa fotossintética e conseguintemente maior crescimento. De acordo com Lambers *et al*. (2008) a TCR pode estar associada com a taxa fotossintética e quantidade de área foliar disponível para captar luz e à alocação da biomassa foliar. Com isso, indicando o ganho de carbono através da fotossíntese e pela perda de carbono através da respiração (James e Rebecca 2007).

As plantas com menos água no solo, independente dos níveis de CO_2, apresentaram menor área foliar (**AF**) demonstrando que essa redução é uma estratégia da planta à restrição hídrica. Essa diminuição na área foliar aconteceu tanto devido a redução no tamanho médio do folíolo quanto pela menor emissão de folhas e folíolos.

6.9 Consumo cumulativo de água (CCA), consumo de água por área foliar (CA) e eficiência do uso da água da planta inteira (EUAp)

O consumo cumulativo de água (CCA) e consumo de água por área foliar (CA) foram menores nas plantas em ambiente de estresse hídrico no solo e nos níveis de CO_2 elevado. Essa redução ocorreu porque níveis de CO_2 elevado e déficit hídrico reduziram a condutância estomática. Esse efeito é uma estratégia para reduzir o consumo de água que pode contribuir para a sobrevivência das plantas no futuro.

A eficiência do uso da água da planta inteira (EUAp) em plantas submetidas ao tratamento de 50% CC tiveram menor produção de biomassa e maior eficiência no uso da água pela planta inteira, isso aconteceu por causa da redução na área foliar que causou menor perda de água, e assim, o balanço de carbono/ transpiração foi positivo (Oliveira e Marenco 2019).

Em relação aos níveis de CO_2, plantas cultivadas em níveis de CO_2 elevado tiveram maior EUAp, visto que, para cada g de carbono assimilado houve menor consumo de água quando comparado as plantas sob CO_2 ambiente. Kelly *et al.* (2015) estudando duas espécies de eucalipto em 100% e 50% e em CO_2 ambiente e elevado também encontraram que o efeito do aumento do CO_2 foi positivo na eficiência no uso da água da planta inteira.

7 CONCLUSÃO

Postulamos neste trabalho que mudas de *Ceiba pentandra* submetidas sob o enriquecimento com dióxido de carbono aumentaria as taxas fotossintéticas, eficiência no uso da água da planta inteira (EUAp) e a biomassa, o que foi confirmado para taxas fotossintéticas e EUAp, mas para biomassa não ouve ganho. Esse efeito do aumento da eficiência no uso da água da planta inteira pode contribuir para a sobrevivência de plantas no futuro, pois mesmo podendo ter menor disponibilidade hídrica do solo, com o crescente aumento do CO_2 haverá maior eficiência no uso da água, portanto mitigando o efeito da restrição hídrica. Independentemente do nível de CO_2 as plantas em 50% CC tiveram menor crescimento, produção de biomassa bem como menor área foliar. Esse estudo mostra o potencial de *Ceiba pentandra* de ajustar sua morfologia e fisiologia para suportar o déficit hídrico do solo e altas concentrações de CO_2. Além disso, foram capazes de sobreviver muito bem em qualquer um dos tratamentos impostos.

8 REFERÊNCIASBIBLIOGRÁFICAS

Ainsworth, E. A.; Long, S. P. 2005. What have we learned from 15 years of free-air CO_2 enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO_2. *New Phytologist*, 165: 351-372.

Ainsworth, E.A.; Rogers, A. 2007. A resposta da fotossíntese e da condutância estomática ao aumento do CO_2: mecanismos e interações ambientais. *Plant, Cell and the Environment*, 30, 258-270.

Alvares, C.A.; Stape, J.L.; Sentelhas, P.C.; Moraes, G.; Leonardo, J.; Sparovek, G. 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologishe Zeitschrift*, 22: 711-728.

Andersson, I.; Backlund, A. 2008. Structure and function of Rubisco. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46:275-291.

Anjum, S.A.; Xie, X.Y.; Saleem, M.F.; *et al.* 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6:2026-2032.

Arnon, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidases in Beta vulgaris. *Plant Physiology*, 24: 1-15.

