

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E ENGENHARIAS PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS FLORESTAIS

LUCIANA DE SOUZA LORENZONI PASCHOA

ECOFISIOLOGIA DA CASTANHA-DO-BRASIL (Bertholletia excelsa Bonpl.)
FRENTE AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

JERÔNIMO MONTEIRO –ES 2020

LUCIANA DE SOUZA LORENZONI PASCHOA

ECOFISIOLOGIA DA CASTANHA-DO-BRASIL (Bertholletia excelsa Bonpl.) FRENTE AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Ciências Florestais na Área de Concentração Ciências Florestais. Orientador: Prof. Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane.

Coorientadora: Dr^a. Talita Miranda Teixeira Xavier.

Ficha catalográfica disponibilizada pelo Sistema Integrado de Bibliotecas - SIBI/UFES e elaborada pelo autor

Lorenzoni-Paschoa, Luciana de Souza, 1983-

Ecofisiologia da castanha-do-brasil (Bertholletia excelsa Bonpl.) frente as mudanças climáticas / Luciana de Souza Lorenzoni-Paschoa. - 2020.

131 f.: il.

L869e

Orientador: José Eduardo macedo Pezzopane. Coorientadora: Talita Miranda Teixeira Xavier. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.

1. Amazônia. 2. déficit de pressão de vapor. 3. fotossíntese. 4. massa seca. 5. mudanças climáticas. 6. temperatura do ar. I. Pezzopane, José Eduardo macedo. II. Xavier, Talita Miranda Teixeira. III. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. IV. Título.

CDU: 630*38

ECOFISSIOLOGIA DA CASTANHA-DO-BRASIL (Bertholletia excelsa Bonpl.) FRENTE AS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

Luciana de Souza Lorenzoni Paschoa

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais do Centro de Ciências Agrárias Engenharias da Universidade Federal do Espírito Santo, como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em Florestais na Área Ciências Concentração Ciências Florestais.

Aprovada em 12 de fevereiro de 2020.

Prof. Dr. Manuel Fernández Martínez (Examinador externo) Universidade de Huelva

Profa. Dra. Karla Maria Pedra de Abreu (Examinadora externa) Ifes-Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia do Espírito Santo

Kario

Tr. João Vitor Toledo (Examinador externo) Universidade Federal do Espírito Santo

Dra. Talita Miranda Teixeira Xavier (Coorientadora) Universidade Federal do Espírito Santo

Merchan

Prof. Dr. Prof. Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane (Orientador)

Universidade Federal do Espírito Santo

Dedico

À Deus por ter proporcionado oportunidades e colocado anjos em forma de pessoas em meu caminho.

As minhas filhas Giselly e Eduarda e ao meu esposo Mario por serem a minha base emocional.

Aos professores que, em alguma fase acadêmica, foram meus orientadores: Tércio de Souza, Karla Pedra Abreu, Gilson da Silva e José Eduardo Pezzopane.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus, por ter colocado pessoas especiais e necessárias em meu caminho, por ter me iluminado e proporcionado oportunidades para que eu pudesse conhecer e trabalhar com as botânicas e concluir o doutorado.

Aos meus amores maiores, minhas filhas, Giselly e Eduarda, por serem pessoas maravilhosas que só agregam amor e carinho a minha vida. Ao meu esposo, Mário, por ser compreensivo, companheiro, um pai magnífico e por ter me ajudado sempre que necessário. A minha família, a minha mãe Maria Emília, ao meu pai Luciano, aos meus irmãos Paula e Luciano Filho, a minha avó Gilda, pessoa iluminada, a minha tia Elisabete e a minha madrasta Roneuda, pelo amor e carinho durante todos esses anos.

Ao meu orientador, José Eduardo Macedo Pezzopane, por ter aceitado a me orientar, por ter acompanhado de perto todas as etapas do meu trabalho, por ter sido grandemente atencioso, compreensivo e por ser um exemplo de profissionalismo. A Talita Miranda, pela coorientação.

Aos professores que contribuíram durante o meu doutorado: Gilson da Silva, Adair Regazzi, Paulo Cavatti, José Geraldo Cuzzuol e Elzimar Gonçalves. Ao professor Manuel Fernandéz por aceitar compor a minha banca. A professora Karla Pedra, pelas contribuições na banca, por ser amiga e conselheira durante toda a minha vida acadêmica, por acreditar na minha capacidade e proporcionar inúmeras oportunidades.

Ao meu amigo irmão Evandro Ferreira e as minhas grandes amigas Elayne Galvão e Caroline Tavares, pessoas iluminadas que me ajudaram a crescer e ser uma pessoa melhor.

Aos amigos de laboratório: Caroline, Elayne, Mariana, João Vitor, Valéria, Genilda, Elbya, Meg, Talita, Vanessa e Roberto, por sermos uma família. Em especial, agradeço ao João Vitor Toledo, por ter acompanhado meu trabalho de perto e estar sempre pronto para me auxiliar, de forma humilde, em todos os momentos de dúvidas. Ao João Vitor, Mariana, Elbya, Genilda e Roberto pelas ajudas durante a execução dos experimentos, e a Mariana, Elaine, João Vitor e Valéria pelas discussões referentes aos resultados. Agradeço ao Evandro Ferreira da Silva que, apesar de não sermos do mesmo laboratório, me ensinou

muito sobre redação, estatística, psicologia (*rsrsrs*) entre outras coisas, e se disponibilizou sempre que eu precisei. Agradeço a todos os amigos da pós.

À Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado do Espírito Santo – FAPES pela concessão de bolsas de doutorado e auxílio de taxa bancada, por meio do edital PROCAP 2016, e pelo financiamento da pesquisa por meio do edital FAPES/VALE 01/2015.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais –UFES, ao Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal – LMEF/UFES e a Universidade Federal do Espírito Santo, pela oportunidade de qualidade. A empresa Agropecuária Aruanã S. A., em Itacoatiara-AM, em nome da Ana Luiza, pelas sementes pré-germinadas de *B. excelsa* e informações sobre a silvicultura da mesma.

A TODOS, MEU SINCERO OBRIGADA! Cada etapa e cada pessoa durante essa caminhada foi necessária para o meu crescimento e obtenção do êxito!

I Have a Dream Martin Luther King Jr.

RESUMO GERAL

LORENZONI-PASCHOA, Luciana de Souza. Ecofisiologia da castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa* Bonpl.) frente as mudanças climáticas. 2020. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) — Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientadora: Talita Miranda Teixeira Xavier.

A castanha-do-brasil (Bertholletia excelsa Bonpl.) é uma espécie de alta importância para o setor florestal brasileiro, pois gera empregos e renda por meio do extrativismo não madeireiro. A exploração da castanha-do-brasil concentrase em áreas nativas, entretanto existe potencial para a implantação de áreas de cultivo dessa árvore. Para isso, é importante entender a interação clima x espécie em outras regiões, um vez que as mudanças climáticas têm causado uma série de preocupações, relacionada aos possíveis impactos negativos sobre os vegetais. A espécie *B. excelsa* requer uma atenção maior, tendo em vista que já se encontra ameaçada de extinção. Este estudo objetivou avaliar o efeito da temperatura, déficit de pressão de vapor atmosférico (DPV) e das mudanças climáticas, em diferentes níveis de água no solo, na ecofisiologia e na produção de massa seca da castanha-do-brasil. Foram realizados dois experimentos em casas de vegetação climatizadas para simulação de diferentes microclimas. O primeiro teve como objetivo investigar as respostas ecofisiológicas de plantas juvenis de B. excelsa, com e sem deficiência hídrica, em ambientes que simularam o clima da Amazônia Central e em outros dois ambientes de climas contrastantes, sendo um com maior *DPV* e outro com menor temperatura do ar. Verificou-se que plantas de castanha-do-brasil toleram aumento de DPV médio de 0,9 kPa, mas não em redução da temperatura média para 20,9 °C. No segundo experimento, buscou-se verificar a influência de cenários de mudanças climáticas na ecofisiologia de plantas jovens de B. excelsa. Para tal, as plantas foram distribuídas em três cenários: a Amazônia Central atual e os outros dois os cenários de mudanças climáticas estimados pelo IPCC (2013) para 2100: o RCP4.5 e o RCP8.5. Em cada cenário, as plantas foram mantidas com dois níveis de água no substrato: a 90% e a 40 % da capacidade de campo. No presente estudo, as mudanças climáticas impactaram de forma positiva as

plantas jovens da *B. excelsa*. As variações das condições climáticas descritas nos cenários *RCP4.5* e o *RCP8.5* foram benéficas para a ecofisiologia da *B. excelsa*, pois devido ao aumento da [CO₂] atmosférica, houve um incremento na fotossíntese líquida e, consequentemente, na produção de massa seca de plantas irrigadas da espécie estudada. Essas variações nas condições climáticas não intensificaram os prejuízos causados pela deficiência hídrica. A temperatura é o fator que mais pode limitar a fotossíntese e a produção de massa seca da *B. excelsa*. As plantas jovens da espécie estudada suportam o aumento do *DPV* e conseguiram aclimatar-se revertendo os danos causados pelo mesmo. As mudanças climáticas previstas para 2100 beneficiarão a ecofisiologia e produção de massa seca da *B. excelsa*. A deficiência hídrica foi o tratamento que mais prejudicou a espécie, e não foi intensificada pelos ambientes climáticos testados.

Palavras-chave: Amazônia, déficit de pressão de vapor, fotossíntese, massa seca, mudanças climáticas, temperatura do ar.

ABSTRACT

LORENZONI-PASCHOA, Luciana de Souza. Ecophysiology of Brazil nuts (Bertholletia excelsa Bonpl.) In the face of climate change. 2020. Thesis (Doctorade in Forest Sciences) - Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: José Eduardo Macedo Pezzopane. Co-advisor: Talita Miranda Teixeira Xavier.

The Brazil nut tree (Bertholletia excelsa Bonpl.) are important for the Brazilian forest sector because they generate jobs and income through non-timber extraction. The exploitation of Brazil nuts is concentrated in native areas, however there is potential for the establishment of cultivation areas. For this it is important to understand the interaction climate x species in other regions. In addition, climate change has caused a number of concerns as it can harm plant species. B. excelsa requires greater attention as it is already threatened with extinction. This study aimed to evaluate the effect of temperature, atmospheric vapor pressure deficit (DPV) and climate change on different soil water levels on the ecophysiology and dry mass production of Brazil nuts. Two experiments were carried out in acclimatized greenhouse houses to simulate different microclimates. The first aimed to investigate the ecophysiological responses of juvenile plants of *B. excelsa*, with and without water deficiency, in environments simulating the climate of central Amazonia and in two other contrasting climates, one with higher DPV and one with lower air temperature. Brazil nut plants have been found to tolerate an average DPV increase of up to 0.9 kPa, but not a reduction in average temperature to 20.9 °C. The second experiment aimed to verify the influence of climate change scenarios on the ecophysiology and dry mass production of young B. excelsa plants. To this end, the plants were distributed in three scenarios: the current central Amazon and the other two climate change scenarios estimated by the IPCC (2013) for 2100: RCP4.5 and RCP8.5. In each scenario the plants were maintained with two levels of substrate water: 90% and 40% of field capacity. In the present study, climate change had a positive impact on young *B. excelsa* plants. The variations in climatic conditions described in scenarios RCP4.5 and RCP8.5 were beneficial for ecophysiology, because due to the increase of atmospheric [CO₂], there was an increase in net photosynthesis and, consequently, in the dry mass production of irrigated plants. by *B. excelsa*. These variations in climatic conditions did not intensify the damage caused by water deficiency in plants with water deficiency. Temperature is the factor that most limits photosynthesis and dry matter production of *B. excelsa*. Young plants of the studied species support the increase in *DPV* and have managed to acclimate to reverse the damage caused by it. As reduced climate change for 2100 beneficiaries of ecophysiology and dry matter production of *B. excelsa*. Water deficiency was the treatment that most harmed the species, and was not intensified by the climatic environments tested.

Keywords: Amazon, vapor pressure deficit, photosynthesis, dry mass, climate change, air temperature.

SUMÁRIO

1	INTROD)UÇÃO	14
2	OBJETI'	VOS	16
2.1		IETIVO GERAL	
2.2		IETIVOS ESPECÍFICOS	
3	REVISÃ	O DE LITERATURA	17
3.1 3.2	INFI	DANÇAS CLIMÁTICAS LUÊNCIA DE FATORES METEOROLÓGICOS NA OGIA VEGETAL	
3.3	CAS	STANHA DO BRASIL E SUA IMPORTÂNCIA	26
REI	FERÊNC	IAS	30
		1	
RES	SPOSTA -BRASIL	S ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS JUVENIS DE CASTANHA- (<i>Bertholletia excelsa</i> Bonpl.) EM DIFERENTES CONDIÇÕES	
CLI	MATICA:	S	43
RE			
4	INTROD	DUÇÃO	45
5		IAL E MÉTODOS	
5.1		SENHO EXPERIMENTAL	
		Preparação das plantas (Item 1 do fluxograma)	
		Caracterização dos ambientes climáticos (Item 2 do fluxograma)	
		Análises ECofisiológicas (Item 4 do fluxograma)	
		Análise de dados (Item 5 do fluxograma)	
6		TADOS	
6.1		DCAS GASOSAS	
6.2		CIÊNCIA DO FOTOSSISTEMA II	
6.3	ÍND	ICE DE CLOROFILA	59
6.4	PO1	FENCIAL HÍDRICO FOLIAR	60
6.5	AÇÚ	ÚCARES SOLÚVEIS E AMIDO DDUÇÃO DE MASSA SECA	61
6.6	PRO	DDUÇAO DE MASSA SECA	61
6.7		AÇÃO ENTRE VARIÁVEIS	
7		SÃO	
8	CONCL	USÕES	70
REI	FERÊNC	IAS	71

CAPÍTULO 2	83
IMPACTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NA ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS DE CASTANHA-DO-BRASIL (<i>Bertholletia excelsa</i> Bong	ol.)
RESUMO	84
9 INTRODUÇÃO	86
10 MATERIAL E MÉTODOS	89
10.1 LOCAL DE ESTUDO	
10.2.1 Preparação das plantas (Item 1 do fluxograma)	90
10.2.2 Definição dos cenários (Item 2 do fluxograma)	
10.2.4 Análises ecofisiológicas (Item 4 do fluxograma)	
10.2.4.1 Determinação das trocas gasosas	
10.2.4.2 Extravasamento de eletrólitos	94
10.2.4.3 Índice de clorofila	
10.2.4.5Determinação de açúcares solúveis totais e amido	
10.2.4.6Produção de massa seca	
10.2.5 Análise de resultados (Item 5 do fluxograma)	96
11 RESULTADOS	97
11.1 PRODUÇÃO DE MASSA SECA	97
 11.2 DETERMINAÇÃO DE TROCAS GASOSAS 11.3 EXTRAVASAMENTO DE ELETRÓLITOS E ÍNDICE DE CLOROFIL 	97 Δ
TI.3 EXTRAVAGAMENTO DE ELETROEITOS E INDIGE DE GEORGITE	
11.4 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR	
11.5 DETERMINAÇÃO DE AÇÚCARES SOLÚVEIS TOTAIS E AMIDO 11.6 RELAÇÃO ENTRE VARIÁVEIS	102 103
12 DISCUSSÃO	
13 CONCLUSÕES	
REFERÊNCIAS	
CONCLUSÕES GERAIS	
APÊNDICE A - Descrição das casa de vegetação	125
APÊNDICE B – Descrição das câmaras de topo aberto (OTCs)	
APÊNDICE C - Fotos das mudas da <i>B. excelsa</i> realizadas ao final do	
capítulo 1	130
APÊNDICE D - Fotos das mudas da B. excelsa realizadas ao final do	
capítulo 2	131

1 INTRODUÇÃO

A Bertholletia excelsa Bonpl., é popularmente chamada de castanha-dopará e atualmente foi denominada de castanha-do-brasil para efeito de comércio exterior. É uma espécie arbórea pertencente à família Lecythidaceae, nativa da região Amazônica. Essa espécie possui grande importância no setor econômico florestal como produto florestal não madeireiro em toda a Pan-Amazônia (FERREIRA et al., 2016a). A comercialização da castanha-do-brasil se dá pelas vendas de suas sementes, a castanha, e subsidia o sustento de milhares de famílias da região por meio do extrativismo, como grupos indígenas da Bolívia, Brasil e Peru (KALLIOLA; FLORES, 2011; MOLL-ROCEK; GILBERT; BROADBENT, 2014). Essa espécie encontra-se na lista de espécies ameaçadas de extinção na *The* IUCN *Red List of Threatened Species* (IUCN, 2019) e no Livro Vermelho da Flora do Brasil (MARTINELLI; MORAES, 2013). Em ambas as listas, a castanha-do-brasil está classificada como espécie vulnerável e isso se deve à exploração florestal intensa que afeta principalmente espécies mais sensíveis às perturbações antrópicas (ANGELO; ALMEIDA; CALDERON, 2013).

Diante da vulnerabilidade ecológica existente e da relevância econômica que a castanha-do-brasil possui para o Brasil, há crescente interesse no cultivo em diferentes sistemas de plantios de castanhais voltados para fins comerciais. Contudo, ainda existem poucos plantios de castanhais, e todos estão localizados ao norte do Brasil (NEVES; WADT; GUEDES, 2016). Apesar da espécie possuir potencial para ser cultivada nas demais regiões, a deficiência de conhecimento sobre o cultivo em diferentes climas pode estar limitando a expansão dos castanhais de *B. excelsa*.

Cultivar uma espécie vegetal em um clima diferente do seu local de ocorrência pode impactar sua fisiologia visto que as plantas podem não sobreviver ou apresentar um crescimento menor, o que influencia diretamente na produção (DA SILVA et al., 2015; LURGI; LÓPEZ; MONTOYA, 2012). Por outro lado, há espécies vegetais que possuem capacidade de aclimatação em diferentes climas. Assim, o conhecimento sobre o crescimento inicial e a ecofisiologia da castanha-do-brasil em diferentes climas pode contribuir para a tomada de decisões sobre projetos de implantação de castanhais em outras regiões.

As mudanças climáticas estão entre os fatores que podem agravar a vulnerabilidade da castanha-do-brasil em seu ambiente natural. Tais mudanças devem-se ao aumento da concentração de gases de efeito estufa, principalmente o CO₂, os quais influenciam na elevação da temperatura média global (IPCC, 2007) e, consequentemente, alterações da precipitação. Pesquisas científicas apontam que todas as regiões mundiais estão vulneráveis aos efeitos futuros das mudanças climáticas (MARENGO et al., 2011).

Dentre os ecossistemas que são altamente sensíveis ao clima está a Amazônia, local de ocorrência da castanha-do-brasil, que encontra-se em um quadro de maior sensibilidade às mudanças climáticas (PHILLIPS et al., 2010; TODD et al., 2011). A preocupação com a Amazônia se dá devido à sensibilidade de espécies florestais às alterações dos fatores climáticos, de forma que é importante a compreensão do impacto das mudanças climáticas futuras sobre espécies que compõem esse ambiente (DA SILVA et al., 2015; FELDPAUSCH et al., 2016). Por meio desse conhecimento, poder-se-á refletir sobre a possibilidade de desenvolvimento de pesquisas com o objetivo de realizar o melhoramento fisiológico da castanha-do-brasil, caso a mesma apresente dificuldades de aclimatação às mudanças climáticas.