Baker, J.T.; Allen, L.H.; Boote, K.L.; Pickering, N.B. 1997. Rice responses to drought under carbon dioxide enrichment. 1. Growth and yield. *Global Change Biology*, 3: 119-128.

Bellasio, C.; Quirk, J.; Beeling, D.J. 2018. Limitações estomáticas e não estomáticas em savanas e gramíneas C_4 cultivadas com CO_2 baixo, ambiente e alto da atmosfera. *Ciência das Plantas*, 274: 181-192.

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 and Environment*, 24: 253-259.

Björkman, O.; Demmig, B. 1987. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170: 489-504.

Bray, E. A.1997. Plant responses to water deficit. *Trends in Plant Science*, 2:48-54.

Bremner, J.M.; Mulvaney, C.S. 1982. Nitrogen Total. In: Page, A.L.; Miller, R.H.; Keeney, D.R. (Ed.). Methods of soil Analysis, Part 2. Chemical and Microbiological Properties. Agronomy Monograph no. 9.2nd ed. Madison: *American Society of Agronomy*, 595-624.

Brito, A.S.; Libardi, P.L.; Mota, J.C.A.; Moraes, S.O. 2011. Estimativa da capacidade de campo pela curva de retenção e pela densidade de fluxo da água. *Revista Brasileira de Ciência do Solo, 35*: 1939-1948.

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 seed lingsto elevated CO_2 concentration. *Plant physiology*, 157: 372-385.

Cernusak, L. A.; Winter, K.; Dalling, J. W.; Holtum, J. A.; Jaramillo, C.; Körner, C.; *et al.* 2013. Tropical forest responses to increasing atmospheric CO_2: current knowledge and opportunities for future research. *Functional Plant Biology*, 40: 531-551.

Cha-Um, S.; Nhung, N.T.H.; Kirdmanee, C. 2010. Effect of mannitol and salt inducediso-osmotic stress on proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of rice cultivars (Oryza sativa L. spp indica). *Pakistan Journal of Botany*, 42: 927-941.

Conroy, J. P.; Smillie R. M.; Kuppers, 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 CO_2. *Plant Physiology*, 81: 423-429.

Costa, M. H.; Foley, J. A. 2000. Combined effects of desforestation and doubled atmospheric CO concentration on the climate of Amazonia. *Journal of Climate*,13: 18-34.

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

De Albuquerque, M. P. F.; Moraes, F. K. C.; Santos, R. I. N.; *et al.*2013. Ecofisiologia de plantas jovens de mogno-africano submetidas a déficit hídrico e reidratação. *Pesquisa Agropecuária Brasileira, 48:*9-16.

Dirzo, R.; Raven, P.H. 2003. Estado global de biodiversidade e perda. *Revisão Anual de Meio Ambiente e Recursos*, 28:137-167.

Dubois, M. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical Chemistry*, 28: 350-356.

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

Farquhar, G.D.; Von Caemmerer, S.; Berry, J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 149: 78-90.

Feeley, K. J.; Joseph Wright, S.; Supardi, N.; Kassim, A. R.; Davies, S. J. 2007. Decelerating growth in tropical forest trees. *Ecology Letters*, 10:461-469.

Flexas, J.; Barbour, M. M.; Brendel, O.; Cabrera, H. M.; Carriquí, M.; *et al*. 2012. Mesophyll diffusion conductance to CO_2: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, 193:70-84.

Fumis, T.F.; Pedras, J.F. 2002. Variação nos níveis de prolina, diamina e poliaminas em cultivares de trigo submetido a déficits hídricos. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 4: 449-453.

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: 257-263.

Gurevitch, J.; Scheiner, S. M.; Fox, G. A. 2009. *Ecologia Vegetal*. 2 ed. Artmed. 574p.

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*, 114:11-19.

Huber, S.C; Huber, J.L. 1996. Role and regulation of sucrose phosphate synthase in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular*, 47: 431-444.

Hunt, R.; Causton, D.R.; Shipley, B.; Askew, A.P. 2002. A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany*, 90:485-488.

IPCC. 2007. *Climate Change: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Parry, M.L.; Canziani, O.F.; Palutikof, J.P.; *et al*. Eds., Cambridge University Press, Cambridge, UK, 976 pp.

IPCC. 2013. *Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Stocker, T.F.; Qin, D.; Plattner, G.-K.; *et al*. Eds., Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp.

James, J.J.; Rebecca, E.D. 2007. A basis for relative growth rate differences between native and invasive forb seedlings. *Rangel and Ecology e Management*, 60: 395-400.

Kelly, J. W.; Duursma, R. A.; Atwell, B. J.; Tissue, D. T.; Medlyn, B. E. 2015. Drought x CO_2 interactions in trees: a test of the low-intercellular CO_2 concentration (*C*i) mechanism. *New Phytologist*, 209: 1600-1612.

Kim, S. H.; Gitz, D. C.; Sicher, R.C.; Baker, J. T.; Timlin, D. J.; Reddy, V. R. 2007.Temperature dependence of growth, development, and photosynthesis in maize under elevated CO_2. *Environmental and Experimental Botany*, 61:224-236.

Körner, C. 2006. Plant CO_2 responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist*, 172: 393-411.

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.

Larcher, W. 2006. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos, RIMA, 532p.

Leakey, A.D.B; Ainsworth, E.A; Bernacchi, C.J; Zhu, X;Long, S.P; Ort, D.R. 2012. *Photosynthesis in a CO_2-rich atmosphere. In: "Photosynthesis: Plastid Biology, Energy Conversion and Carbon Assimilation"* (Eaton-Rye JJ, Tripathy BC, Sharkey TD eds). Springer, Dordrecht, The Netherlands, p. 733-768.

Lecoeur, J.; Sinclair, R.T. 1996. Field pea transpiration and leaf growth in response to soil water deficits. *Crop Science*, 36:331-335.

Leite, F. 1996. *Crescimento, relações hídricas, nutricionais e lumínicas em povoamento de Eucalyptus grandis em diferentes densidades populacionais*. Dissertação (Mestrado em Solos e Nutrição de Plantas), Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 90p.

Lopes, N.F; Lima, M.G.S. 2015. *Fisiologia da Produção*. Viçosa, MG: Ed. UFV, 492p.

Lorenzi, H. 2002. *Árvores Brasileiras. Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas* Nativas do *Brasil*. 2. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 368 p.

Loreto, F.; Centritto, M.; Chartzoulakis, K. 2003. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress. *Plant, Cell and Environment*, 26:595-601.

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

Maltarolo, B. M.; Teixeira, D. T. F.; Ataide, W. L. S.; Nogueira, G. A. S.; Oliveira neto, C. F. 2015. Avaliação biométrica e metabolismo do carbono em plantas jovens de noni submetidas à deficiência hídrica. *Enciclopédia Biosfera*, 11: 251-265.

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

Marenco, R.A.; Lopes, N.F. 2009. *Fisiologia Vegetal. Fotossíntese, Respiração, Relações Hídricas, Nutrição Mineral*. 3 ed. UFV. Viçosa, MG. 469p.

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.

Marur, J. 1999. Curvas Pressão-Volume e Expansão Foliar em Cultivares de Algodoeiro Submetido a Déficit Hídrico. *Revista Scientia Agrícola,* 56:563-569.

Maxwell, K.; Johnson, G.N. 2000.Chlorophyll fluorescence - a practical guide. *Journal of Experimental Bottany,* 51:659-668.

Meyer, P.D.; Gee, G.W. 1999. Flux-based estimation of field capacity. *Journal of Geotechnical and Geoenvironmental Engineering,* 125:595-599.

Miyazawa, M.; Pavan, M. A.; Muraoka, T.; Carmo, C. A. F. S.; Melo, W. J.1999. Análise química de tecidos vegetais. In: Silva, F. C. (Ed.). *Manual de Análise Química de Solos, Plantas e Fertilizantes*. EMBRAPA, Brasília,172-223p.

Molle, F. R. D. 2011. *Alterações no metabolismo de xiloglucano de reserva em plântulas de Hymanaea courbaril L. (Hayne) Lee and Lang. submetidas ao déficit hídrico*. Tese de Doutorado, Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, São Paulo, SP. 53p.

Morgan, J. M. 1984. Osmoregulação e estresse hídrico em plantas mais altas. *Revisão Anual da Fisiologia Vegetal*, 35:299-319.

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: 810-818.