Diante do exposto, questiona-se: o cultivo da castanha-do-brasil pode ser expandido para condições climáticas diferentes da sua região de ocorrência? Como será o comportamento ecofisiológico e a produção de massa seca de plantas jovens de castanha-do-brasil, caso ocorra as possíveis mudanças climáticas? As mudanças climáticas agravarão o quadro de ameaça ao qual a castanha-do-brasil se encontra? Para responder tais perguntas, a presente tese subdivide-se em dois capítulos. No primeiro, investigou-se a ecofisiologia e a produção de massa seca de plantas da *B. excelsa*, irrigadas e sob deficiência hídrica, no clima da Amazônia Central e em outros dois climas contrastantes: um clima com maior *DPV* e outro com menor temperatura do ar. No segundo capítulo, analisou-se o comportamento ecofisiológico de plantas jovens de *B. excelsa* diante de dois cenários de mudanças climáticas: *RCP 4.5* e *RCP 8.5*.

2 OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GERAL

Avaliar o efeito da temperatura, déficit de pressão de vapor atmosférico, concentração atmosférica de CO₂ e das mudanças climáticas, em diferentes níveis de água no solo, na ecofisiologia e produção de massa seca da castanhado-brasil.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

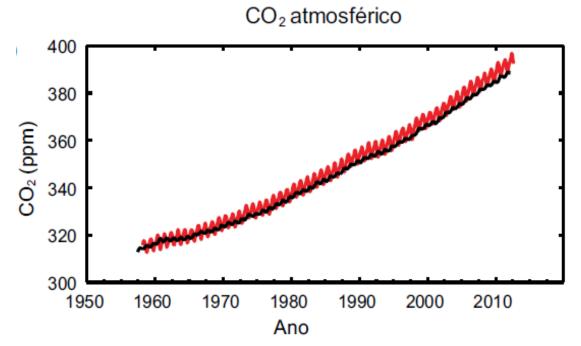
- Investigar a ecofisiologia e a produção de massa seca de plantas da B. excelsa, irrigadas e sob deficiência hídrica, no clima da Amazônia Central e em outros dois climas contrastantes: um clima com maior DPV e outro com menor temperatura do ar (Capítulo 1).
- Analisar o comportamento ecofisiológico de plantas de *B. excelsa* diante de dois cenários de mudanças climáticas: *RCP 4.5* e *RCP 8.5* (Capítulo 2).

3 REVISÃO DE LITERATURA

3.1 MUDANÇAS CLIMÁTICAS

As mudanças climáticas estão relacionadas com o aumento de gases de efeito estufa provenientes de emissões antropogênicas que são responsáveis pelo efeito estufa em nível global, conforme descrito Painel no Intergovernamental de Mudanças Climáticas (International Panel on Climate Change - IPCC) (IPCC, 2007, 2013). As emissões excessivas de gases de efeito estufa, como o dióxido de carbono (CO₂), metano e óxido nitroso, podem provocar alterações permanentes e irreversíveis no clima e no ciclo hidrológico em nível global e regional (PIROVANI et al., 2018). Dentre esses gases, o CO2 é o que mais contribui para a intensificação do efeito estufa devido ao maior aumento relativo do mesmo na atmosfera (DA SILVA et al., 2017). Em 2011, as concentrações de CO₂ foram de 391 ppm, o que representa em aproximadamente 40% excedente dos níveis pré-industriais (IPCC, 2013) e atualmente está em 415 ppm (OBSERVATÓRIO MAUNA LOA, 2020) (Figura 1).

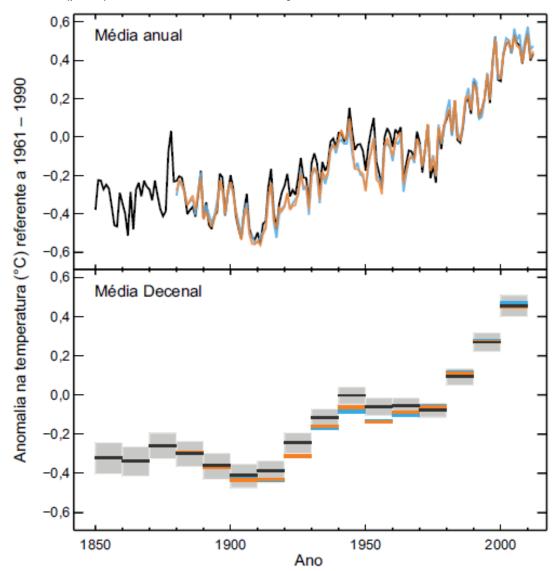
Figura 1 – Concentrações atmosféricas de dióxido de carbono (CO₂) de Mauna Loa (19° 32'N, 155° 34' O – linha vermelha) e Polo Sul (89° 59'S, 24° 48' O – linha preta) desde 1958.



Fonte: IPCC (2013).

O aumento da concentração de gases de efeito estufa na atmosfera terrestre tem propiciado alterações no balanço de radiação solar do planeta, causando o aquecimento da superfície da Terra (Figura 2) por meio do efeito estufa (IPCC, 2007). Nesse sentido, se a taxa de aumento dos gases de efeito estufa continuar pelos séculos futuros no planeta, haverá alterações nas temperaturas médias globais e as mesmas atingirão valores maiores que os atuais.

Figura 2 – Média global observada das anomalias combinadas da temperatura da terra e da superfície dos oceanos, de 1850 a 2012 a partir de dois conjuntos de dados. Painel superior: valores médios anuais. Painel inferior: valores médios por década, incluindo a estimativa de incerteza para um conjunto de dados (preto). As anomalias são em relação à média de 1961–1990.



Fonte: IPCC (2013).

Por meio de estimativas atuais, os modelos do IPCC demonstram um aquecimento de até 4,8 °C até 2100, conforme os cenários projetados (IPCC, 2013). O aquecimento global pode promover eventos extremos em todo o planeta, por exemplo, no Brasil pode-se citar o furação Catarina (março de 2004), a seca da Amazônia (em 2005) e as secas verificadas no Sul do Brasil (em 2004, 2005 e 2006) (MARENGO et al., 2011).

Esse aumento na temperatura causa um aquecimento nas águas oceânicas superficiais interferindo no regime de ventos, que por sua vez, influenciam no deslocamento de nuvens responsáveis pelas chuvas (KIMBALL et al., 2001; REICH et al., 2016; SCHULTZ, 2000). Nesse sentido, o regime de precipitação pode ser alterado, de forma que em algumas regiões há um aumento da intensidade de precipitação em detrimento da intensidade comum em outras regiões. Mesmo nas regiões que há maior volume de chuva, esta poderá ser mal distribuída, gerando estações secas mais prolongadas. As previsões futuras apontam que a diminuição de chuvas em alguns locais contribuirão para o aumento da quantidade de áreas com climas áridos no mundo (IPCC, 2013). A América do Sul é a região que mais haverá diminuição de chuvas no século XXI, apresentando 1-1,5 mm/dia. Nessa região, a Amazônia é alvo de maior atenção, depois do Nordeste (LURGI; LÓPEZ; MONTOYA, 2012; PHILLIPS et al., 2010; TODD et al., 2011). Pois essa região sofreu em 2005 uma grande seca, a mais intensa dos últimos 100 anos, e em 2009 aconteceu o contrário. Nesse ano de 2009, houve um acúmulo de chuva em um menor período de tempo na região norte da Amazônia causando enchentes (MARENGO et al., 2011). No ano de 2010, também houve uma seca que afetou as áreas do noroeste, centro e sudoeste da Amazônia. Um fator alarmante é que essa seca de 2005 pode se repetir, tendo chance de 50% de aumento dessa possibilidade até 2030 e de até 90% em 2100, devido a uma grande estiagem a cada 20 anos (COX et al., 2008).

A alteração da precipitação interfere diretamente na umidade relativa atmosférica. A diferença entre a pressão estabelecida pela quantidade de vapor d'água presente no ar e a pressão máxima que pode ser atingida é nomeada como déficit de pressão de vapor atmosférico (*DPV*), o qual interfere na ecofisiologia dos vegetais (ALVARENGA et al., 2014; DUURSMA et al., 2014; MARENCO et al., 2014).

As oscilações dos fatores meteorológicos afetam diretamente o metabolismo dos vegetais podendo alterar o padrão de crescimento e desenvolvimento dos mesmos (FELDPAUSCH et al., 2016). Em nível global, as consequências provocadas pelas mudanças climáticas podem atingir os biomas, tornando-os vulneráveis a essas alterações e, muitas vezes, aumentando a mortalidade de indivíduos que compõem a flora (DA SILVA et al., 2015; FAUSET et al., 2019). Pode ainda implicar na extinção de espécies vegetais mais sensíveis e com menor capacidade de aclimatação (DA SILVA et al., 2017; TAN et al., 2017).

Muito tem sido as políticas internacionais e nacionais que se preocuparam em diminuir a emissão de gases de efeito estufa, a saber: O Protocolo de Montreal (1989), o Protocolo de Kyoto (2005), a COP21 (21ª Conferência das partes da Convenção Quadro das Nações Unidas Sobre Alterações Climáticas-UNFCCC) em Paris (2015), a COP22 (2016) e, no Brasil, a Lei Federal 12.187 (2009) que institui a política nacional sobre mudança do clima.

O Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (IPCC) foi criado em 1988 pelo Programa das Nações Unidas para o Meio Ambiente (PNUMA) e a Organização Meteorológica Mundial (OMM). O IPCC utiliza modelos matemáticos, baseados em dados passados de emissões de gases de efeito estufa (GEE) lançados à atmosfera, para inventariar as emissões de GEE. Por meio desse inventário, o IPCC estima as possíveis alterações climáticas, nacionalmente e regionalmente, considerando o forçamento radiativo causado pelos GEE, em relação aos valores pré-industriais.

O último relatório do IPCC (2013), denominado AR5 (quinto relatório), foi lançado em três volumes: A base da ciência física, desenvolvido pelo Grupo de Trabalho I (WG I); Impactos, Adaptação e Vulnerabilidade, escrito pelo Grupo de Trabalho II (WG II); e Mitigação e Mudanças Climáticas, estabelecido pelo Grupo de Trabalho III (WG III).

O WG I do AR5 (IPCC, 2013) tem como objetivo avaliar as novas evidencias das alterações climáticas embasado em muitas análises científicas independentes por meio de observações do sistema climático, registros do paleoclima, estudos teóricos de processos climáticos e simulações a partir de modelos climáticos. Para a construção do AR5, o WG I baseia-se na contribuição

do WG I no penúltimo relatório do IPCC, o Quarto Relatório de Avaliação do IPCC (2007), e incorpora novas descobertas de pesquisas posteriores.

O IPCC, no WG I do AR5, desenvolveu cenários de mudanças climáticas projetados para até o final do século XXI. Esses cenários são conhecidos por Patamares de Concentração Representativos (RCPs - Representative Concentration Pathways) e, considerando os GEE provenientes de ações antrópicas e emitidos à atmosfera, reproduzem o possível aumento da temperatura da superfície terrestre global. Os RCPs são nomeados conforme seu forçamento radiativo total próximo ao ano de 2100, e referente a 1750, e representam uma gama de políticas climáticas do século XXI. Constituem-se em quatro cenários de mudanças climáticas: um cenário de mitigação onde o nível de forçamento radiativo é muito baixo (RCP 2.6), dois cenários de estabilização até o final do século XXI (RCP 4.5 e RCP 6) e um cenário com altas emissões de GEE (RCP 8.5), conforme descrito na tabela 1.

Tabela 1 – Cenários de mudanças climáticas para 2100: Caminhos de Concentração Representativos (RCP), gases de efeito estufa (GEE), dióxido de carbono (CO₂), watts por metro quadrado (W/m²), partes por milhão (ppm) e graus Celsius (°C)

Cenários	Descrição
RCP2.6	Ocorrerá um pico na concentração de CO ₂ de 421 ppm e de ~3 W m ⁻² no forçamento radiativo no início do século XXI e diminuirá substancialmente até 2100, atingindo um forçamento radiativo 2,6 W m ⁻² . A superfície terrestre global terá um aquecimento entre 0,3 e 1,7 °C, conforme a região.
RCP4.5	Haverá um pico na concentração de CO ₂ de 538 ppm e 4,5 W m ⁻² no forçamento radiativo por volta da metade do século XXI e estabilizará até 2100. A superfície terrestre global terá um aquecimento entre 1,1 e 2,6 °C, conforme a região.
RCP6	A concentração de CO ₂ chegará em 670 ppm e o forçamento radiativo em 6 W m ⁻² , sendo esse o valor máximo e com estabilização depois de 2100. A superfície terrestre global terá um aquecimento entre 1,4 e 3,1 °C, conforme a região.
RCP8.5	Crescente emissão de GEE, levando uma concentração de 936 ppm de CO ₂ e a um forçamento radiativo de 8,5 W m ⁻² até 2100. A superfície terrestre global terá um aquecimento entre 2,6 e 4,8 °C, conforme a região.

Fonte: Adaptado de IPCC (2013).

3.2 INFLUÊNCIA DE FATORES METEOROLÓGICOS NA ECOFISIOLOGIA VEGETAL

O clima de uma região é caracterizado pelos padrões gerais locais de temperatura, precipitação, umidade, vento e radiação (CHEN; CHEN, 2013), sendo um fator importante na limitação da distribuição regional de espécies na Terra, delimitando diferentes ecossistemas terrestres (ZHOU; WANG, 2000). A limitação regional das plantas pelo clima se dá devido à adaptação das mesmas a uma determinada condição climática, em que a alteração dessa condição pode tornar-se estressante para as mesmas. Dentre os fatores climáticos, a temperatura, o déficit de pressão de vapor de água (*DPV*), a concentração de CO₂ atmosféricos e a disponibilidade hídrica no solo, quando acima do ótimo, podem causar estresse abiótico na planta, podendo prejudicar a expressão do seu potencial genético de desenvolvimento (MARENCO et al., 2014a).

A temperatura é um fator meteorológico que influencia diretamente no crescimento das plantas e possui relação com a distribuição das plantas em ambientes distintos (MITTLER, 2006). A capacidade de aclimatar-se à variação de temperatura ambiental é importante para a sobrevivência das plantas, uma vez que as mesmas não podem locomover-se de ambiente com temperatura desfavorável para condições ótimas. Dentre os processos fisiológicos na planta, a capacidade de aclimatação da fotossíntese é a mais importante, porque esse é um processo sensível à temperatura nas plantas (YAMORI; HIKOSAKA; WAY, 2014). A fotossíntese responde diferentemente conforme a temperatura em que é submetida, podendo ser descrita como uma curva parábola com uma temperatura ideal e inibição da mesma em temperaturas baixas e altas (BERRY; BJORKMAN, 1980).

A maioria das plantas possuem plasticidade fenotípica considerável para aclimatar seu processo fotossintético às temperaturas, o que permite um ajuste fisiológico para que a eficiência fotossintética não seja prejudicada com a mudança na temperatura (YAMORI et al., 2006, 2008; YAMORI; NOGUCHI; TERASHIMA, 2005). Contudo, a capacidade inerente para a temperatura de aclimatação de fotossíntese é diferente entre os grupos de plantas (WAY; YAMORI, 2014). Considerando o grupo de plantas de metabolismo C₃, existem diferenças interespecíficas na aclimatação do processo fotossintético à

temperatura. A capacidade de aclimatação a diferentes temperaturas é distinta entre espécies florestais, mesmo entre espécies sensíveis e tolerantes ao frio, e entre ecótipo das mesmas espécies, conforme a origem de seus habitats (PEARCY, 1977).

Temperaturas maiores que as condições ótimas podem prejudicar o processo fotossintético das plantas de diferentes formas: redução da síntese de clorofilas e aceleração de sua degradação (MATHUR; AGRAWAL; JAJOO, 2014), o que afeta a fotossíntese por causa da diminuição da captação de energia necessária para os processos fotoquímicos; aumentando a fotorrespiração, aumentando os gastos energéticos e diminuindo a quantidade de carbono líquido fixado na biomassa vegetal (HAGEMANN; BAUWE, 2016); aumento da desativação da enzima Rubisco (Ribulose-1, 5-bisfosfato Carboxilase/oxigenase) devido à sensibilidade da enzima Rubisco ativasse a temperaturas altas, sendo necessária a síntese isomórfica da mesma como forma de aclimatação (MARENCO et al., 2014a); interferem na fluidez de membranas que, quando pertinentes aos tilacoides, alteram a condutividade iónica e a atividade de fosforilação; alteração da cadeia transportadora de elétrons por meio da mudança do equilíbrio entre e as plastoquinonas e aumenta a atividade metabólica dos tecidos vegetais, aumentando assim a respiração (COSTA et al., 2017).

Por outro lado, temperaturas abaixo do ótimo também causam danos aos vegetais, pelos seguintes motivos: baixa atividade enzimática, baixa atividade da Rubisco e dificuldade de manutenção da fluidez de membranas (NASCIMENTO; MARENCO, 2013). Para que as plantas se aclimatem à baixas temperaturas, são necessários maiores quantidades de enzimas fotossintéticas, como as enzimas do ciclo de Calvin Benson, incluindo a Rubisco e aquelas de síntese de sacarose, incluindo a sacarose-fosfato sintase (SPS) (HOLADAY et al., 1992). Para compensar a diminuição das atividades das enzimas em menores temperaturas é necessário aumentar a quantidade das mesmas. Uma outra forma de superar a menor atividade das enzimas é por meio da ação de proteínas que produzem isomorfas de enzimas com desempenho aprimorado à baixa temperatura (YAMORI; HIKOSAKA; WAY, 2014).

Outro processo relevante para aclimatação da planta à baixa temperatura é o ajuste da fluidez das membranas celulares, resultando na manutenção da função celular. Para que ocorra o ajuste da fluidez de membranas, é necessário que ocorra uma alteração na composição de ácidos graxos que compõem a bicamada fosfolipídica da membrana (MURAKAMI, 2000; SUNG et al., 2003).

Influenciado pela temperatura e umidade relativa de vapor de água na atmosfera, o DPV afeta a condutância estomática, contudo pouco se sabe sobre os processos fisiológicos em vegetais relacionados ao DPV (DUURSMA et al., 2014). Em altos DPVs, há uma tendência de maior transpiração, o que leva a uma redução da condutância estomática (COSTA; MARENCO, 2007). O fechamento dos estômatos ocorre para que a planta evite perder água por meio da transpiração, em uma velocidade superior a sua capacidade de absorção e transporte de água pela planta (OREN et al., 1999). Como consequência da redução da condutância estomática (g_s), a fotossíntese consequentemente é afetada pela baixa disponibilidade de substrato para a carboxilação (MARENCO et al., 2014a).

Os efeitos diretos do CO₂ na fotossíntese são positivos, pois propiciam altas [CO₂] no cloroplasto, estimulando a taxa de carboxilação na Rubisco, uma das enzimas mais importantes no ciclo de Calvin – Benson. A carboxilação é aumentada em detrimento da oxigenação, e assim, também há menores taxas de fotorrespiração (BERNACCHI et al., 2001; SAGE; KUBIEN, 2007). Há um momento em que a concentração interna de CO2 fica suficientemente alta, e as taxas de assimilação líquida de CO2 ficam saturadas e não respondem mais aos aumento no substrato, ocorrendo uma limitação da fotossíntese devido à insuficiência da regeneração por fosfato inorgânico (Pi) (FARQUHAR; VON CAEMMERER; BERRY, 1980). Devido à estabilização da fotossíntese e à sensibilidade dos estômatos a [CO₂] atmosférico, em alta [CO₂] normalmente a gs é reduzida (WAY; OREN; KRONER, 2015). A sensibilidade dos estômatos das plantas à [CO2] ambiental ainda não é tão bem compreendida, mas a sensibilidade das plantas é específica de cada espécie, sendo mais evidentes em angiospermas (BRODRIBB et al., 2009; BRODRIBB; MCADAM, 2013; KIM et al., 2010). O influxo de CO2 para o mesófilo foliar está associado à perda de água por meio da transpiração (E) nos estômatos das folhas, desse modo, com a redução de g_s , diminui a E, e pode aumentar a eficiência instantânea no uso da água no nível da folha (WUE), definido como A/E (AINSWORTH; LONG, 2004).

Mesmo que as atuais concentrações atmosféricas de CO₂ sejam superiores aos níveis existentes há 2 milhões de anos, as plantas C₃ realizam seus processos fotossintéticos com uma concentração interna de CO₂ abaixo do ponto de saturação. Com isso, espera-se que o aumento do CO₂ estimado estimule a fotossíntese das árvores com menores necessidades de água no solo (AINSWORTH; ROGERS, 2007).

A disponibilidade hídrica no solo é tida como um dos fatores que determinam o crescimento vegetal devido, principalmente, à sua influência na fotossíntese. Além da fotossíntese, a redução do alongamento celular, proveniente da diminuição do fluxo de seiva pelos vasos condutores, que, por sua vez, ocorre devido à redução da pressão de turgor nas células vegetais, é causado pelo estresse hídrico, que prejudica o crescimento vegetal (BUCKLEY, 2016). Além disso, plantas submetidas a um estresse hídrico prolongado apresentam senescência precoce de folhas devido, entre outros fatores, ao aumento da taxa de degradação de clorofila (CARDOSO, 1997; SILVA et al., 2016). Contudo, a diminuição da abertura de estômatos e, consequentemente, a diminuição da condutância estomática do mesófilo são os efeitos imediatos do estresse hídrico (FLEXAS et al., 2012). Outros processos secundários afetados pela falta de água no solo são: transporte de íons, metabolismo de nutrientes, desenvolvimento celular, insuficiência de água para executar a translocação de solutos, aumento da temperatura foliar e crescimento e acúmulo de osmólitos (FURLAN et al., 2014; ZARGAR et al., 2017).

De uma forma geral, é importante ressaltar que os fatores climáticos não agem isoladamente na fisiologia vegetal e a ação de um fator pode estar associada a prejuízos decorrentes de outros fatores. Outro aspecto relevante é que as respostas da plantas diferem em condições não ótimas ao seu desenvolvimento, existindo aquelas tolerantes que tentam superar o estresse por meio de modificações nas características morfofisiológicas e bioquímicas, enquanto há outras mais suscetíveis, as quais desenvolvem sintomas de estresse (CHAKRABORTY et al., 2015). Diante disso, é relevante estudar o desenvolvimento de plantas com interesse comercial em climas diferentes do seu ótimo, para que assim possa-se subsidiar projetos de implantação dessas culturas em outras regiões.

3.3 CASTANHA DO BRASIL E SUA IMPORTÂNCIA

A castanha-do-brasil, *Bertholletia excelsa* Bonpl., possui diversos nomes populares, sendo conhecida como castanha-do-pará, castanha-do-maranhão, castanha-da-amazônia, castanha-do-brasil e castanheira. Essa espécie possui o gênero monoespecífico, única do gênero *Bertholletia*, destacando-se como uma dentre as mais importantes economicamente da família Lecydhidaceae.

A castanha-do-brasil constitui-se em uma árvore que pode alcançar até 60 metros de altura, é considerada clímax dependente de luz devido à sua necessidade por luminosidade em seu desenvolvimento inicial nas florestas (MACHADO et al., 2017; MOLL-ROCEK; GILBERT; BROADBENT, 2014; SILVA DIONISIO et al., 2017). Algumas árvores dessa espécie começam seu ciclo reprodutivo quando atingem o *DAP* (diâmetro a altura do peito) entre 10 e 50 cm, contudo árvores com *DAP*s entre 50 e 100 cm estão em processo de consolidação da produção (WADT; KAINER; GOMES-SILVA, 2005). Seus frutos possuem a forma arredondada, semelhante a um "coco", conhecido como ouriço, recobertos por um maciço lenhoso, e possuem em seu interior cerca de 10 a 25 sementes, as quais são conhecidas como castanhas ou amêndoas (Figura 3).

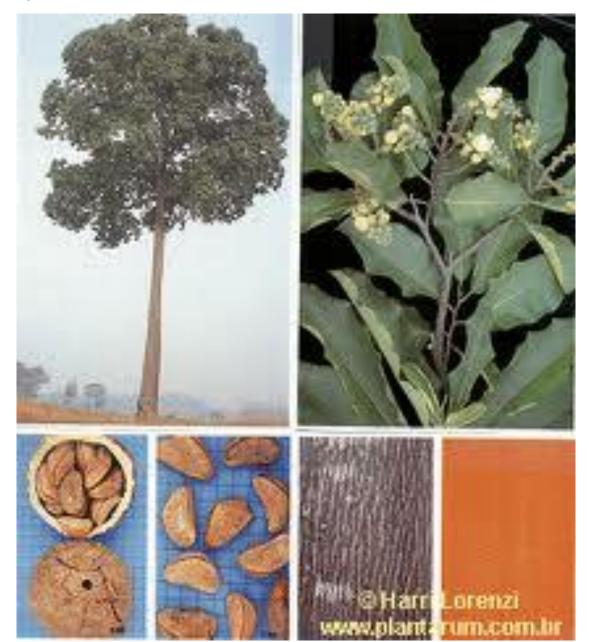


Figura 3 – Castanha-do-brasil Bertholletia excelsa Bonpl.

Fonte: Lorenzi (2002).

Essa espécie normalmente ocorre em aglomerações formando os castanhais, onde a predominância é de árvores adultas com idades próximas entre as mesmas, visto que seu recrutamento depende de clareiras que, normalmente, não acontecem quando os castanhais estão estabelecidos (NEVES; WADT; GUEDES, 2016). Esses castanhais ocorrem em florestas de terras firmes em toda a região da Amazônia e em diferentes países, como: Guianas, Suriname, Colômbia, Venezuela, Peru, Bolívia e Brasil, totalizando uma área de floresta de aproximadamente 325 milhões de hectares (SHEPARD;

RAMIREZ, 2011). Sua distribuição é ampla, contudo irregular, pois há locais com castanhais formados por 5 a 10 indivíduos em um hectare e há locais, em uma mesma floresta, que possui baixa densidade de indivíduos dessa espécie (SCOLES, 2011).

A coleta das castanhas, provenientes desses castanhais, ocorre por meio da exploração extrativista e são fontes geradoras de renda e empregos para milhares de trabalhadores locais. Seu processamento nas cooperativas é realizado por trabalhadores constituídos, em maior proporção, por mulheres (DUCHELLE; KAINER; WADT, 2014). O extrativismo da castanha-do-brasil iniciou-se durante o povoamento da bacia Amazônica e a partir de 1910, período em que ocorreu a decadência da borracha (*Hevea brasiliensis*), passou a ser o produto florestal não madeireiro mais importante do norte do Brasil para a exportação (KALLIOLA; FLORES, 2011; THOMAS et al., 2015). No final da década de 1920, iniciou-se o processo de beneficiamento da castanha, ou seja, o descascamento da mesma (NEVES; WADT; GUEDES, 2016). Na região norte do Brasil, a castanha-do-brasil corresponde a 95,8% da extração de produtos vegetais não madeireiro, rendendo R\$72,1 milhões no ano de 2013 (IBGE, 2013). No ano de 2018, a castanha-do-brasil rendeu uma safra de 34.170 toneladas e com o valor de R\$ 0,89 o quilograma (CONAB, 2019; IBGE, 2020).

O comércio da castanha se dá por meio da venda *in natura*, processada ou como matéria prima para indústria alimentícia e de cosméticos, a saber: fabricação de óleos, perfumes, sabonetes e outros derivados (KALLIOLA; FLORES, 2011; NUNES et al., 2012).

Além da importância econômica, os castanhais possuem grande relevância ecológica para a região. A espécie também é utilizada como potencial para recuperação de áreas impactadas antropicamente por meio de plantações florestais, enriquecimento de capoeiras, colonização de áreas de roçado, sistemas agroflorestais e também plantios homogêneos objetivando a produção de frutos e madeira (FERREIRA; GONCALVES; FERRAZ, 2012; MOLL-ROCEK; GILBERT; BROADBENT, 2014; SALOMÃO et al., 2014; SCOLES; KLEIN; GRIBEL, 2014).

A castanha-do-brasil é uma espécie símbolo para a conservação e, para o desenvolvimento econômico da região Amazônica de forma que há interesse no cultivo de castanhais plantados para fins comerciais. Entretanto, atualmente

existem poucos castanhais plantados, dentre eles, o mais relevante em termos de área plantada, é o da Fazenda Aruanã, localizado no município de Itacoatiara-AM, com 318.000 indivíduos de castanheiras enxertadas (NEVES; WADT; GUEDES, 2016).

REFERÊNCIAS

- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of freeair CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. **New Phytologist**, v. 165, n. 2, p. 351–372, 2004.
- AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 3, p. 258–270, 2007.
- ALVARENGA, C. B. DE et al. Effect of the water vapor pressure deficit in the air on hydropneumatic spraying of artificial targets. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 182-193, 2014.
- AMEYE, M. et al. The effect of induced heat waves on *Pinus taeda* and *Quercus rubra* seedlings in ambient and elevated CO₂ atmospheres. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 448–461, 2012.
- ANGELO, H.; ALMEIDA, A. N. DE; CALDERON, R. D. A. Determinants of the Brazil nut price (*Bertholletia excelsa*) on the domestic market. **Scientia Forestalis**, v. 41, n. 98, p. 195-203, 2013.
- ARANJUELO, I. et al. Leaf carbon management in slow-growing plants exposed to elevated CO₂. **Global Change Biology**, v. 15, n. 1, p. 97–109, 2009.
- ARIANE, M. K. et al. Properties of Brazil nuts: A review. **African Journal of Biotechnology**, v. 14, n. 8, p. 642–648, 2015.
- AZEVEDO, G. F. C.; MARENCO, R. A. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. **Photosynthetica**, v. 50, n. 1, p. 86–94, 2012.
- BEGCY, K. et al. A Novel Stress-Induced Sugarcane Gene Confers Tolerance to Drought, Salt and Oxidative Stress in Transgenic Tobacco Plants. **PLoS ONE**, v. 7, n. 9, 2012.
- BERNACCHI, C. J. et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 2, p. 253–259, 2001.
- BERRY, J.; BJORKMAN, O. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 31, n. 1, p. 491–543, 1980.
- BRODRIBB, T. J. et al. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. **New Phytologist**, v. 183, n. 3, p. 839–847, 2009.
- BRODRIBB, T. J.; MCADAM, S. A. M. Unique Responsiveness of Angiosperm Stomata to Elevated CO₂ Explained by Calcium Signalling. **PLoS ONE**, v. 8, n. 11, 2013.

- BRODRIBB, T. J.; MCADAM, S. A. M.; CARINS MURPHY, M. R. Xylem and stomata, coordinated through time and space. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 6, p. 872–880, 2017.
- BUCKERIDGE, M. S.; DIETRICH, S. M. C. Galactomannan from Brazilian legume seeds. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 13, n. 1, p. 109–112, 1990.
- BUCKLEY, T. N. Stomatal responses to humidity: has the 'black box' finally been opened? **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 3, p. 482–484, 2016.
- CAEMMERER, SUSANE VON; EVANS, J. R. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. **Plant, Cell and Environment**, v. 38, n. 4, p. 629–637, 2015.
- CARDOSO, S. L. Fotofísica de carotenóides e o papel antioxidante de β-caroteno. **Quimica Nova**, v. 20, n. 5, p. 535–540, 1997.
- CERNUSAK, L. A. et al. Responses of legume versus nonlegume tropical tree seedlings to elevated CO₂ concentration. **Plant Physiology**, v. 157, n. 1, p. 372–385, 2011.
- CHAKRABORTY, K. et al. Physiological responses of peanut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars to water deficit stress: status of oxidative stress and antioxidant enzyme activities. **Acta Botanica Croatica**, v. 74, n. 1, p. 123–142, 2015.
- CHEN, D.; CHEN, H. W. Using the Köppen classification to quantify climate variation and change: An example for 1901–2010. **Environmental Development**, v. 6, p. 69–79, 2013.
- COCHARD, H. et al. Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 348, p. 1255–1259, 2000.
- CORCOBADO, T. et al. Drought events determine performance of *Quercus ilex* seedlings and increase their susceptibility to Phytophthora cinnamomi. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 192, p. 1–8, 2014.
- COSTA, D. C. C. DA et al. Emergência e crescimento inicial de *Amburana* cearensis sob aumento da temperatura e dióxido de carbono. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 2, n. 3, p. 212, 2017.
- COSTA, G. F. DA; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v. 37, n. 2, p. 229–234, 2007.
- COSTA, M. G.; TONINI, H.; MENDES FILHO, P. Atributos do solo relacionados com a produção da Castanheira-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*). **Floresta e Ambiente**, v. 24, p. 1–10, 2017.
- COX, P. M. et al. Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution. **Nature**, v. 453, n. 7192, p. 212–215, 2008.

- CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**. v. 1, 4. ed. Viçosa: UFV, 2012. 514 p.
- D'OLIVEIRA, M. V. N. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in Acre, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 127, n. 1–3, p. 67–76, 2000.
- DA SILVA, J. R. et al. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ combined with partial rootzone drying results in improved water use efficiency, drought tolerance and leaf carbon balance of grapevines (*Vitis labrusca*). **Environmental and Experimental Botany**, v. 134, p. 82–95, 2017.
- DA SILVA, K. E. et al. Dinâmica florestal, estoque de carbono e fitossociologia de uma floresta densa de terra-firme na Amazônia Central. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 43, n. 105, p. 193–201, 2015.
- DALLING, J. W. et al. Two tropical conifers show strong growth and water-use efficiency responses to altered CO₂ concentration. **Annals of Botany**, v. 118, n. 6, p. 1113–1125, 2016.
- DILLAWAY, D. N.; KRUGER, E. L. Thermal acclimation of photosynthesis: A comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 6, p. 888–899, 2010.
- DINIZ, T. D. DE A.; BASTO, T. X. Contribuição ao conhecimento do clima típico da castanheira do Brasil. **Boletim técnico IPEAN**, Belém, n. 64, p. 1-83. 1974.
- DRAKE, J. E. et al. Does physiological acclimation to climate warming stabilize the ratio of canopy respiration to photosynthesis? **New Phytologist**, v. 211, n. 3, p. 850–863, 2016.
- DRAKE, J. E. et al. Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. **Global Change Biology**, v. 24, n. 6, p. 2390–2402, 2018.
- DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350–356, 1956.
- DUCHELLE, A. E.; KAINER, K. A.; WADT, L. H. O. Is Certification Associated with Better Forest Management and Socioeconomic Benefits? A Comparative Analysis of Three Certification Schemes Applied to Brazil Nuts in Western Amazonia. **Society and Natural Resources**, v. 27, n. 2, p. 121–139, 2014.
- DUQUE, L. O.; SETTER, T. L. Partitioning index and non-structural carbohydrate dynamics among contrasting cassava genotypes under early terminal water stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 163, n. January, p. 24–35, 2019.
- DUSENGE, M. E.; WAY, D. A. Warming puts the squeeze on photosynthesis lessons from tropical trees. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 9, p. 2073–2077, 2017.

- DUURSMA, R. A. et al. The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 189–190, p. 2–10, 2014.
- ERICE, G. et al. Effect of elevated CO₂, temperature and drought on photosynthesis of nodulated alfalfa during a cutting regrowth cycle. **Physiologia Plantarum**, v. 126, n. 3, p. 458–468, 2006.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v. 149, n. 1, p. 78–90, 1980.
- FAUSET, S. et al. Contrasting responses of stomatal conductance and photosynthetic capacity to warming and elevated CO₂ in the tropical tree species *Alchornea glandulosa* under heatwave conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 158, n. 3, p. 28–39, 2019.
- FELDPAUSCH, T. R. et al. Amazon forest response to repeated droughts To cite this version: **Global Biogeochemical Cycles**, v. 30, n. 7, p. 964–982, 2016.
- FERREIRA, M. J. et al. Respostas ecofisiológicas de plantas jovens de *Bertholletia excelsa*. **Forest Ecology and Management**, v. 62, n. 3, p. 67–76, 2012.
- FERREIRA, M. J. et al. Características nutricionais de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. sob tratamentos de fertilização em área degradada na Amazônia. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 43, n. 108, p. 863–872, 2015.
- FERREIRA, M. J. et al. Clonal variation in photosynthesis, foliar nutrient concentrations, and photosynthetic nutrient use efficiency in a Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plantation. **Forest Science**, v. 62, n. 3, p. 323–332, 2016.
- FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. C.; FERRAZ, J. B. S. Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. **Photosynthetica**, v. 47, n. 4, p. 616–620, 2010.
- FERREIRA, M. J.; GONCALVES, J. F. D. C.; FERRAZ, J. B. S. Growth and water use efficiency of young Brazil nut plants on degraded area subjected to fertilization. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 2, p. 393–401, 2012.
- FLEXAS, J. et al. Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 5, p. 602–621, 2008.
- FLEXAS, J. et al. Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. **Plant Science**, v. 196, p. 31, 2012.
- FLEXAS, J. et al. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ in different plant groups: Underrated factors for predicting leaf photosynthesis responses to climate change? **Plant Science**, v. 226, n. 1, p. 41–48, 2014.

- FLEXAS, J.; MEDRANO, G. Drought-inhibition of Photosynthesis in C₃ Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. **Annals of Botany**, v. 89, n. 2, p. 183–189, 2002.
- FURLAN, A. L. et al. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in peanut nodules during a drought and rehydration cycle. **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 7, p. 704, 2014.
- GHANBARY, E. et al. Growth and physiological responses of *Quercus brantii* seedlings inoculated with *Biscogniauxia mediterranea* and *Obolarina persica* under drought stress. **Forest Pathology**, v. 47, n. 5, p. 1–11, 2017.
- GHANNOUM, O. et al. Photosynthetic responses of two eucalypts to industrial-age changes in atmospheric [CO₂] and temperature. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 10, p. 1671–1681, 2010.
- GRIFFIN, K. L.; SEEMANN, J. R. Plants, CO₂, and photosynthesis in the 21st century. **Chemistry & Biology**, v. 3, p. 245–254, 1956.
- HAGEMANN, M.; BAUWE, H. Photorespiration and the potential to improve photosynthesis. **Current Opinion in Chemical Biology**, v. 35, p. 109–116, 2016.
- HOLADAY, A. S. et al. Changes in Activities of Enzymes of Carbon Metabolism in Leaves during Exposure of Plants to Low Temperature. **Plant Physiology**, v. 98, n. 3, p. 1105–1114, 1992.
- IPCC. **Climate Change 2007:** impacts, adaptation and vulnerability: contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel, Genebra, Suíça. 2007.
- IPCC. **Climate Change 2013:** The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Edited by T. F. Stocker et al. Cambridge/New York, Cambridge University Press, 2013.
- IUCN. 2017. **The IUCN Red List of Threatened Species.** Version 2017-1. Disponível em: http://www.iucnredlist.org acessado em dezembro de 2019.
- JANMOHAMMADI, M.; ZOLLA, L.; RINALDUCCI, S. Low temperature tolerance in plants: Changes at the protein level. **Phytochemistry**, v. 117, p. 76–89, 2015.
- JANZEN, D. H. Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. **The American Naturalist**, v. 101, n. 919, p. 233–249, 1967.
- KAINER, K. A. et al. Brazil nut seedling establishment and autecology in extractive reserves of acre, brazil. **Ecological Applications**, v. 8, n. 2, p. 397–410, 1998.
- KAINER, K. A.; WADT, L. H. O.; STAUDHAMMER, C. L. Explaining variation in Brazil nut fruit production. **Forest Ecology and Management**, v. 250, n. 3, p. 244–255, 2007.