Naumburg, E.; Loik, M.E.; Smith, S.D. 2004. Photosynthetic responses of Larrea tridentata to seasonal temperature extremes under elevated CO_2. *New Phytologist,* 162: 323-330.

Neves, E. J. M. 1999. *Biomassa e acúmulo de nutrientes nos diferentes compartimentos de Ceiba pentandra (L.) Gaertn e Virola surinamensis (Rol.)Warb plantadas na Amazônia Ocidental Brasileira*. Tese de Doutorado em Ciências Florestais - Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 189p.

Nie, G.Y.; Long, S.P.; Garcia, R.L.; *et al.* 1995. Efects of free-air CO_2 enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf Proteins. *Plant Cell Environ*, 18:855-864.

Novais, R. F.; Barros, N. F.; Neves, J. C. L. 1990. *Nutrição mineral do eucalipto*. In: Barros, N.F.; Novais, R.F. Eds. Relação solo-eucalipto. Viçosa, MG, 330p.

Nowak, R. S.; Ellsworth, D. S.; Smith, S. D. 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO_2 - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, 162: 253-280.

Oliveira, M.F.; Marenco, R.A. 2019. Gas exchange, biomass allocation and water-use efficiency in response to elevated CO_2 and drought in andiroba (*Carapa surinamensis*, Meliaceae). *iForest*, 12: 61-68.

Ortiz, M.; Silva, H.; Silva, P.; Acevedo, E. 2003. Leaf water parameters of wheat (Triticum aestivum L.) and their use in the selection of drought resistant genotypes. *Revista Chilena História Natatural*, 76:219-233.

Parry, M. A.; Andralojc, P. J.; Khan, S.; Lea, P. J.; Keys, A. J. 2002. Rubisco activity: effects of drought stress. *Annals of Botany*, 89: 833-839.

Qaderi, M.M.; Kurepin, L.V.; Reid, D.M. 2006. Growth and physiological responses of canola (Brassica napus) to three components of global climate change: temperature, carbon dioxide and drought. *Physiologia Plantarum*, 128: 710-721.

Radoglou, K.M.; Jarvis, P. G. 1990.Effects of CO_2 enrichment on four poplar clones. I. Growth and leaf anatomy. *Annals of Botany*, 65: 617-626.

Reddy, A. R.; Chiatanya, K.V.; Vivekanandan, M. 2004. Drought induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 161: 1189-1202.

Reichardt, K.; Timm, L.C. 2004. *Solo, Planta e Atmosfera - Conceitos, Processos e Aplicações*. São Paulo: Manole. 478p.

Roden, J. S.; Ball, M. C. 1996. The effect of elevated [CO_2] on growth and photosynthesis of two eucalyptus species exposed to high temperatures and water deficits. *Plant Physiology*, 111: 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.

Salati, E.; Vose, P.B. 1984. Amazon Basin: a system in equilibrium. *Science*, 225: 129-138.

Santos, S. H. M. 2002. Recomendações técnicas - Sumaúma (*Ceiba pentandra* (L.) Gaertn.) - Família Bombacaeae. Belém: Embrapa Amazônia Oriental, 1 folder, 2p.

Saxe, H.; Elisworth, D.S e Heath, J. 1998. Tree and florest functioning in an enriched CO_2 atmosphere. *New Phytologist*, 139: 395-436.

Shvaleva, A.L.; Costa, S.F.; Breia, E.; Jouve, L.; *et al.* 2006. Metabolic responses to water defict in two clones with contrasting drought sensitivity. *Tree Physiology*, 26: 239-248.

Smart, R. E.; Bingham, G. E.1974. Rapid Estimates of Relative Water Content. *Plant Physiol*ogist, 53:258-260.

Stitt, M. 1991. Rising CO_2 levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment*, 14: 741-762.

Stitt, M.; Krapp, A. 1999. The interecion between elevated carbon dioxide and nitrogênio nutrion: the physiological and molecular background. *Plant, Cell and Environment*, 22: 583-621.

Taiz, L.;Zeiger, E. 2013. *Fisiologia Vegetal*.5. ed. Porto Alegre: Artmed, 954p.

Taiz, L.; Zeiger, E.; Moller, M.I.; Murphy, A. 2017. *Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal*. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 888p.