- KAKANI, V. G.; SURABHI, G. K.; REDDY, K. R. Photosynthesis and fluorescence responses of C₄ plant Andropogon gerardii acclimated to temperature and carbon dioxide. **Photosynthetica**, v. 46, n. 3, p. 420–430, 2008.
- KALLIOLA, R.; FLORES, P. Brazil nut harvesting in Peruvian Amazonia from the perspective of ecosystem services. **Fennia**, v. 189, n. 2, p. 1–13, 2011.
- KHANAL, N. et al. Differential Mechanisms of Photosynthetic Acclimation to Light and Low Temperature in *Arabidopsis* and the extremophile *Eutrema salsugineum*. **Plants**, v. 6, n. 4, p. 32, 2017.
- KIM, T.-H. et al. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling. **Annual Review of Plant Biology**, v. 61, n. 1, p. 561–591, 2010.
- KIMBALL, B. A. et al. Elevated CO₂, drought and soil nitrogen effects on wheat grain quality. **New Phytologist**, v. 150, n. 2, p. 295–303, 2001.
- KOSITSUP, B. et al. Photosynthetic capacity and temperature responses of photosynthesis of rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) acclimate to changes in ambient temperatures. **Trees Structure and Function**, v. 23, n. 2, p. 357–365, 2009.
- LAWLOR, D. W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 561–579, 2009.
- LEAKEY, A. D. B. et al. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 10, p. 2859–2876, 2009.
- LEAKEY, A. D. B.; PRESS, M. C.; SCHOLES, J. D. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 10, p. 1681–1690, 2002.
- LI, X. et al. Physiological, proteomic and transcriptional responses of wheat to combination of drought or waterlogging with late spring low temperature. **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 7, p. 690, 2014.
- LIANG, N.; TANG, Y.; OKUDA, T. Is elevation of carbon dioxide concentration beneficial to seedling photosynthesis in the understory of tropical rain forests? **Tree Physiology**, v. 21, n. 14, p. 1047–1055, 2001.
- LIMA, A. L. S. et al. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 47, n. 3, p. 239–247, 2002.
- LIU, Y. F.; QI, M. F.; LI, T. L. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery. **Plant Science**, v. 196, p. 8–17, 2012.

- LOYOLA, J. et al. Plastidic isoprenoid biosynthesis in tomato: physiological and molecular analysis in genotypes resistant and sensitive to drought stress. **Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 149–156, 2011.
- LUO, Y.; FIELD, C. B.; MOONEY, H. A. Predicting responses of photosynthesis and root fraction to elevated [CO₂] a: interactions among carbon, nitrogen, and growth. **Plant, Cell and Environment**, v. 17, n. 11, p. 1195–1204, 1994.
- LURGI, M.; LÓPEZ, B. C.; MONTOYA, J. M. Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 3050–3057, 2012.
- MACHADO, M. R. et al. Aspectos Silviculturais da Castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* Humb. e Bonpl.). **biotaamazonia**, v. 7, n. 3, p. 41–44, 2017.
- MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 311–329, 2004.
- MARCHIN, R. M. et al. Stomatal acclimation to vapour pressure deficit doubles transpiration of small tree seedlings with warming. **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 10, p. 2221–2234, 2016.
- MARENCO, R. A. et al. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, v. 61, n. 6, p. 786–799, 2014.
- MARENGO, J. A. et al. **Riscos das Mudanças Climáticas no Brasil:** análise conjunta Brasil-Reino Unido sobre os impactos das mudanças climáticas e do desmatamento na Amazônia. Ilnstituto nacional de Pesquisas Espaciais NPE, p. 56, 2011.
- MARTINELLI, G.; MORAES, M. A. (ORGS.). Livro vermelho da flora do Brasil. 1. ed. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. MMA- Rio de Janeiro. 2013. 1100 p.
- MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology Photosynthesis: Response to high temperature stress. **Journal of Photochemistry & Photobiology, B: Biology**, v. 137, p. 116–126, 2014.
- MAYORGA, A. Y. Desenvolvimento e efeito da concentração atmosférica de CO₂ e da temperatura em plântulas juvenis de *Hymenaea courbaril* L., jatobá. São Paulo: Universidade de São Paulo, 2010.
- MCADAM, S. A. M.; BRODRIBB, T. J. The Evolution of Mechanisms Driving the Stomatal Response to Vapor Pressure Deficit. **Plant Physiology**, v. 167, n. 3, p. 833–843, 2015.
- MCADAM, S. A. M.; BRODRIBB, T. J. Linking Turgor with ABA Biosynthesis: Implications for Stomatal Responses to Vapor Pressure Deficit across Land Plants. **Plant Physiology**, v. 171, n. 3, p. 2008–2016, 2016.

- MISHRA, K. B. et al. Low temperature induced modulation of photosynthetic induction in non-acclimated and cold-acclimated *Arabidopsis thaliana*: chlorophyll a fluorescence and gas-exchange measurements. **Photosynthesis Research**, v. 139, n. 1–3, p. 123–143, 2019.
- MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 1, p. 15–19, 2006.
- MOLL-ROCEK, J.; GILBERT, M. E.; BROADBENT, E. N. Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) Regeneration in Logging Gaps in the Peruvian Amazon. **International Journal of Forestry Research**, v. 2014, p. 1–8, 2014.
- MURAKAMI, Y. Trienoic Fatty Acids and Plant Tolerance of High Temperature. **Science**, v. 287, n. 5452, p. 476–479, 2000.
- NASCIMENTO, H. C. S.; MARENCO, R. A. Mesophyll conductance variations in response to diurnal environmental factors in *Myrcia paivae* and *Minquartia guianensis* in Central Amazonia. **Photosynthetica**, v. 51, n. 3, p. 457–464, 2013.
- NEVES, E. DE S.; WADT, L. H. DE O.; GUEDES, M. C. Estrutura populacional e potencial para o manejo de *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) em castanhais nativos do Acre e Amapá. **Scientia Forestalis**, v. 44, n. 109, p. 19–31, 2016.
- NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C. H. The Roles of Reactive Oxygen Metabolism in Drought: Not So Cut and Dried. **PLANT PHYSIOLOGY**, v. 164, n. 4, p. 1636–1648, 2014.
- NUNES, F. et al. Economic benefits of forest conservation: Assessing the potential rents from Brazil nut concessions in Madre de Dios, Peru, to channel REDD+ investments. **Environmental Conservation**, v. 39, n. 2, p. 132–143, 2012.
- OMENA-GARCIA, R. P. et al. Growth and metabolic adjustments in response to gibberellin deficiency in drought stressed tomato plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 159, p. 95–107, 2019.
- OREN, R. et al. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell & Environment**, v. 22, n. 12, p. 1515–1526, 1999.
- PALHETA, F. et al. Biochemical responses in young plants of castanheira castanheira-do-brasil (*Bertholletia excelsa* bonpl.) submitted to drought. **International Journal of Current Research**, v. 8, n. 8, p. 352–356, 2016.
- PASSOS, L. P. Analytical and Laboratory Methods in Plant Physiology. **Embrapa**, 1996.
- PEARCY, R. W. Acclimation of Photosynthetic and Respiratory Carbon Dioxide Exchange to Growth Temperature in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. **Plant Physiology**, v. 59, n. 5, p. 795–799, 1977.

- PENÃ-CLAROS, M. et al. Enrichment planting of *Bertholletia excelsa* in secondary forest in the Bolivian Amazon: effect of cutting line width on survival, growth and crown traits. **Forest Ecology and Management**, v. 161, p. 159–168, 2002.
- PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia:** fundamentos e aplicações práticas. Guaíba: Agropecuária, 2002.
- PHILLIPS, O. L. et al. Drought-mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631–646, 2010.
- PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869–882, 2011.
- PIROVANI, D. B. et al. Climate change impacts on the aptitude area of forest species. **Ecological Indicators**, v. 95, n. 12, p. 405–416, 2018.
- REICH, P. B. et al. Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming. **Nature**, v. 531, n. 7596, p. 633–636, 2016.
- ROBREDO, A. et al. Elevated CO₂ alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 3, p. 252–263, 2007.
- ROBREDO, A. et al. Influence of water stress on photosynthetic characteristics in barley plants under ambient and elevated CO₂ concentrations. **Biologia Plantarum**, v. 54, n. 2, p. 285–292, 2010.
- RODRIGUES, W. P. et al. Long-term elevated air [CO₂] strengthens photosynthetic functioning and mitigates the impact of supra-optimal temperatures in tropical *Coffea arabica* and Canephora species. **Global Change Biology**, v. 22, n. 1, p. 415–431, 2016.
- ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119–122, 2015.
- SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 9, p. 1086–1106, 2007.
- SALAZAR-PARRA, C. et al. Photosynthetic response of Tempranillo grapevine to climate change scenarios. **Annals of Applied Biology**, v. 161, n. 3, p. 277–292, 2012.
- SALAZAR-PARRA, C. et al. Carbon balance, partitioning and photosynthetic acclimation in fruit-bearing grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) grown under simulated climate change (elevated CO₂, elevated temperature and moderate drought) scenarios in temperature gradient gre. **Journal of Plant Physiology**, v. 174, p. 97–109, 2015.
- SALOMÃO, R. DE P. et al. Crescimento de *Bertholletia excelsa* Bonpl. (castanheira) na Amazônia trinta anos após a mineração de bauxita. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.**, v. 9, n. 2, p. 307–320, 2014.

- SANE, P. V. et al. Changes in the Redox Potential of Primary and Secondary Electron-Accepting Quinones in Photosystem II Confer Increased Resistance to Photoinhibition in Low-Temperature-Acclimated Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 132, n. 4, p. 2144–2151, 2003.
- SANZ-SÁEZ, Á. et al. Photosynthetic down-regulation under elevated CO₂ exposure can be prevented by nitrogen supply in nodulated alfalfa. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 18, p. 1558–1565, 2010.
- SCHROTH, G.; DA MOTA, M. DO S. S.; ELIAS, M. E. DE A. Growth and nutrient accumulation of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in agroforestry at different fertilizer levels. **Journal of Forestry Research**, v. 26, n. 2, p. 347–353, 2015.
- SCHULTZ, H. Climate change and viticulture: A European perspective on climatology, carbon dioxide and UV-B effects. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 6, n. 1, p. 2–12, 2000.
- SCOLES, R. From the Madeira River to the Trombetas River: new ecological and historical evidence for the anthropogenic origin of Amazonian Brazil nut stands. **Novos Cadernos NAEA**, v. 14, n. 2, p. 265–282, 2011.
- SCOLES, R.; GRIBEL, R. The regeneration of Brazil nut trees in relation to nut harvest intensity in the Trombetas River valley of Northern Amazonia, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 265, p. 71–81, 2012.
- SCOLES, R.; KLEIN, G. N.; GRIBEL, R. Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl., Lecythidaceae) plantada em diferentes condições de luminosidade após seis anos de plantio na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 9, n. 2, p. 321–336, 2014.
- SHEN, H. et al. Leaf photosynthesis and simulated carbon budget of Gentiana straminea from a decade-long warming experiment. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 4, p. 207–216, 2009.
- SHEPARD, G. H.; RAMIREZ, H. "Made in Brazil": Human Dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia. **Economic Botany**, v. 65, n. 1, p. 44–65, 2011.
- SHIMPL, F. C. et al. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 252, n. 1, p. 10–17, 2019.
- SILIM, S. N.; RYAN, N.; KUBIEN, D. S. Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: Acclimation versus adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 104, n. 1, p. 19–30, 2010.
- SILVA DIONISIO, L. F. et al. Caracterização morfométrica de árvores solitárias de *Bertholletia excelsa* H.B.K. no sudeste de Roraima. **REVISTA AGRO@MBIENTE ON-LINE**, v. 11, n. 2, p. 163, 2017.

- SILVA, P. F. N. et al. Photosynthetic pigments and carbohydrates in young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) plants exposed to moderate and severe water deficiency. **Australian Journal of Crop Science**, v. 10, n. 7, p. 920–925, 2016.
- SLOT, M.; GARCIA, M. N.; WINTER, K. Temperature response of CO₂ exchange in three tropical tree species. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 5, p. 468, 2016.
- SLOT, M.; WINTER, K. Photosynthetic acclimation to warming in tropical forest tree seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 9, p. 2275–2284, 2017.
- SOARES-CORDEIRO, A. S. et al. Dorsoventral variations in dark chilling effects on photosynthesis and stomatal function in *Paspalum dilatatum* leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 2, p. 687–699, 2011.
- STAUDHAMMER, C. L.; WADT, L. H. O.; KAINER, K. A. Tradeoffs in basal area growth and reproduction shift over the lifetime of a long-lived tropical species. **Oecologia**, v. 173, n. 1, p. 45–57, 2013.
- SUN, Y. et al. OCO-2 advances photosynthesis observation from space via solar-induced chlorophyll fluorescence. **Science**, v. 358, n. 6360, p. 5747, 2017.
- SUNG, D.-Y. et al. Acquired tolerance to temperature extremes. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 4, p. 179–187, 2003.
- TAN, Z.-H. et al. Optimum air temperature for tropical forest photosynthesis: mechanisms involved and implications for climate warming. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 5, p. 054022, 2017.
- THOMAS, E. et al. Uncovering spatial patterns in the natural and human history of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) across the Amazon Basin. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 8, p. 1367–1382, 2015.
- THOMAS, E.; ATKINSON, R.; KETTLE, C. Fine-scale processes shape ecosystem service provision by an Amazonian hyperdominant tree species. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1–11, 2018.
- TODD, B. D. et al. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1715, p. 2191–2197, 2011.
- TONINI, H.; ARCO-VERDE, M. F.; SÁ, S. P. P. DE. Dendrometry of native species in homogeneos stands in the Roraima State andiroba (*Caraba guianensis* Aubl), castanha do brasil (*Bertholletia excelsa* Bonpl), ipê roxo (*Tabebuia avellanedae* Lorentz ex Griseb) and jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). **Acta Amazonica**, v. 35, n. 3, p. 353–362, 2005.

- TONINI, H.; KAMINSKI, P. E.; COSTA, P. Relação da produção de sementes de castanha-do-brasil com características morfométricas da copa e índices de competição. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 11, p. 1509-1816, 2008.
- URBAN, J. et al. Stomatal conductance increases with rising temperature. **Plant Signaling and Behavior**, v. 12, n. 8, p. e1356534-1-e1356534-3, 2017.
- VON CAEMMERER, S.; EVANS, J. R. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 4, p. 629–637, 2015.
- WADT, L. H. O.; KAINER, K. A.; GOMES-SILVA, D. A. P. Population structure and nut yield of a *Bertholletia excelsa* stand in Southwestern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 211, n. 3, p. 371–384, 2005.
- WAHIDAH, M. N. L. et al. Effects of Elevated Atmospheric CO₂ on Photosynthesis, Growth and Biomass in Shorea platycarpa F. Heim (*Meranti Paya*). **Sains Malaysiana**, v. 46, n. 9, p. 1421–1428, 2017.
- WAY, D. A.; OREN, R.; KRONER, Y. The space-time continuum: the effects of elevated CO₂ and temperature on trees and the importance of scaling. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 6, p. 991–1007, 2015.
- WAY, D. A.; YAMORI, W. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. **Photosynthesis Research**, v. 119, n. 1–2, p. 89–100, 2014.
- WULLSCHLEGER, S. D.; TSCHAPLINSKI, T. J.; NORBY, R. J. Plant water relations at elevated CO₂ implications for water-limited environments. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 319–331, 2002.
- YAMORI, W. et al. Effects of Internal Conductance on the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves from Contrasting Growth Temperatures. **Plant and Cell Physiology**, v. 47, n. 8, p. 1069–1080, 2006.
- YAMORI, W. et al. The role of electron transport in determining the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves grown at contrasting temperatures. **Plant and Cell Physiology**, v. 49, n. 4, p. 583–591, 2008.
- YAMORI, W. et al. Phenotypic Plasticity in Photosynthetic Temperature Acclimation among Crop Species with Different Cold Tolerances. **PLANT PHYSIOLOGY**, v. 152, n. 1, p. 388–399, 2010.
- YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 119, n. 1–2, p. 101–117, 2014.
- YAMORI, W.; NOGUCHI, K.; TERASHIMA, I. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 4, p. 536–547, 2005.

ZARGAR, S. M. et al. Impact of drought on photosynthesis: Molecular perspective. **Plant Gene**, v. 11, p. 154–159, 2017.

ZHOU, G.; WANG, Y. Global change and climate-vegetation classification. **Chinese Science Bulletin**, v. 45, n. 7, p. 577–585, 2000.

CAPÍTULO 1

RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS JUVENIS DE CASTANHA-DO-BRASIL (Bertholletia excelsa Bonpl.) EM DIFERENTES CONDIÇÕES CLIMÁTICAS

RESUMO

A castanha-do-brasil (Bertholetia excelsa Bonpl.) é uma espécie símbolo da Amazônia e de grande importância econômica devido ao valor alimentício de suas sementes e da qualidade de sua madeira. Pouco se sabe sobre a ecofisiologia dessa espécie em condições climáticas diferentes do seu local de ocorrência natural. Buscou-se neste trabalho investigar as respostas ecofisiológicas de plantas juvenis de B. excelsa com e sem deficiência hídrica em ambientes simulando o clima da Amazônia Central (temperatura média de 29,9 °C e DPV médio de 0,3 kPa) (Amazônia) e em outros dois climas contrastantes, sendo um com maior déficit de pressão de vapor (DPV), caracterizado por temperatura média de 27,0 °C e DPV médio de 0,9 kPa, (Amazônia/seca) e outro com menor temperatura do ar, com temperatura média de 20,9 °C e DPV médio de 0,7 kPa, (Frio/seco). Em cada ambiente, as plantas foram divididas em dois grupos: sem deficiência hídrica (SDH) e plantas que passaram por dois ciclos de deficiência hídrica (CDH). No ambiente Amazônia SDH, foram verificados os maiores valores de fotossíntese, condutância estomática e concentração interna de CO₂. Já no ambiente Frio/seco, tanto no tratamento SDH, como no CDH, foram verificados os menores valores de trocas gasosas. Apenas as plantas CDH apresentaram variações nos valores de potenciais hídricos, em que os valores mais negativos foram verificados no ambiente Frio/seco na antemanhã, e no Amazônia no horário de 12 horas. Os açúcares solúveis foram menores no ambiente Amazônia CDH. A produção de massa seca foi maior e igual nos ambientes Amazônia e o Amazônia/seca nos tratamentos SDH. Por outro lado, no tratamento CDH não houve variação da massa seca. Os resultados mostraram que plantas de castanha-do-brasil toleram aumento de DPV médio de até 0,9 kPa, mas não em redução da temperatura média para 20,9 °C. Podemos sugerir que plantas da B. excelsa possuem potencial para exploração em climas com DPVs mais altos, no entanto, a temperatura do ar mais baixa e longos períodos com deficiência hídrica no solo podem ser um fator limitante.

Palavras-chave: Amazônia, déficit de pressão de vapor do ar, deficiência hídrica, produção de massa seca, temperatura do ar, trocas gasosas.

4 INTRODUÇÃO

A espécie *Bertholletia excelsa* Bonpl. da família Lecythidaceae possui hábito arbóreo e é conhecida popularmente como castanha-do-brasil, castanha-do-pará e castanheira. É uma das espécies nativas mais importantes ecologica e economicamente do bioma Amazônia (COSTA et al., 2017; MACHADO et al., 2017; SCHROTH et al., 2015; SCOLES, 2011). A espécie foi largamente explorada pela indústria madeireira (MACHADO et al., 2017; SCHROTH; DA MOTA; ELIAS, 2015), o que a levou à categoria de espécies ameaçadas de extinção (IUCN, 2019; MARTINELLI; MORAES, 2013).

O interesse pelas sementes da *B. excelsa* se dá pela suas propriedades funcionais sendo, também, utilizada na indústria de cosméticos na produção de óleos, perfumes, sabonetes e outros derivados (ARIANE et al., 2015; COSTA et al., 2017; KALLIOLA; FLORES, 2011). A espécie subsidia o sustento e a renda de milhares de famílias da região Amazônica e a venda de suas sementes movimenta um mercado nacional e internacional nos países amazônicos (FERREIRA et al., 2016, 2012a; MACHADO et al., 2017; THOMAS et al., 2018).

O interesse do cultivo da *B. excelsa* para produção de sementes e/ou madeira na região da Amazônia Legal é crescente (COSTA et al., 2017; D'OLIVEIRA, 2000; FERREIRA et al., 2012; KAINER et al., 1998; MACHADO et al., 2017; MOLL-ROCEK et al., 2014; NEVES et al., 2016; PENÃ-CLAROS et al., 2002; SCHROTH et al., 2015; SCOLES, 2011; SHIMPL et al., 2019; TONINI; EMILIO, 2008). A espécie possui grande potencial para ser utilizada em grandes plantações florestais devido à resistência à seca, alta irradiância e produção de sementes e madeira, podendo ser ampliadas para demais regiões do Brasil (FERREIRA et al., 2016a; FERREIRA; GONÇALVES; FERRAZ, 2010; SCOLES; GRIBEL, 2012; STAUDHAMMER; WADT; KAINER, 2013; TONINI; ARCOVERDE; SÁ, 2005). Para a ampliação de plantações da espécie em outras regiões, é necessário conhecer a ecofisiologia da *B. excelsa* em climas diferentes do clima da Amazônia, visto que essa é uma informação desconhecida e pode ser um fator que limita a expansão da espécie.

O bioma Amazônia é caracterizado como quente e úmido, apresentando baixo déficit de pressão de saturação do vapor d'água do ar (*DPV*). Na região da Amazônia Legal, local de ocorrência da *B. excelsa*, a média de temperatura

oscila entre 25,5 e 26,2°C, e 2100 a 2960 mm de variação de precipitação anual com umidade relativa média anual entre 79 e 86% (DINIZ; BASTO, 1974; MALHI; WRIGHT, 2004).

Em *DPV*s acima do ótimo, as espécies adaptadas às regiões úmidas, como na Amazônia, normalmente reduzem a condutância estomática para evitar a transpiração excessiva (DUURSMA et al., 2014; MARCHIN et al., 2016; MARENCO et al., 2014b). Por outro lado, há espécies que mantêm seus estômatos abertos para que a concentração interna de CO₂ no mesófilo não seja prejudicado (MARCHIN et al., 2016). De uma forma geral, devido ao aumento da *g*s, ocorrerá um aumento da transpiração e a planta pode ter o seu potencial hídrico diminuído (MARENCO et al., 2014b).

Além do DPV, as espécies da Amazônia estão adaptadas à temperatura local e a capacidade de aclimatar-se a temperaturas menores que na Amazônia varia entre as mesmas. As espécies tropicais são sensíveis à diminuição da temperatura atmosférica, contudo não foi definido o valor mínimo da temperatura que é suportada por essas espécies tropicais (KAKANI et al., 2008; SAGE; KUBIEN, 2007). Normalmente, os prejuízos causados pela falta de capacidade das plantas de aclimatar-se à baixa temperatura se deve à inibição da atividade da enzima responsável pela carboxilase no ciclo de Calvin-Benson, a Ribulose-1,5-bisfosfato Carboxilase Oxigenasse (Rubisco) (LI et al., 2014; MARENCO et al., 2014b). Ocorre uma maior sensibilidade ao hormônio ácido abscísico (ABA) e, consequentemente, diminuição da condutância estomática e da fotossíntese. Aumentam-se os riscos de danos oxidativos, como o extravasamento de eletrólitos provenientes da ação de espécies reativas de oxigênio (JANMOHAMMADI; ZOLLA; RINALDUCCI, 2015). A translocação de carboidratos fica mais lenta, reduzindo a produção de massa seca e a membrana celular fica menos fluida (LIU; QI; LI, 2012; MARENCO et al., 2014b; SOARES-CORDEIRO et al., 2011).

Outro fator abiótico que também afeta as plantas é o déficit hídrico no solo, o qual pode ocorrer de forma aleatória e imprevisível quando há falta de precipitação por um período, ou crônico, que ocorre em regiões em que a baixa precipitação é constante (DUQUE; SETTER, 2019). O déficit hídrico está entre os fatores abióticos que mais afetam o crescimento e a sobrevivência das plantas (BEGCY et al., 2012; LOYOLA et al., 2011; OMENA-GARCIA et al.,

2019). Os impactos da deficiência hídrica em plantas juvenis de *B. excelsa* já foram estudados, entretanto não se tem conhecimento dos impactos associados a climas diferentes do clima da Amazônia. Verificou-se que a redução da umidade no solo afeta o crescimento da espécie, contudo a mesma possui uma alta plasticidade, conferindo a mesma uma certa resistência à seca na Amazônia (FERREIRA et al., 2015; KAINER; WADT; STAUDHAMMER, 2007; MACHADO et al., 2017; SCHROTH; DA MOTA; ELIAS, 2015; SHIMPL et al., 2019).

Assim, hipotetizou-se que: (1) as variáveis ecofisiológicas analisadas nas plantas de *B. excelsa* serão prejudicadas pelas variações dos fatores climáticos; e (2) os prejuízos causados pela deficiência hídrica, conforme verificado por Shimpl et al. (2019), serão agravados nos climas contrastantes. O objetivo do presente estudo foi investigar a ecofisiologia e a produção de massa seca de plantas da *B. excelsa*, irrigadas e sob deficiência hídrica, no clima da Amazônia central e em outros dois climas contrastantes: um clima com maior *DPV* e outro com menor temperatura do ar.

5 MATERIAL E MÉTODOS

5.1 DESENHO EXPERIMENTAL

A pesquisa foi desenvolvida no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira da Universidade Federal do Espírito Santo, localizado na cidade de Jerônimo Monteiro, ES, Brasil (20°47'25"S, 41°23'48"W, e altitude de 120 m). O experimento foi conduzido durante o período de 29/08/2017 a 30/03/2018, em casas de vegetação climatizadas e automatizadas. Os dados meteorológicos no interior das casas de vegetação foram mensurados por meio de sensores de temperatura e de umidade relativa (Campbell Scientific, Vaisala CS500). As leituras foram realizadas a cada 10 segundos e os valores médios a cada minuto sendo armazenados em datalogger (Campbell Scientific, CR-10X). Maiores detalhes e fotos das casas de vegetação e a estação meteorológica estão descritos no Apêndice A.

O fluxograma das etapas do desenvolvimento da presente pesquisa está apresentado na Figura 1. Para facilitar a descrição da metodologia e apresentação dos resultados, a partir deste ponto denominaremos os dois níveis de água no substrato como *SDH* (sem deficiência hídrica) para as plantas que não passaram por ciclos de deficiência hídrica e *CDH* (com deficiência hídrica) para as plantas que passaram por ciclos de deficiência hídrica. Além disso, foram criados três ambientes com diferentes condições climáticas, os quais foram nomeados como: Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, sendo caracterizado por diferentes valores de temperatura do ar e déficit de pressão de vapor (*DPV*).

1 (2) Amazônia, Amazônia/seca Plântula e Frio/seco Muda (3) (4)Agua disponivel Determinação de trocas gasosas Sem déficit hidrico (SDH) Eficiência do fotossistema II Indice de dorofila Potencial hidrico Determinação de açúcares solúveis total e amido Produção de biomassa Dias 70% da Agua disponivel fotossíntese Com déficit hidrico (CDH) (5) 30% da 30% da fotossintese fotossíntese Capacidade de campo Suspensão da irrigação Análise estatística Reidratação Relatórios e (Análise conjunta) resultados Análises morfofisiológicas Preparação das mudas Análises morfofisiológicas Definição dos ambientes climáticos Análises e resultados Cidos de deficiência hídrica

Figura 1 – Representação do fluxograma das etapas metodológicas.

5.1.1 Preparação das plantas (Item 1 do fluxograma)

Sementes pré-germinadas de *B. excelsa*, oriundas da empresa Agropecuária Aruanã S.A. (3° 0' 30,63" S e 58° 50' 1,50" O), em Itacoatiara-AM, foram cultivadas em tubetes durante 56 dias no clima da Amazônia.

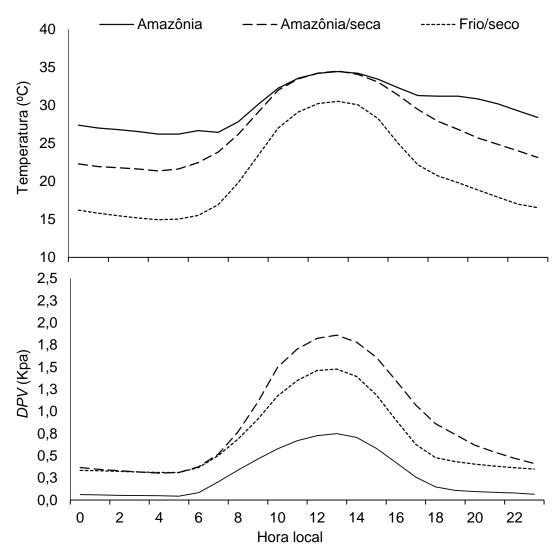
Posteriormente, foram selecionadas 30 plantas homogêneas quanto ao tamanho, média de 12 cm e com três folhas, e estado fitossanitário. As plantas foram transplantadas para vasos de plásticos com capacidade para 12 litros. Os vasos continham substrato comercial acrescido de 2,5 g/L de adubo de liberação controlada (OSMOCOTE®) com formulação NPK 15–9–12.

Após o transplante para os vasos, as plantas passaram pelo processo de aclimatação durante 10 dias, sendo irrigadas diariamente no ambiente Amazônia. Após o período de aclimatação, as plantas foram distribuídas, aleatoriamente, nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, totalizando 10 plantas por ambiente.

5.1.2 Caracterização dos ambientes climáticos (Item 2 do fluxograma)

Os valores médios, máximos e mínimos de temperatura e umidade relativa do ar no ambiente que simula a Amazônia Central (Amazônia) foram definidos tendo como base as normais climatológicas disponíveis no site do Instituto Nacional de Meteorologia de Manaus-AM, Brasil. Com base nos valores de temperatura do ar e *DPV* do ambiente Amazônia, definiu-se os ambientes Amazônia/seca e Frio/seco da seguinte forma: Amazônia - simulou o clima da Amazônia Central com temperatura média de 29,9 °C e *DPV* médio de 0,3 kPa; Amazônia/seca com temperatura média de 27,0 °C e *DPV* de 0,9 kPa; e Frio/seco com temperatura média 20,9 °C e o *DPV* médio de 0,7 kPa. As médias das variações de temperaturas e *DPV*s horárias para cada ambiente, durante 24 horas, são apresentadas na Figura 2. Para calcular o *DPV*, a saturação de vapor d'água (e_s) foi definida por meio da equação de Tetens, e a pressão parcial de vapor (e_a) (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002). O *DPV* foi obtido por meio do cálculo da diferença entre e_s e a e_a real do ar.

Figura 2 – Variação horária da média da temperatura média do ar e do déficit de pressão de vapor (*DPV*) dos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco em casas de vegetação climatizadas no município de Jerônimo Monteiro- ES, de 29 de agosto de 2017 a 30 de março de 2018



5.1.3 Ciclos de deficiência hídrica (Item 3 do fluxograma)

Em cada ambiente, as plantas foram divididas em dois grupos compostos por cinco plantas cada. Um grupo de plantas recebeu irrigação diariamente permanecendo na capacidade de campo (*SDH*), e o outro grupo passou por dois ciclos de deficiência hídrica (*CDH*) (Figura 1, etapa 3) impostos por meio da suspensão total da irrigação até que a sua fotossíntese (taxa de assimilação líquida de CO₂; *A*) alcançasse ~ 30% da *A* do grupo *SDH*, quando finalizou o

ciclo. Após o primeiro ciclo de deficiência hídrica, o grupo *CDH* passou por um período de irrigação, no qual as plantas foram irrigadas diariamente até que a sua *A* alcançasse ~ 70% da *A* do grupo *SDH*, quando se iniciou o segundo ciclo de deficiência hídrica.

Para determinar o final dos ciclos de deficiência hídrica e o período de irrigação, foram realizadas, semanalmente, medições de *A* às 8 horas, em folhas no terço médio superior das plantas com o auxílio de um analisador de gás infravermelho-*IRGA* (LICOR, LI-6400) fixando o CO₂ em 400 ppm e a intensidade de radiação fotossinteticamente ativa (*PAR*) em 600 µmol m⁻² s⁻¹.

5.1.4 Análises ECofisiológicas (Item 4 do fluxograma)

Ao final do segundo ciclo de deficiência hídrica, foram realizadas as análises ecofisiológicas nos grupos *SDH* e o *CDH*, nos respectivos ambientes. Com o objetivo de padronizar os ambientes, todas as análises ecofisiológicas foram realizadas em dias de céu aberto.

9.5.1.1 Determinação das trocas gasosas

A mensuração das trocas gasosas foi realizada em IRGA, às 8 horas, na primeira folha madura superior da planta fixando o CO_2 em 400 ppm e a PAR em 600 µmol m⁻² s⁻¹. Foram determinadas as taxas de A, transpiração (E), a condutância estomática (g_s), a concentração intracelular de CO_2 (C_i), a eficiência instantânea da carboxilação (A/C_i) e a eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s).

Para a integralização da *A* e da *E* diária, os valores de *A* e da *E* foram mensurados a cada duas horas, entre 6 e 16 horas, em folhas totalmente expandidas do terço superior das plantas. Foi fixado a concentração de CO₂ em 400 ppm, e a *PAR* utilizada foi o valor da mesma que chegava às plantas no momento da análise. Para a definição da *PAR* nos horários avaliados, a mesma foi mensurada com um sensor linear de *PAR* (APOGEE, SQ-311). As leituras foram realizadas a cada 10 segundos, os dados armazenados em um datalogger (Campbell Scientific, CR-10000) e os valores médios a cada minuto. Os valores de *PAR* foram fixados em 100, 600, 1000, 1300, 1000 e 600 μmol m⁻² s⁻¹ nos

horários de 6, 8, 10, 12, 14 e 16 horas, respectivamente. Por meio da análise da área entre os valores pontuais de *A* e de *E*, os valores foram integralizados e os mesmos divididos pelo número de horas avaliadas, totalizando 10 horas. Assim, obteve-se as médias diárias de trocas gasosas e transpiração, ambas integralizadas.

9.5.1.2 Análise da eficiência do fotossistema II

A Eficiência do Fotossistema II foi medida com equipamento portátil *FluorPen FP100* (Photon Systems Instruments). As mensurações foram feitas nas mesmas folhas utilizadas para as medidas de trocas gasosas. As análises foram realizadas antes do amanhecer (F_{V}/F_{m4h}) e ao meio-dia (F_{V}/F_{m12h}). As folhas selecionadas foram adaptadas ao escuro por um período de 30 minutos e então expostas a um pulso saturante de 1500 µmol m-2 s-1 de luz.

9.5.1.3 Determinação do índice de clorofila

A leitura do índice de clorofila foi realizada nas mesmas folhas selecionadas para as medidas de trocas gasosas e entre 11h e 12:30h, utilizando-se um fluorímetro portátil *Falker ClorofiLOG® 1030* em que foram determinados os índices de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total.

9.5.1.4 Determinação do potencial hídrico

O potencial hídrico foi determinado em câmara de pressão Scholander (modelo 3005-1422, Soil Moisture Equipment Corp, EUA). As medições foram realizadas antes do amanhecer, as 4 horas (Ψ_{4h}) e as 12 horas (Ψ_{12h}) utilizandose folhas do terço médio das plantas, totalmente expandidas e de tamanho homogêneas.

9.5.1.5 Determinação de açúcares solúveis e amido

Para a determinação dos açúcares solúveis (*SS*) e do amido, às 12 horas foi coletada uma folha madura e totalmente expandida por planta, e acondicionada a -30 °C. As folhas foram maceradas com nitrogênio líquido e realizado os extratos Alcoólicos (BUCKERIDGE; DIETRICH, 1990). O amido foi hidrolisado em ácido perclórico (35%), após a secagem do precipitado em estufa a 50 °C e os *SS* foram quantificados colorimetricamente em espectrofotômetro usando glicose (Sigma) como padrão (PASSOS, 1996). Ambos os açúcares foram quantificados pelo método do ácido fenol sulfúrico (DUBOIS et al., 1956).

9.5.1.6 Determinação da produção de massa seca

A quantificação da massa seca foi realizada no último dia de experimento, no 213º dia. Para a determinação da produção de massa, as raízes foram lavadas até que todas as partículas do substrato fossem removidas. Toda a planta foi então colocada em uma estufa a 65 °C, até que atingisse um peso constante. Após a secagem, a massa seca foi determinada por meio de pesagem do material vegetal em balança digital com precisão de 0,01 g.

9.5.2 Análise de dados (Item 5 do fluxograma)

Dentro de cada ambiente foi adotado um delineamento inteiramente casualizado, tendo os níveis de irrigação como tratamentos. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) conjunta para avaliar a interação entre os níveis de irrigação e ambientes.

Na análise conjunta, considerou-se as análises individuais cujas variâncias residuais fossem homogêneas. Para avaliar a homogeneidade das variâncias, foi utilizado o teste de F máximo, a 5% de probabilidade. O teste F_m foi aplicado para j variâncias independentes, sendo que o valor obtido foi usado para comparar com o valor da tabela com j e n' graus de liberdade associado à cada variância. O teste requereu o mesmo número de graus de liberdade associados às variâncias residuais a serem comparadas (CRUZ; CARNEIRO;

REGAZZI, 2014). As médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \le 0.05$). Para relacionar as variáveis analisadas, realizou-se uma análise de componentes principais. Todas as análises foram realizadas no software R versão 3.1.1.

6 RESULTADOS

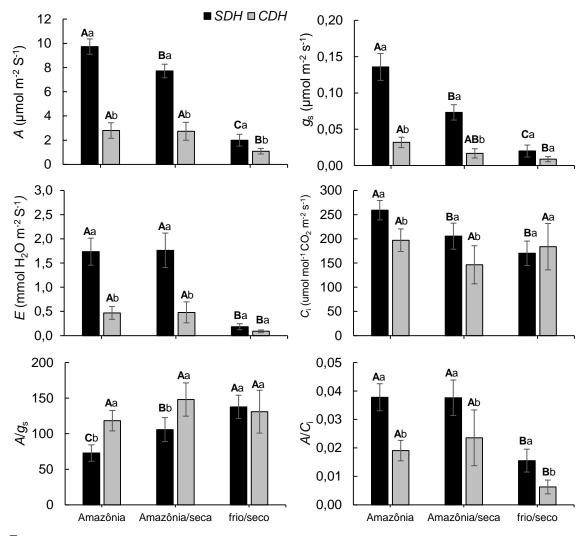
As plantas *CDH* alcançaram o final do segundo ciclo de deficiência hídrica em tempos diferentes. O período entre o início do tratamento e o final do segundo ciclo de deficiência hídrica durou 168, 134 e 210 dias nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, respectivamente.