Tourneux, C.; Peltier, G. 1995. Effect of water deficit on photosynthetic oxygen exchange measured using 18 O_2 and mass spectrometry in Solanum tuberosum L. leaf discs. *Plant*, 1954: 570-577.

Turner, N.C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil*, 58:339-366.

Van der Sleen, P.; Groenendijk.; P.; Vlam, M.; Anten, N.P.R.; Boom, A.; *et al*. 2015. No growth stimulation of tropical trees by 150 years of CO_2 fertilization but water-use efficiency increased. *Nature Geoscience*, 8: 24-28.

Von Caemmerer S. 2000. *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. Csiro Publishing, Collingwood, 165p.

Wahid, A.; Gelani, S.; Ashraf, M.; Foolad, M. R. 2007. Heat tolerance in plants: na overview. *Environmental and Experimental Botany*, 61:199-223.

Way, D.A.; Oren, R.; Kroner,Y. 2015. The space-time continuum: the effects of elevated CO_2 and temperature on trees and the importance of scaling. *Plant, Cell and Environment*, 38: 991-1007.

Wellburn, A. R. 1994. The Spectral Determination of Chlorophylls *a* and *b*, as well as Total Carotenoids, Using Various Solvents with Spectrophotometers of Different Resolution. *Journal of plant physiology*, 144: 307-313.

Wilkinson, S.; Davies, W.J. 2002. Sinalização Química Baseada em ABA: A Coordenação de Respostas ao Estresse em Plantas. *Plant, Cell and Environment*, 25:195-210.

Yamori, W.; Nagai, T.; Makino, A. 2011. The rate-limiting step for CO_2 assimilation at different temperatures is influenced by the leaf nitrogen content in several C_3 crop species. *Plant, Cell and Environment*, 34:764-777.

9 APÊNDICES

Tabela 1. Valores de *F* (com valores de *p* entre parênteses) para o efeito das concentrações de CO_2 (CO_2) e dos regimes hídricos (água) sobre os parâmetros avaliados.

Parâmetro	CO_2	Água	CO_2 *x* Água
SPAD	15,90(**0,001**)	32,76(<**0,001**)	26,13(<**0,001**)
A_{max} (µmol m^{-2} s^{-1})	41,25(<**0,001**)	44,75(<**0,001**)	0,98(0,338)
g_s (mol m^{-2} s^{-1})	1,41(0,254)	28,24(<**0,001**)	0,01(0,905)
$C_{i\text{-}max}$ (ppm)	811,58(<**0,001**)	5,23(**0,038**)	0,01(0,944)
E (mmol m^{-2} s^{-1})	1,08(0,317)	20,75(<**0,001**)	0,00(0,976)
R_D (µmol m^{-2} s^{-1})	0,45(0,515)	0,49(0,496)	0,01(0,938)
EUA (mmol mol^{-1})	29,43(<**0,001**)	2,50(0,137)	0,14(0,715)
EIUA (µmol mol^{-1})	22,37(<**0,001**)	6,93(**0,020**)	0,01(0,910)
A_{pot} (µmol m^{-2} s^{-1})	5,52(0,034)	21,31(<**0,001**)	3,91(0,068)
g_{spot}(mol m^{-2} s^{-1})	0,86(0,370)	17,55(**0,001**)	0,11(0,742)
J_{max25} (µmol m^{-2} s^{-1})	3,38(0,087)	10,95(**0,005**)	8,21(0,012)
V_{cmax25} (µmol m^{-2} s^{-1})	28,76(<**0,001**)	3,94(0,069)	1,93(0,188)
F_v/F_m	2,84(0,114)	2,36(0,147)	0,08(0,787)
Ψ_F (6h)	14,21(**0,002**)	47,55(<**0,001**)	2,01(0,178)
Ψ_F (12h)	20,53(<**0,001**)	23,66(<**0,001**)	11,82(**0,004**)
Número de folhas	0,60(0,452)	23,46(<**0,001**)	0,08(0,786)
Número de folíolos	1,18(0,296)	23,83(<**0,001**)	0,05(0,826)
AF (m^2)	2,55(0,132)	43,20(<**0,001**)	0,15(0,701)
MFE (g m^{-2})	48,07(<**0,001**)	0,11(0,750)	0,12(0,738)
CRA (%)	2,72(0,121)	7,05(**0,019**)	4,38(0,055)
TCA-a (cm dia^{-1})	0,07(0,788)	32,22(<**0,001**)	0,10(0,756)
TCA-d (mm dia^{-1})	2,83(0,115)	1,02(0,330)	0,05(0,821)
Δ_{MST} (g)	0,05(0,818)	43,77(<**0,001**)	2,61(0,128)
TCR (g kg^{-1}dia^{-1})	6,04(0,028)	20,37(<**0,001**)	0,22(0,650)
Car (µmol m^{-2})	6,49(0,023)	1,02(0,329)	0,66(0,431)
Chl-a (µmol m^{-2})	75,86(<**0,001**)	14,79(**0,002**)	12,96(**0,003**)
Chl-b (µmol m^{-2})	138,99(<**0,001**)	19,78(**0,001**)	23,75(<**0,001**)
Chl-total (µmol m^{-2})	101,82(<**0,001**)	20,36(<**0,001**)	15,84(**0,001**)
Razão Chl a/b	33,61(<**0,001**)	0,62(0,444)	6,95(**0,020**)
Razão Chl/car	74,19(<**0,001**)	36,88(<**0,001**)	25,23(<**0,001**)
Açúcar (g m^{-2})	25,28(<**0,001**)	0,19(0,674)	10,10(**0,007**)
Amido (g m^{-2})	42,57(<**0,001**)	0,00(0,950)	0,29(0,596)
CNE (g m^{-2})	49,37(<**0,001**)	0,01(0,934)	2,00(0,179)
CCA (kg)	57,91(<**0,001**)	206,55(<**0,001**)	54,78(<**0,001**)
CA (g m^{-2} dia^{-1})	62,15(<**0,001**)	166,83(<**0,001**)	100,24(<**0,001**)
EUAp [g (MS) kg^{-1} (água)]	31,16(<**0,001**)	32,68(<**0,001**)	1,84(0,197)
N_{foliar}(g m^2)	3.50(**0,082**)	0,04(0,846)	0,25(0,627)