6.1 TROCAS GASOSAS

Considerando as trocas gasosas realizadas às 8 horas nas plantas irrigadas (SDH), com o aumento do DPV com manutenção da temperatura no ambiente Amazônia/seca os valores da A, g_s e C_i foram menores em comparação com as mesmas análises realizadas nas condições climáticas do ambiente Amazônia, apesar da E ter sido igual (Figura 3). No entanto, valores menores ainda foram observados no ambiente Frio/seco. Ainda é possível observar que a A/g_s foi maior no ambiente Frio/seco nas plantas sob SDH.

Nas plantas *CDH*, não houve diferença dessa variável entre os ambientes. Ao comparar os tratamentos *SDH* e *CDH* em cada ambiente, apenas no ambiente Frio/seco não houve diferença da *A/g*_s (Figura 3). A redução da temperatura prejudicou a *A/C*_i, visto que essa variável foi menor apenas no ambiente Frio/seco, tanto em *SDH* como em *SDH*. O corte da irrigação (*CDH*) promoveu a redução de todas as variáveis e, comparando os ambientes, sem diferenças entre os ambientes Amazônia e Amazônia/seca com maior redução no ambiente Frio/seco.

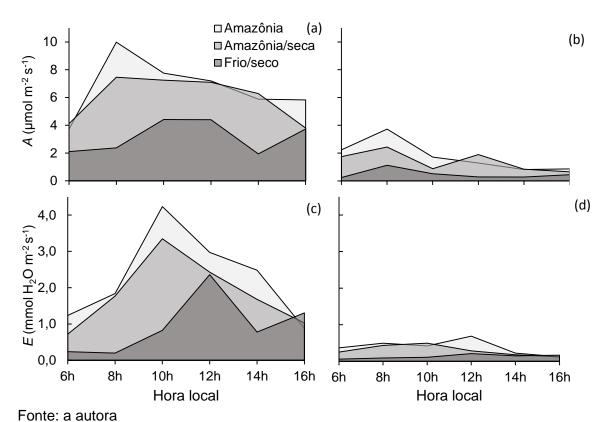
Figura 3 – Trocas gasosas realizadas às 8 horas nas folhas da B. excelsa nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, das plantas sem deficiência hídrica (SDH) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (CDH): taxa de fotossíntese líquida (A), condutância estomática (g_s), taxa transpiratória (E), concentração interna de CO_2 (C_i), eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) e eficiência intrínseca de carboxilação (A/C_i). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente ($p \le 0,05$).



Os valores de *A* e *E* integralizados ao longo do dia seguiram a mesma tendência das leituras pontuais realizadas às 8 horas (Figura 4). As plantas em *SDH* e *CDH* apresentaram maiores valores de *A* e *E* no ambiente Amazônia, valores intermediários no Amazônia/seca e os menores no Frio/seco. Comparando *SDH* e *CDH*, as variáveis *A* e *E* mostraram-se menores em *CDH* em todos os ambientes. Os valores de *A* integralizados entre 6 e 16horas nos

ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco foram, respectivamente, 214 (\pm 0,85), 192 (\pm 1,65) e 90 (\pm 0,88) mmol m⁻² para as plantas *SDH*, e 55 (\pm 0,73), 46 (\pm 0,63) e 19 (\pm 0,36) mmol m⁻² para as plantas *CDH*. Os valores de *E* integralizados observados nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco foram, respectivamente, 69,1 (\pm 0,92), 91,5 (\pm 0,74), 28,8 (\pm 0,34) mol H₂O m⁻² nas plantas *SDH*, e 11,2 (\pm 0,30), 14,0 (\pm 0,29) e 4,7 (\pm 0,05) mol H₂O m⁻² nas plantas *CDH*.

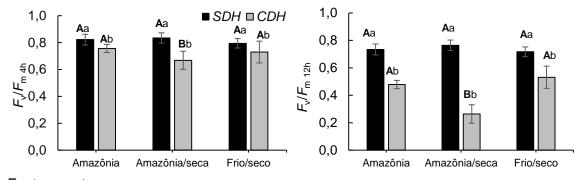
Figura 4 – Valores integralizados ao longo do dia de fotossíntese líquida (A) (a:SDH, b:CDH) e transpiração (E) (c:SDH, d:CDH) integralizadas ao longo do dia nas folhas da B. excelsa nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, com plantas sem deficiência hídrica (SDH) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (CDH).



6.2 EFICIÊNCIA DO FOTOSSISTEMA II

Na condição *SDH* não foi verificado fotoinibição em nenhum ambiente. Já sob deficiência hídrica, verificou-se que no ambiente Amazônia/seca houve fotoinibição crônica. Comparando os tratamentos de irrigação, as plantas *CDH* demonstraram fotoinibição crônica nos três ambientes (Figura 5).

Figura 5 – Eficiência do PSII, mensurada antes do amanhecer $(F_{\text{v}}/F_{\text{m4h}})$ e ao meio-dia $(F_{\text{v}}/F_{\text{m12h}})$ realizadas nas folhas da B. excelsa nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco em plantas irrigadas (SDH) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (CDH). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente $(p \le 0,05)$.



6.3 ÍNDICE DE CLOROFILA

Os ambientes testados não influenciaram no índice de clorofilas, onde as mesmas não demonstraram interações e diferenças estatísticas entre os ambientes. Comparando os tratamentos de irrigação em cada ambiente, a deficiência hídrica foi determinante na concentração de clorofilas, pois nas plantas *CDH* nos três ambientes apresentaram menores valores de Clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total em relação as plantas *SDH* (Tabela 3).

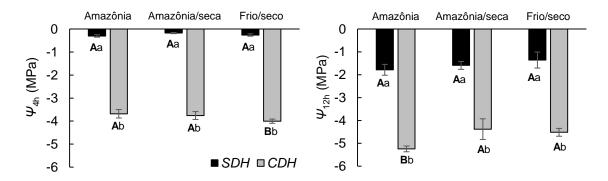
Tabela 3- Índice de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total de plantas de *B. excelsa*, continuamente irrigadas (*SDH*) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (*CDH*). Valores são médias ± desvio-padrão de cinco repetições. Letras minúsculas diferentes na coluna indicam diferenças significativas (*p* ≤ 0,05)

Ambientes	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila Total
Amazônia	$31,2 \pm 1,7^{ns}$	$6,1 \pm 1,0^{ns}$	$37.4 \pm 2.6^{\text{ns}}$
Amazônia/seca	$29,5 \pm 2,6^{ns}$	5.5 ± 0.7^{ns}	$35,0 \pm 3,2^{ns}$
Frio/seco	$30,7 \pm 4.8^{ns}$	$5,4 \pm 1,9^{ns}$	$36,1 \pm 6,6^{ns}$
Irrigação			
SDH	34,4 ± 3,9a	7,0 ± 1,3a	41,4 ± 5,1a
CDH	$26,6 \pm 4,9b$	$4,4 \pm 1,5b$	$31,0 \pm 6,3b$

6.4 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

Os ambientes não influenciaram no Ψ_{4h} e no Ψ_{12h} nas plantas irrigadas (*SDH*). Sob deficiência hídrica, o Ψ_{4h} mais negativo foi verificado no Frio/seco, e o Ψ_{12h} no Amazônia. Comparando os tratamentos *SDH* e *CDH*, nos três ambientes os Ψ_{4h} e o Ψ_{12h} foram mais negativos nas plantas *CDH*.

Figura 6 – Potencial hídrico antes do amanhecer (Ψ_{4h} MPa) e ao meio-dia (Ψ_{12h} MPa) em folhas da *B. excelsa* nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, continuamente irrigadas (*SDH*) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (*CDH*). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente ($p \le 0.05$).



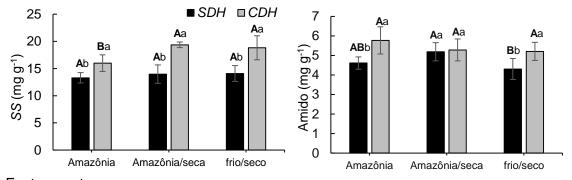
Fonte: a autora.

6.5 AÇÚCARES SOLÚVEIS E AMIDO

Os teores de SS não diferiram entre os três ambientes na condição SDH. Em todos os ambientes, as plantas sob CDH apresentaram valores maiores de SS em relação a SDH (Figura 7).

Com relação ao amido, as plantas *SDH* e *CDH* não apresentaram diferenças nos teores de amido entre os três ambientes. Comparando os tratamentos de irrigação, as plantas *CDH* apresentaram maiores concentrações de amido na Amazônia e no Frio/seco.

Figura 7 – Concentrações foliares de açúcares solúveis (SS) e de amido nas folhas da $B.\ excelsa$ nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, com plantas continuamente irrigadas (SDH) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (CDH). As barras de erro representam o desvio padrão (n=5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente ($p \le 0.05$).

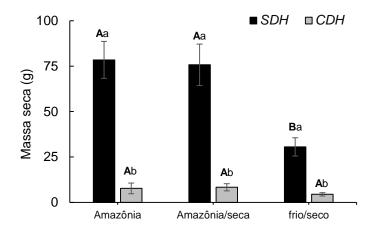


Fonte: a autora.

6.6 PRODUÇÃO DE MASSA SECA

Verificou-se maior produção de massa seca das plantas sob *SDH* nos ambientes Amazônia e o Amazônia/seca. A deficiência hídrica impactou igualmente a produção de massa seca nas plantas *CDH* nos três ambientes. Comparando os tratamentos de irrigação, em todos os ambientes, as plantas *CDH* apresentaram a produção de massa seca significantemente reduzida em relação às plantas *SDH* (Figura 8). As fotos das plantas no final do experimento estão no Apêndice C.

Figura 8 – Massa seca total de plantas de *B. excelsa* nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, continuamente irrigadas (*SDH*) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (*CDH*). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente (*p* ≤ 0,05).

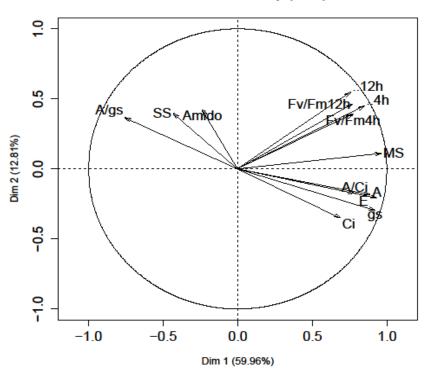


6.7 RELAÇÃO ENTRE VARIÁVEIS

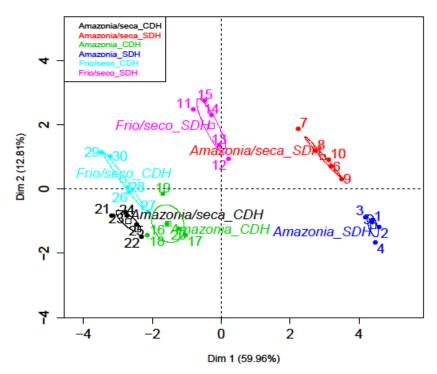
Os dois primeiros componentes (CPs) explicaram 72,8% da variância total analisada (Figura 9). Analisando os resultados dessa relação, verificou-se que há uma similaridade entre os ambientes de temperaturas semelhantes, o Amazônia e a Amazônia/seca, na condição irrigada (SDH). O ambiente Frio/seco não mostrou relação com os demais ambientes (Figura 9B). Nos três ambientes, formou-se uma alta similaridade na condição de deficiência hídrica. As trocas gasosas explicam grande parte da variação no Componente 1, A (87%) e gs (84%) assim como a massa seca (93%). No componente 2, Fv/Fm12h, Ψ 4h e Ψ 12h variaram 21, 20, e 30%, respectivamente (Figura 9A).

Figura 9 – Análise dos dois primeiros componentes principais de plantas de *B. excelsa* nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, continuamente irrigadas (*SDH*) e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica (*CDH*). Distribuição das variáveis (A) e dos ambientes (B) entre os dois primeiros componentes.

Variables factor map (PCA)



Individuals factor map (PCA)



Fonte: a autora.

7 DISCUSSÃO

7.1 O COMPORTAMENTO ECOFISIOLÓGICO DE *B. EXCELSA* DIFERE ENTRE OS CLIMAS CONTRASTANTES A AMAZÔNIA CENTRAL

As respostas ecofisiológicas das plantas de B. excelsa SDH são afetadas quando cultivadas em climas diferentes da Amazônia Central, confirmando a hipótese deste trabalho. Sob alto DPV, algumas variáveis ecofisiológicas foram prejudicadas, mas não tanto quanto no tratamento sob temperatura baixa do ar. A redução de A na Amazônia/seca, em relação ao ambiente Amazônia, pode estar relacionada com a g_s (MARENCO et al., 2014b), que normalmente é reduzida em ambientes com altos *DPV*s (DUURSMA et al., 2014; MARENCO et al., 2014b). A redução de g_s em 46% no Amazônia/seca pode ter sido influenciada pelo hormônio ácido abscísico (ABA), porque a g_s e o ABA possuem uma correlação negativa (BUCKLEY, 2016; MCADAM; BRODRIBB, 2015, 2016). Há autores que sugerem que em alto DPV, as plantas tenham um sensor direto ainda não identificado de umidade atmosférica que pode rapidamente sinalizar para uma regulação da biossíntese de ABA (MCADAM; BRODRIBB, 2016). Outra explicação é que o aumento da biossíntese de ABA seja influenciado por reduções sutis no turgor das folhas devido ao aumento da E, quando em alto DPV e/ou deficiência hídrica (BUCKLEY, 2016). No ambiente Amazônia/seca, a redução da g_s foi efetiva para evitar a perda de água por meio da E_s pois essa manteve-se semelhante a E das plantas mantidas no Amazônia. A regulação da gs na B. excelsa foi efetiva em outros trabalhos para evitar a E excessiva (SHIMPL et al., 2019), assim como outras espécies em ambientes com altos DPV (DUURSMA et al., 2014; MARENCO et al., 2014b).

A redução da g_8 pode ter limitado a difusividade do CO₂ para o mesófilo (CAEMMERER; EVANS, 2015), diminuindo o C_1 e limitando a A no Amazônia/seca. Por esse motivo, esperava-se que a produção de massa seca no Amazônia/seca fosse reduzida. No entanto, a massa seca se igualou com o Amazônia, ambiente onde foi encontrado maiores valores de A. Uma provável explicação para a falta de diferença significativa da produção de massa seca entre esses ambientes se deve à respiração noturna que pode ter sido maior no

Amazônia. Apesar de a respiração noturna não ter sido mensurada no presente trabalho, acredita-se que a mesma pode ter contribuído para a perda de CO₂ e reduzido a produção de massa seca no Amazônia, conforme encontrado também por Marenco et al. (2014). Assumiu-se essa hipótese porque a temperatura noturna do Amazônia foi maior que o Amazônia/seca, e a respiração é diretamente proporcional ao aumento de temperatura (DRAKE et al., 2016; MARENCO et al., 2014b). Além disso, houve aclimatação das plantas sob *SDH* no Amazônia/seca, porque o *A/g*₈ e o *A/C*₁ foram maior e igual, respectivamente, nas plantas *SDH* no Amazônia/seca, com relação às plantas *SDH* no Amazônia. Isso indica que mesmo que a disponibilidade de substrato para a Rubisco tenha diminuído, os processos bioquímicos não foram prejudicados no Amazônia/seca. No Amazônia/seca não houve fotoinibição do fotossistema II (*FSII*) entre as plantas *SDH*, indicando que os prejuízos podem ter sido somente na etapa bioquímica da fotossíntese.

No ambiente Frio/seco, as variáveis analisadas tiveram valores diferentes das análises realizadas nos demais ambientes e sinalizou peculiaridades na análise de componentes principais. Os menores valores de A no Frio/seco parecem ter relação com a menor produção de massa seca nesse ambiente. Outros trabalhos como os de Corcobado et al. (2014), Ghanbary et al. (2017) e Marenco et al. (2014) também mostraram inibição de massa seca em associação a menor fotossíntese. A redução mais pronunciada de A no Frio/seco indica incapacidade de aclimatação das plantas de B. excelsa ao microclima desse ambiente. Quando uma planta apresenta menor A relativa indica que a planta não conseguiu aclimatar-se ao ambiente (WAY; YAMORI, 2014). O estresse ocasionado por temperaturas mais baixas inibe a atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenasse (Rubisco) em diversas espécies tropicais, devido a menor síntese de formas da mesma resistente ao frio ou redução da sua atividade (DILLAWAY; KRUGER, 2010; GHANNOUM et al., 2010; KOSITSUP et al., 2009; MARENCO et al., 2014b; MISHRA et al., 2019; SHEN et al., 2009; SILIM; RYAN; KUBIEN, 2010; YAMORI et al., 2008, 2010). A redução da atividade da Rubisco pode ter ocorrido no presente estudo, pois o Ci das plantas sob SDH das Amazônia/seca se igualou ao do Frio/seco, e a relação A/C_i foi menor apenas no Frio/seco, indicando que mesmo tendo substrato para a carboxilação na Rubisco sob SDH no Frio/seco, em algum momento esse processo de carboxilação foi reduzido. Outro fator que fortalece essa afirmação é que a g_s no Frio/seco foi a mais baixa dentre os ambientes, o que dificulta a difusividade de CO₂ para o mesófilo (CAEMMERER; EVANS, 2015), e assim, o valor de G no Frio/seco pode ser interpretado como efeito acumulativo.

A redução de g_8 no Frio/seco pode estar relacionada diretamente com a temperatura, conforme verificado também por Marenco et al. (2014) e Urban et al. (2017). A temperatura influencia na condutividade hidráulica da folha diminuindo a viscosidade da água em cerca de 20% a cada queda de 10 °C na temperatura do ar (BRODRIBB; MCADAM; CARINS MURPHY, 2017; MARENCO et al., 2014b). A menor viscosidade da água propicia diminuição da condutância do mesófilo, fornecimento de água para os locais de evaporação, turgor das células guardas e, consequentemente, menor g_8 nas folhas (CAEMMERER; EVANS, 2015; COCHARD et al., 2000).

A redução do amido no Frio/seco é um indicativo de que esse carboidrato pode ter sido convertido em AS para auxiliar na osmorregulação do Ψ_{4h} no ambiente Frio/seco, conforme verificado em outras espécies (ROWLAND et al., 2015; SHIMPL et al., 2019).

7.2 OS PREJUÍZOS CAUSADOS PELA DEFICIÊNCIA HÍDRICA SERÃO AGRAVADOS NOS CLIMAS CONTRASTANTES À AMAZÔNIA CENTRAL

É comum a redução da A e g_s em plantas com deficiência hídrica, conforme verificado em outros estudos realizados com B. excelsa, em que a A, g_s e C_i encontrados foram próximos de zero (MARENCO et al., 2014b; MCADAM; BRODRIBB, 2016; PALHETA et al., 2016; SHIMPL et al., 2019).

No Amazônia, o teor de amido nas plantas *CDH* mostrou-se maior em relação ao *SDH*. Conforme verificado por Shimpl et al. (2019) e segundo Silva et al. (2016), o acúmulo de amido em *B. excelsa* é uma pré-adaptação às condições de seca, pois o amido pode ser usado para aumentar o teor de *AS* e, como consequência, aumentar a pressão osmótica. Esse comportamento também ocorreu em outras espécies na Amazônia quando submetidas à deficiência hídrica (ROWLAND et al., 2015).

Os resultados confirmam, em parte, a hipótese deste trabalho. Nos climas diferentes da Amazônia Central (Amazônia/seca e Frio/seco), a deficiência hídrica associada ao alto *DPV* e à redução da temperatura afetou claramente algumas variáveis ecofisiológicas. Contudo, a produção de massa seca foi igual nos três ambientes.

Os maiores teores de SS das plantas submetidas ao CDH no Amazônia/seca indicam que em ambientes com DPV mais altos e conciliado à deficiência hídrica, as plantas de B. excelsa ajustaram seus potenciais osmóticos aumentando os teores de AS que podem ter contribuído para o aumento da turgescência. Possivelmente, sob maior DPV, as plantas da B. excelsa necessitem converter o amido em AS para aumentar a osmorregulação e, consequentemente, elevar seu Ψ_{12h} (ROWLAND et al., 2015; SHIMPL et al., 2019), visando à manutenção da integridade da maquinaria fotossintética. Mesmo assim, analisando os valores de Fv/Fm4h e Fv/Fm12h entre os ambientes, o CDH no Amazônia/seca causou prejuízo crônico no PSII indicado pela redução do Fv/Fm4h e Fv/Fm12h, conforme verificado também em outras espécies da Amazônia (AZEVEDO; MARENCO, 2012). Da mesma forma, Shimpl et al. (2019) encontraram *Fv/Fm*_{12h} próximo de zero em plantas de *B. excelsa* com deficiência hídrica na Amazônia central. A redução de Fv/Fm pode ser provenientes da redução fotossintética (AZEVEDO; MARENCO, 2012; FLEXAS et al., 2008; MARENCO et al., 2014b; PINHEIRO; CHAVES, 2011). Plantas sobre deficiência hídrica tendem a absorver radiação solar acima do que são capazes de utilizar, produzindo, assim, um desbalanço energético responsável pelo aumento de espécies reativas de oxigênio (EROs) (AZEVEDO; MARENCO, 2012; MARENCO et al., 2014b; NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2014). Essas moléculas podem danificar o PSII e as células (AZEVEDO; MARENCO, 2012). De alguma forma, as plantas tratadas com CDH no Amazônia/seca não elevaram a proteção as reações oxidativas das *ERO*s, conforme parece ter acontecido no Amazônia, mesmo com a redução do Ψ_{12h} .

No ambiente de baixa temperatura do ar (Frio/seco), os valores de A, E, g_s e A/C_i sob CDH mostraram-se menores em relação aos demais ambientes, evidenciando que a temperatura baixa intensificou os prejuízos da deficiência hídrica nas trocas gasosas. Comparando o tratamento hídrico dentro do ambiente Frio/seco, g_s , C_i e A/g_s foram semelhantes entre SDH e CDH, indicando

que essa redução é referente à temperatura e que apenas os valores de A, E e A/C_i foram agravados quando a deficiência hídrica foi conciliada à baixa temperatura.

Os valores de Fv/Fm_{4h} e Fv/Fm_{12h} sob CDH no Frio/seco mostraram-se semelhantes aos encontrados no Amazônia e maiores no Amazônia/seca. Essa característica indica que o valor de A no Frio/seco foi afetado por características intrínsecas da bioquímica, como a redução da atividade da Rubisco possivelmente oxidada pela ação das ERO's. Normalmente as ERO's prejudicaram a Fv/Fm_{4h}, Fv/Fm_{12h} (MISHRA et al., 2019) e as clorofilas (MARENCO et al., 2014b) em plantas com deficiência hídrica, contudo esses prejuízos não ocorreram no Frio/seco. Uma forma de diminuir a produção de ERO's é por meio da redução da área da antena coletora de luz no PSII como estratégia para evitar excessos de excitação do sistema (KHANAL et al., 2017). Devido a menor fluidez de membranas dos tilacoides (LIU; QI; LI, 2012; MARENCO et al., 2014b; SOARES-CORDEIRO et al., 2011), o transporte de elétrons na cadeia transportadora pode ter sido reduzido após a aclimatação ao frio (MISHRA et al., 2019). A pré-disposição da fotoinibição em Arabidopsis induziu recombinações de enzimas na cadeia transportadora de elétrons como estratégia para dissipar o excesso de energia (SANE et al., 2003). Todas essas alterações na fase fotoquímica da fotossíntese auxiliam na menor formação de ERO's.

O Ψ_{12h} foi menor, o SS maior e o amido estava igual entre o Frio/seco e Amazônia, indicando a eficiência da osmorregulação para manter um Ψ_{12h} relativamente menor (ROWLAND et al., 2015; SHIMPL et al., 2019). Diferente disso, o Ψ_{4h} no Frio/seco sob CDH foi negativo indicando menor recuperação do seu Ψ_{4h} durante a noite. No ambiente Frio/seco, as temperaturas noturnas foram as mais baixas e, com isso, a conversão de amido em AS fica mais lenta e a planta não consegue se aclimatar (LIU; QI; LI, 2012; MARENCO et al., 2014b; SOARES-CORDEIRO et al., 2011).

De uma forma geral, o índice de clorofila não foi alterado pelo clima, mas sim afetado negativamente pela deficiência hídrica, conforme verificado também por Silva et al. (2016) em plantas s de *B. excelsa* sob deficiência hídrica, quando a proporção de carotenoides diminuiu em quase 50%. Como os cloroplastos são fotoprotetores, a redução desses pigmentos pode favorecer o aumento de

espécies reativas de oxigênio (CARDOSO, 1997; SILVA et al., 2016), que por sua vez reage com as clorofilas, danificando-as (CARDOSO, 1997; MARENCO et al., 2014b; SILVA et al., 2016).

8 CONCLUSÕES

As plantas irrigadas da *B. excelsa* apresentam comportamento diferente em climas contrastantes a Amazônia Central. Descobriu-se que na fase de crescimento inicial as plantas dessa espécie toleram aumento de *DPV* de 0,9 kPa. Por outro lado, não suportam a redução da temperatura média para 20,9 °C. Sob deficiência hídrica, todas as variáveis fisiológicas foram afetadas e a produção de massa seca mostrou-se invariável nas três condições climáticas. Entre os tratamentos de irrigação, *CDH* nos três ambientes foi mais afetado em relação ao *SDH*.

Diante disso, podemos afirmar que plantas juvenis da *B. excelsa* apresentam capacidade potencial para seu estabelecimento m climas com *DPV*s mais altos. No entanto, a temperatura do ar mais baixa e longos períodos com deficiência hídrica no solo podem ser um fator limitante.

REFERÊNCIAS

AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. **New Phytologist**, v. 165, n. 2, p. 351–372, 2004.

AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 3, p. 258–270, 2007.

ALVARENGA, C. B. DE et al. Effect of the water vapor pressure deficit in the air on hydropneumatic spraying of artificial targets. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, p. 182-193, 2014.

AMEYE, M. et al. The effect of induced heat waves on *Pinus taeda* and *Quercus rubra* seedlings in ambient and elevated CO₂ atmospheres. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 448-461, 2012.

ANGELO, H.; ALMEIDA, A. N. DE; CALDERON, R. D. A. Determinants of the Brazil nut price (*Bertholletia excelsa*) on the domestic market. **Scientia Forestalis**, v. 41, n. 98, p. 195-203, 2013.

ARANJUELO, I. et al. Leaf carbon management in slow-growing plants exposed to elevated CO₂. **Global Change Biology**, v. 15, n. 1, p. 97–109, 2009.

ARIANE, M. K. et al. Properties of Brazil nuts: A review. **African Journal of Biotechnology**, v. 14, n. 8, p. 642–648, 2015.

AZEVEDO, G. F. C.; MARENCO, R. A. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. **Photosynthetica**, v. 50, n. 1, p. 86–94, 2012.

BEGCY, K. et al. A Novel Stress-Induced Sugarcane Gene Confers Tolerance to Drought, Salt and Oxidative Stress in Transgenic Tobacco Plants. **PLoS ONE**, v. 7, n. 9, p. e44697, 2012.

BERNACCHI, C. J. et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 2, p. 253–259, 2001.

BERRY, J.; BJORKMAN, O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 31, n. 1, p. 491–543, 1980.

BRODRIBB, T. J. et al. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. **New Phytologist**, v. 183, n. 3, p. 839–847, 2009.

BRODRIBB, T. J.; MCADAM, S. A. M. Unique responsiveness of angiosperm stomata to elevated CO₂ explained by calcium signalling. **PLoS ONE**, v. 8, n. 11, p. e82057, 2013.

- BRODRIBB, T. J.; MCADAM, S. A. M.; CARINS MURPHY, M. R. Xylem and stomata, coordinated through time and space. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 6, p. 872–880, 2017.
- BUCKERIDGE, M. S.; DIETRICH, S. M. C. Galactomannan from Brazilian legume seeds. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 13, n. 1, p. 109–112, 1990.
- BUCKLEY, T. N. Stomatal responses to humidity: has the 'black box' finally been opened? **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 3, p. 482–484, 2016.
- CAEMMERER, SUSANE VON; EVANS, J. R. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. **Plant, Cell and Environment**, v. 38, n. 4, p. 629–637, 2015.
- CAETANO, A. C. Introdução e crescimento da castanheira-da-amazônia (Bertholletia excelsa Bonpl.) em consórcio agroflorestal com clones de seringueira (Hevea brasiliensis Müell. Arg.) em Lavras, MG. 2012. 175 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) Universidade federal de Lavras. Lavras-MG, 2012.
- CARDOSO, S. L. Fotofísica de carotenóides e o papel antioxidante de β-caroteno. **Quimica Nova**, v. 20, n. 5, p. 535–540, 1997.
- CERNUSAK, L. A. et al. Responses of legume versus nonlegume tropical tree seedlings to elevated CO₂ concentration. **Plant Physiology**, v. 157, n. 1, p. 372–385, 2011.
- CHAKRABORTY, K. et al. Physiological responses of peanut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars to water deficit stress: status of oxidative stress and antioxidant enzyme activities. **Acta Botanica Croatica**, v. 74, n. 1, p. 123–142, 2015.
- CHEN, D.; CHEN, H. W. Using the Köppen classification to quantify climate variation and change: An example for 1901–2010. **Environmental Development**, v. 6, p. 69–79, 2013.
- COCHARD, H. et al. Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 348, p. 1255–1259, 2000.
- CORCOBADO, T. et al. Drought events determine performance of *Quercus ilex* seedlings and increase their susceptibility to Phytophthora cinnamomi. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 192, p. 1–8, 2014.
- COSTA, D. C. C. DA et al. Emergência e crescimento inicial de *Amburana* cearensis sob aumento da temperatura e dióxido de carbono. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 2, n. 3, p. 212, 2017.
- COSTA, G. F. DA; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v. 37, n. 2, p. 229–234, 2007.
- COSTA, M. G.; TONINI, H.; MENDES FILHO, P. Atributos do Solo relacionados com a Produção da Castanheira-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*). **Floresta e Ambiente**, v. 24, p. 1–10, 2017.

- COX, P. M. et al. Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution. **Nature**, v. 453, n. 7192, p. 212–215, 2008.
- CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**. v. 1, 4. ed. Viçosa: UFV, 2012. 514 p.
- D'OLIVEIRA, M. V. N. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in Acre, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 127, n. 1–3, p. 67–76, 2000.
- DA SILVA, J. R. et al. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ combined with partial rootzone drying results in improved water use efficiency, drought tolerance and leaf carbon balance of grapevines (*Vitis labrusca*). **Environmental and Experimental Botany**, v. 134, p. 82–95, 2017.
- DA SILVA, K. E. et al. Dinâmica florestal, estoque de carbono e fitossociologia de uma floresta densa de terra-firme na Amazônia Central. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 43, n. 105, p. 193–201, 2015.
- DALLING, J. W. et al. Two tropical conifers show strong growth and water-use efficiency responses to altered CO₂ concentration. **Annals of Botany**, v. 118, n. 6, p. 1113–1125, 2016.
- DILLAWAY, D. N.; KRUGER, E. L. Thermal acclimation of photosynthesis: A comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 6, p. 888–899, 2010.
- DINIZ, T. D. DE A.; BASTO, T. X. Contribuição ao conhecimento do clima típico da castanheira do Brasil, Boletim técnico IPEAN, Belém, n. 64, p. 1-83. 1974.
- DRAKE, J. E. et al. Does physiological acclimation to climate warming stabilize the ratio of canopy respiration to photosynthesis? **New Phytologist**, v. 211, n. 3, p. 850–863, 2016.
- DRAKE, J. E. et al. Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. **Global Change Biology**, v. 24, n. 6, p. 2390–2402, 2018.
- DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350–356, 1956.
- DUCHELLE, A. E.; KAINER, K. A.; WADT, L. H. O. Is Certification Associated with Better Forest Management and Socioeconomic Benefits? A Comparative Analysis of Three Certification Schemes Applied to Brazil Nuts in Western Amazonia. **Society and Natural Resources**, v. 27, n. 2, p. 121–139, 2014.
- DUQUE, L. O.; SETTER, T. L. Partitioning index and non-structural carbohydrate dynamics among contrasting cassava genotypes under early terminal water stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 163, n. January, p. 24–35, 2019.
- DUSENGE, M. E.; WAY, D. A. Warming puts the squeeze on photosynthesis lessons from tropical trees. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 9, p. 2073–2077, 2017.

- DUURSMA, R. A. et al. The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 189–190, p. 2–10, 2014.
- ERICE, G. et al. Effect of elevated CO₂, temperature and drought on photosynthesis of nodulated alfalfa during a cutting regrowth cycle. **Physiologia Plantarum**, v. 126, n. 3, p. 458–468, 2006.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v. 149, n. 1, p. 78–90, 1980.
- FAUSET, S. et al. Contrasting responses of stomatal conductance and photosynthetic capacity to warming and elevated CO₂ in the tropical tree species *Alchornea glandulosa* under heatwave conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 158, n. 3, p. 28–39, 2019.
- FELDPAUSCH, T. R. et al. Amazon forest response to repeated droughts. **Global Biogeochemical Cycles**, v. 30, n. 7, p. 964-982, 2016.
- FERREIRA, M. J. et al. Respostas ecofisiológicas de plantas jovens de Bertholletia excelsa Bonpl. sumetidas à fertilização em plantio homogênio. Forest Ecology and Management, v. 62, n. 3, p. 67–76, 2012.
- FERREIRA, M. J. et al. Características nutricionais de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. sob tratamentos de fertilização em área degradada na Amazônia. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 43, n. 108, p. 863–872, 2015.
- FERREIRA, M. J. et al. Clonal variation in photosynthesis, foliar nutrient concentrations, and photosynthetic nutrient use efficiency in a Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plantation. **Forest Science**, v. 62, n. 3, p. 323–332, 2016.
- FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. C.; FERRAZ, J. B. S. Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. **Photosynthetica**, v. 47, n. 4, p. 616–620, 2010.
- FERREIRA, M. J.; GONCALVES, J. F. D. C.; FERRAZ, J. B. S. Growth and water use efficiency of young Brazil nut plants on degraded area subjected to fertilization. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 2, p. 393–401, 2012.
- FLEXAS, J. et al. Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 5, p. 602–621, 2008.
- FLEXAS, J. et al. Corrigendum to 'Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis'. **Plant Science**, v. 196, p. 31, 2012.
- FLEXAS, J. et al. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ in different plant groups: Underrated factors for predicting leaf photosynthesis responses to climate change? **Plant Science**, v. 226, n. 1, p. 41–48, 2014.

- FLEXAS, J.; MEDRANO, G. Drought-inhibition of Photosynthesis in C₃ Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. **Annals of Botany**, v. 89, n. 2, p. 183–189, 2002.
- FURLAN, A. L. et al. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in peanut nodules during a drought and rehydration cycle. **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 7, p. 704, 2014.
- GHANBARY, E. et al. Growth and physiological responses of *Quercus brantii* seedlings inoculated with *Biscogniauxia mediterranea* and *Obolarina persica* under drought stress. **Forest Pathology**, v. 47, n. 5, p. 1–11, 2017.
- GHANNOUM, O. et al. Photosynthetic responses of two eucalypts to industrial-age changes in atmospheric [CO₂] and temperature. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 10, p. 1671–1681, 2010.
- GRIFFIN, K. L.; SEEMANN, J. R. Plants, CO₂, and photosynthesis in the 21st century. **Chemistry & Biology**, v. 3, p. 245–254, 1956.
- HAGEMANN, M.; BAUWE, H. Photorespiration and the potential to improve photosynthesis. **Current Opinion in Chemical Biology**, v. 35, p. 109–116, 2016.
- HOLADAY, A. S. et al. Changes in Activities of Enzymes of Carbon Metabolism in Leaves during Exposure of Plants to Low Temperature. **Plant Physiology**, v. 98, n. 3, p. 1105–1114, 1992.
- IPCC. **Climate Change 2007**: impacts, adaptation and vulnerability: contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel, Genebra, Suíça. 2007.
- IPCC. **Climate Change 2013:** The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Edited by T. F. Stocker et al. Cambridge/New York, Cambridge University Press, 2013.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2017-1. Disponível em: http://www.iucnredlist.org acesso em dezembro de 2019.
- JANMOHAMMADI, M.; ZOLLA, L.; RINALDUCCI, S. Low temperature tolerance in plants: Changes at the protein level. **Phytochemistry**, v. 117, p. 76–89, 2015.
- JANZEN, D. H. Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. **The American Naturalist**, v. 101, n. 919, p. 233–249, 1967.
- KAINER, K. A. et al. Brazil nut seedling establishment and autecology in extractive reserves of Acre, Brazil. **Ecological Applications**, v. 8, n. 2, p. 397–410, 1998.
- KAINER, K. A.; WADT, L. H. O.; STAUDHAMMER, C. L. Explaining variation in Brazil nut fruit production. **Forest Ecology and Management**, v. 250, n. 3, p. 244–255, 2007.

- KAKANI, V. G.; SURABHI, G. K.; REDDY, K. R. Photosynthesis and fluorescence responses of C₄ plant *Andropogon gerardii* acclimated to temperature and carbon dioxide. **Photosynthetica**, v. 46, n. 3, p. 420–430, 2008.
- KALLIOLA, R.; FLORES, P. Brazil nut harvesting in Peruvian Amazonia from the perspective of ecosystem services. **Fennia**, v. 189, n. 2, p. 1–13, 2011.
- KHANAL, N. et al. Differential Mechanisms of Photosynthetic Acclimation to Light and Low Temperature in *Arabidopsis* and the *Extremophile Eutrema* salsugineum. **Plants**, v. 6, n. 4, p. 32, 2017.
- KIM, T.-H. et al. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling. **Annual Review of Plant Biology**, v. 61, n. 1, p. 561–591, 2010.
- KIMBALL, B. A. et al. Elevated CO₂, drought and soil nitrogen effects on wheat grain quality. **New Phytologist**, v. 150, n. 2, p. 295–303, 2001.
- KOSITSUP, B. et al. Photosynthetic capacity and temperature responses of photosynthesis of rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) acclimate to changes in ambient temperatures. **Trees Structure and Function**, v. 23, n. 2, p. 357–365, 2009.
- LAWLOR, D. W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 561–579, 2009.
- LEAKEY, A. D. B. et al. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 10, p. 2859–2876, 2009.
- LEAKEY, A. D. B.; PRESS, M. C.; SCHOLES, J. D. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 10, p. 1681–1690, 2002.
- LI, X. et al. Physiological, proteomic and transcriptional responses of wheat to combination of drought or waterlogging with late spring low temperature. **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 7, p. 690, 2014.
- LIANG, N.; TANG, Y.; OKUDA, T. Is elevation of carbon dioxide concentration beneficial to seedling photosynthesis in the understory of tropical rain forests? **Tree Physiology**, v. 21, n. 14, p. 1047–1055, 2001.
- LIMA, A. L. S. et al. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 47, n. 3, p. 239–247, 2002.
- LIU, Y. F.; QI, M. F.; LI, T. L. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery. **Plant Science**, v. 196, p. 8–17, 2012.