*Resultados estatisticamente significativos são mostrados em negrito

SPAD: teor relativo de clorofila; **Ψ_f (06h)**: potencial hídrico foliar medido às 06h; **Ψ_f (12h)**: potencial hídrico foliar ao meio dia; **F_v/F_m:** rendimento quântico máximo do FSII; **TCA-a:** taxa de crescimento absoluto em altura; **TCA-d:** taxa de crescimento absoluto em diâmetro; **CRA:** conteúdo relativo de água foliar; **A_{max}**:

fotossíntese máxima; g_s**:** condutância estomática; C_{imax}**:** concentração intercelular de CO_2; ***E*:** transpiração; A_{pot}**:** fotossíntese potencial; g_{spot}**:** condutância potencial;V_{cmax25}**:** taxa máxima de carboxilação da Rubisco; J_{max25}: taxa de transporte de elétrons; **Car**: carotenoides; **Chl-*a***: clorofila *a*; **Chl-*b***: clorofila *b;* **Chl-total**: clorofila total; **Razão chl*a*/*b***: razão clorofila *a* e clorofila *b*; **Razão chl/car**: razão clorofila total e carotenoides; R_D**:** Respiração no escuro; **EUA:** Eficiência no uso da água; **EIUA:** eficiência intrínseca no uso da água; **MFE:** massa foliar específica; Δ_{MST}**:** incremento em massa seca total; **CCA:** consumo cumulativo de água; **CA:** consumo de água; **CNE:** carboidrato não estrutural; **TCR:** taxa de crescimento relativo; **AF:** área foliar; EUA_p**:** eficiência no uso da água.

Figura 1: Fotos representativas das mudas de *Ceiba pentandra* submetidas aos seguintes tratamentos: **T1**- (400 ppm de CO_2 e 100% da capacidade de campo - CC), **T2**- (400 ppm de CO_2 e 50% da capacidade de campo - CC); **T3**- (800 ppm de CO_2 e 100% da capacidade de campo - CC **T4**- (800 ppm de CO_2 e 50% da capacidade de campo – CC). As fotos são do final do período experimental (138 dias), as setas indicam a altura no início do experimento.