- LOYOLA, J. et al. Plastidic isoprenoid biosynthesis in tomato: physiological and molecular analysis in genotypes resistant and sensitive to drought stress. **Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 149–156, 2011.
- LUO, Y.; FIELD, C. B.; MOONEY, H. A. Predicting responses of photosynthesis and root fraction to elevated [CO₂]a: interactions among carbon, nitrogen, and growth. **Plant, Cell and Environment**, v. 17, n. 11, p. 1195–1204, 1994.
- LURGI, M.; LÓPEZ, B. C.; MONTOYA, J. M. Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 3050–3057, 2012.
- MACHADO, M. R. et al. Aspectos Silviculturais da Castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* Humb. e Bonpl.). **biotaamazonia**, v. 7, n. 3, p. 41–44, 2017.
- MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 311–329, 2004.
- MARCHIN, R. M. et al. Stomatal acclimation to vapour pressure deficit doubles transpiration of small tree seedlings with warming. **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 10, p. 2221–2234, 2016.
- MARENCO, R. A. et al. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, v. 61, p. 786-799, 2014.
- MARENGO, J. A. et al. Riscos das Mudanças Climáticas no Brasil: análise conjunta Brasil-Reino Unido sobre os impactos das mudanças climáticas e do desmatamento na Amazônia. **Ilnstituto nacional de Pesquisas Espaciais NPE**, p. 56, 2011.
- MARTINELLI, G.; MORAES, M. A. (ORGS.). Livro vermelho da flora do Brasil. 1. ed. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. MMA- Rio de Janeiro. 2013. 1100 p.
- MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Photosynthesis: response to high temperature stress. **Journal of Photochemistry & Photobiology, B: Biology**, v. 137, p. 116–126, 2014.
- MAYORGA, A. Y. Desenvolvimento e efeito da concentração atmosférica de CO₂ e da temperatura em plântulas juvenis de *Hymenaea courbaril* L., jatobá. 2010. 180 f. Tese (Doutorado em Botânica) Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Universidade de São Paulo. São Paulo, 2010.
- MCADAM, S. A. M.; BRODRIBB, T. J. The Evolution of Mechanisms Driving the Stomatal Response to Vapor Pressure Deficit. **Plant Physiology**, v. 167, n. 3, p. 833–843, 2015.
- MCADAM, S. A. M.; BRODRIBB, T. J. Linking Turgor with ABA Biosynthesis: Implications for Stomatal Responses to Vapor Pressure Deficit across Land Plants. **Plant Physiology**, v. 171, n. 3, p. 2008–2016, 2016.

- MISHRA, K. B. et al. Low temperature induced modulation of photosynthetic induction in non-acclimated and cold-acclimated *Arabidopsis thaliana*: chlorophyll a fluorescence and gas-exchange measurements. **Photosynthesis Research**, v. 139, n. 1–3, p. 123–143, 2019.
- MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 1, p. 15–19, 2006.
- MOLL-ROCEK, J.; GILBERT, M. E.; BROADBENT, E. N. Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) Regeneration in Logging Gaps in the Peruvian Amazon. **International Journal of Forestry Research**, v. 2014, p. 1–8, 2014.
- MURAKAMI, Y. Trienoic Fatty Acids and Plant Tolerance of High Temperature. **Science**, v. 287, n. 5452, p. 476–479, 2000.
- NASCIMENTO, H. C. S.; MARENCO, R. A. Mesophyll conductance variations in response to diurnal environmental factors in *Myrcia paivae* and *Minquartia guianensis* in Central Amazonia. **Photosynthetica**, v. 51, n. 3, p. 457–464, 2013.
- NEVES, E. DE S.; WADT, L. H. DE O.; GUEDES, M. C. Estrutura populacional e potencial para o manejo de *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) em castanhais nativos do Acre e Amapá. **Scientia Forestalis**, v. 44, n. 109, p. 19–31, 2016.
- NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C. H. The Roles of Reactive Oxygen Metabolism in Drought: Not So Cut and Dried. **PLANT PHYSIOLOGY**, v. 164, n. 4, p. 1636–1648, 2014.
- NUNES, F. et al. Economic benefits of forest conservation: Assessing the potential rents from Brazil nut concessions in Madre de Dios, Peru, to channel REDD+ investments. **Environmental Conservation**, v. 39, n. 2, p. 132–143, 2012.
- OMENA-GARCIA, R. P. et al. Growth and metabolic adjustments in response to gibberellin deficiency in drought stressed tomato plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 159, p. 95–107, 2019.
- OREN, R. et al. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell & Environment**, v. 22, n. 12, p. 1515–1526, 1999.
- PALHETA, F. et al. Biochemical responses in young plants of castanheira castanheira-do-brasil (*Bertholletia excelsa* bonpl.) submitted to drought. **International Journal of Current Research**, v. 8, n. 8, p. 37352–37356, 2016.
- PASSOS, L. P. Analytical and Laboratory Methods in Plant Physiology. Embrapa, 1996.
- PEARCY, R. W. Acclimation of Photosynthetic and Respiratory Carbon Dioxide Exchange to Growth Temperature in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. **Plant Physiology**, v. 59, n. 5, p. 795–799, 1977.

- PENÃ-CLAROS, M. et al. Enrichment planting of *Bertholletia excelsa* in secondary forest in the Bolivian Amazon: effect of cutting line width on survival, growth and crown traits. **Forest Ecology and Management**, v. 161, p. 159–168, 2002.
- PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia:** fundamentos e aplicações práticas. 1. ed. Guaíba: Agropecuária, 2002.
- PHILLIPS, O. L. et al. Drought-mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631–646, 2010.
- PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869–882, 2011.
- PIROVANI, D. B. et al. Climate change impacts on the aptitude area of forest species. **Ecological Indicators**, v. 95, p. 405–416, 2018.
- REICH, P. B. et al. Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming. **Nature**, v. 531, n. 7596, p. 633–636, 2016.
- ROBREDO, A. et al. Elevated CO₂ alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 3, p. 252–263, 2007.
- ROBREDO, A. et al. Influence of water stress on photosynthetic characteristics in barley plants under ambient and elevated CO₂ concentrations. **Biologia Plantarum**, v. 54, n. 2, p. 285–292, 2010.
- RODRIGUES, W. P. et al. Long-term elevated air [CO₂] strengthens photosynthetic functioning and mitigates the impact of supra-optimal temperatures in tropical *Coffea arabica* and *C. canephora* species. **Global Change Biology**, v. 22, n. 1, p. 415–431, 2016.
- ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119–122, 2015.
- SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 9, p. 1086–1106, 2007.
- SALAZAR-PARRA, C. et al. Photosynthetic response of *Tempranillo grapevine* to climate change scenarios. **Annals of Applied Biology**, v. 161, n. 3, p. 277–292, 2012.
- SALAZAR-PARRA, C. et al. Carbon balance, partitioning and photosynthetic acclimation in fruit-bearing grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) grown under simulated climate change (elevated CO₂, elevated temperature and moderate drought) scenarios in temperature gradient greenhouses. **Journal of plant physiology**, v. 174, p. 97-109, 2015.
- SALOMÃO, R. DE P. et al. Crescimento de *Bertholletia excelsa* Bonpl . (castanheira) na Amazônia trinta anos após a mineração de bauxita. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.**, v. 9, n. 2, p. 307–320, 2014.

- SANE, P. V. et al. Changes in the Redox Potential of Primary and Secondary Electron-Accepting Quinones in Photosystem II Confer Increased Resistance to Photoinhibition in Low-Temperature-Acclimated Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 132, n. 4, p. 2144–2151, 2003.
- SANZ-SÁEZ, Á. et al. Photosynthetic down-regulation under elevated CO₂ exposure can be prevented by nitrogen supply in nodulated alfalfa. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 18, p. 1558–1565, 2010.
- SCHROTH, G.; DA MOTA, M. DO S. S.; ELIAS, M. E. DE A. Growth and nutrient accumulation of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in agroforestry at different fertilizer levels. **Journal of Forestry Research**, v. 26, n. 2, p. 347–353, 2015.
- SCHULTZ, H. Climate change and viticulture: A European perspective on climatology, carbon dioxide and UV-B effects. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 6, n. 1, p. 2–12, 2000.
- SCOLES, R. From the Madeira River to the Trombetas River: new ecological and historical evidence for the anthropogenic origin of Amazonian Brazil nut stands. **Novos Cadernos NAEA**, v. 14, n. 2, p. 265–282, 2011.
- SCOLES, R.; GRIBEL, R. The regeneration of Brazil nut trees in relation to nut harvest intensity in the Trombetas River valley of Northern Amazonia, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 265, p. 71–81, 2012.
- SCOLES, R.; KLEIN, G. N.; GRIBEL, R. Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl., Lecythidaceae) plantada em diferentes condições de luminosidade após seis anos de plantio na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 9, n. 2, p. 321–336, 2014.
- SHEN, H. et al. Leaf photosynthesis and simulated carbon budget of *Gentiana straminea* from a decade-long warming experiment. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 4, p. 207–216, 2009.
- SHEPARD, G. H.; RAMIREZ, H. "Made in Brazil": Human Dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia. **Economic Botany**, v. 65, n. 1, p. 44–65, 2011.
- SHIMPL, F. C. et al. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 252, n. 1, p. 10–17, 2019.
- SILIM, S. N.; RYAN, N.; KUBIEN, D. S. Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: Acclimation versus adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 104, n. 1, p. 19–30, 2010.
- SILVA DIONISIO, L. F. et al. Caracterização morfométrica de árvores solitárias de *Bertholletia excelsa* H.B.K. no sudeste de Roraima. **REVISTA AGRO@MBIENTE ON-LINE**, v. 11, n. 2, p. 163, 2017.

- SILVA, P. F. N. et al. Photosynthetic pigments and carbohydrates in young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) plants exposed to moderate and severe water deficiency. **Australian Journal of Crop Science**, v. 10, n. 7, p. 920–925, 2016.
- SLOT, M.; GARCIA, M. N.; WINTER, K. Temperature response of CO₂ exchange in three tropical tree species. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 5, p. 468, 2016.
- SLOT, M.; WINTER, K. Photosynthetic acclimation to warming in tropical forest tree seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 9, p. 2275–2284, 2017.
- SOARES-CORDEIRO, A. S. et al. Dorsoventral variations in dark chilling effects on photosynthesis and stomatal function in *Paspalum dilatatum* leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 2, p. 687–699, 2011.
- STAUDHAMMER, C. L.; WADT, L. H. O.; KAINER, K. A. Tradeoffs in basal area growth and reproduction shift over the lifetime of a long-lived tropical species. **Oecologia**, v. 173, n. 1, p. 45–57, 2013.
- SUN, Y. et al. OCO-2 advances photosynthesis observation from space via solar-induced chlorophyll fluorescence. **Science**, v. 358, n. 6360, p. 5747, 2017.
- SUNG, D.-Y. et al. Acquired tolerance to temperature extremes. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 4, p. 179–187, 2003.
- TAN, Z.-H. et al. Optimum air temperature for tropical forest photosynthesis: mechanisms involved and implications for climate warming. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 5, p. 054022, 2017.
- THOMAS, E. et al. Uncovering spatial patterns in the natural and human history of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) across the Amazon Basin. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 8, p. 1367–1382, 2015.
- THOMAS, E.; ATKINSON, R.; KETTLE, C. Fine-scale processes shape ecosystem service provision by an Amazonian hyperdominant tree species. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1–11, 2018.
- TODD, B. D. et al. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1715, p. 2191–2197, 2011.
- TONINI, H.; ARCO-VERDE, M. F.; SÁ, S. P. P. DE. Dendrometry of native species in homogeneos stands in the Roraima State andiroba (*Caraba guianensis* Aubl), castanha do brasil (*Bertholletia excelsa* Bonpl), ipê roxo (*Tabebuia avellanedae* Lorentz ex Griseb) and jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). **Acta Amazonica**, v. 35, n. 3, p. 353–362, 2005.
- TONINI, H.; EMILIO, P. Relação da produção de sementes de castanha-dobrasil com características morfométricas da copa e índices de competição. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 11, p. 1509-1816, 2008.

- URBAN, J. et al. Stomatal conductance increases with rising temperature. **Plant Signaling and Behavior**, v. 12, n. 8, p. e1356534-1-e1356534-3, 2017.
- VON CAEMMERER, S.; EVANS, J. R. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 4, p. 629–637, 2015.
- WADT, L. H. O.; KAINER, K. A.; GOMES-SILVA, D. A. P. Population structure and nut yield of a *Bertholletia excelsa* stand in Southwestern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 211, n. 3, p. 371–384, 2005.
- WAHIDAH, M. N. L. et al. Effects of Elevated Atmospheric CO₂ on Photosynthesis, Growth and Biomass in *Shorea platycarpa* F. Heim (*Meranti Paya*). **Sains Malaysiana**, v. 46, n. 9, p. 1421–1428, 2017.
- WAY, D. A.; OREN, R.; KRONER, Y. The space-time continuum: the effects of elevated CO₂ and temperature on trees and the importance of scaling. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 6, p. 991–1007, 2015.
- WAY, D. A.; YAMORI, W. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. **Photosynthesis Research**, v. 119, n. 1–2, p. 89–100, 2014.
- WULLSCHLEGER, S. D.; TSCHAPLINSKI, T. J.; NORBY, R. J. Plant water relations at elevated CO₂ implications for water-limited environments. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 319–331, 2002.
- YAMORI, W. et al. Effects of Internal Conductance on the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves from Contrasting Growth Temperatures. **Plant and Cell Physiology**, v. 47, n. 8, p. 1069–1080, 2006.
- YAMORI, W. et al. The role of electron transport in determining the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves grown at contrasting temperatures. **Plant and Cell Physiology**, v. 49, n. 4, p. 583–591, 2008.
- YAMORI, W. et al. Phenotypic Plasticity in Photosynthetic Temperature Acclimation among Crop Species with Different Cold Tolerances. **Plant Physiology**, v. 152, n. 1, p. 388–399, 2010.
- YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 119, n. 1–2, p. 101–117, 2014.
- YAMORI, W.; NOGUCHI, K.; TERASHIMA, I. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 4, p. 536–547, 2005.
- ZARGAR, S. M. et al. Impact of drought on photosynthesis: Molecular perspective. **Plant Gene**, v. 11, p. 154–159, 2017.
- ZHOU, G.; WANG, Y. Global change and climate-vegetation classification. **Chinese Science Bulletin**, v. 45, n. 7, p. 577–585, 2000.

CAPÍTULO 2

IMPACTO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS NA ECOFISIOLOGIA DE PLANTAS JOVENS DE CASTANHA-DO-BRASIL (Bertholletia excelsa Bonpl.)

RESUMO

A espécie Bertholletia excelsa Bolp., conhecida como castanha-do-brasil, é importante para o setor florestal brasileiro por gerar uma renda multimilionária por meio da venda de suas sementes. No entanto, as mudanças climáticas têm causado uma série de preocupações e pode prejudicar espécies florestais. Nesse contexto, a B. excelsa requer uma atenção maior, tendo em vista que já se encontra ameaçada de extinção. Com isso, objetivou-se verificar a influência de cenários de mudanças climáticas na ecofisiologia e produção de massa seca de plantas de B. excelsa. Hipotetizou-se que (1) as mudanças climáticas não prejudicarão as plantas de *B. excelsa* irrigadas, no entanto (2) agravarão os prejuízos causados pela deficiência hídrica. O experimento foi conduzido em casas de vegetação climatizadas e automatizadas e utilizou-se plantas da B. excelsa, as quais foram distribuídas em três cenários, onde um cenário simula a Amazônia Central atual (Tmédia: 28,7 °C, DPVmédio: 0,4 KPa e CO₂: 435 ppm) e os outros dois os cenários de mudanças climáticas estimados pelo IPCC (2013) para 2100: o *RCP4.5* (T_{média}: 29,3 °C; *DPV*_{médio}: 1,2 KPa e CO₂: 575 ppm) e o RCP8.5 (Tmédia: 31,6 °C; DPVmédio: 1,8 KPa e CO₂: 948 ppm). Em cada cenário, as plantas da B. excelsa foram mantidas em dois níveis de água no substrato: a 90% (SDH) e a 40 % (CDH) da capacidade de campo do substrato. Ao final do experimento (91 dias), foram realizadas as análises ecofisiológicas e de produção de massa seca. Em relação ao Amazônia atual, considerando as plantas SDH, no RCP4.5 foram verificados valores mais altos de fotossíntese (A) e concentração interna de CO₂ (C_i) apenas às 12 horas. Nos dois horários, às 9 e 12 horas, verificou-se um aumento da eficiência no uso da água (EUA) e a redução da condutância estomática (g_s) e da transpiração (E). Houve redução dos açúcares solúveis (SS) e maior produção de massa seca. No RCP8.5, os valores de A e E foram iguais aos encontrados nas plantas SDH no RCP4.5. Também, os valores da gs reduziram apenas às 12 horas, e a C e a EUA aumentaram nos dois horários. Ainda no RCP8.5, houve maiores valores de clorofila a, o potencial hídrico aferido às 4 horas (Ψ_{4h}) foi mais negativo e houve maior produção de massa seca em relação aos demais cenários. Em relação às plantas CDH, os valores de E e a g_s às 9 horas foram menores nos dois cenários de mudanças climáticas, e às 12 horas esses valores foram mais reduzidos no

RCP8.5. Os valores de C_i às 12 horas e a EUA nos dois horários foram maiores nos dois cenários de mudanças climáticas tendo maiores valores no RCP8.5. A produção de massa seca foi igual nos três cenários. No presente estudo, as mudanças climáticas impactaram de forma positiva as plantas de B. excelsa. As variações das condições climáticas descritas nos cenários RCP4.5 e o RCP8.5 foram benéficas para a ecofisiologia, pois devido ao aumento da [CO₂] atmosférica, houve um incremento na A e, consequentemente, na produção de massa seca de plantas irrigadas de B. excelsa. Essas variações nas condições climáticas não intensificaram os prejuízos causados pela deficiência hídrica nas plantas com deficiência hídrica.

Palavras-chave: Amazônia; concentração de gás carbônico atmosférico; deficiência hídrica; déficit de pressão de vapor; temperatura do ar.

9 INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas têm causado alterações nas condições climáticas globais sem precedentes e seus impactos em espécies vegetais têm chamado a atenção de pesquisadores (DA SILVA et al., 2017; PIROVANI et al., 2018). Diante da preocupação com o clima no futuro, o International Panel on Climate Change (IPCC, 2013) criou-se quatro cenários de mudanças climáticas projetados para até o ano de 2100, os RCPs - Representative Concentration Pathways. Esses cenários são baseados nas emissões de gases de efeito estufa (GEE) e estimam mudanças climáticas regionais e globais. O RCP2.6 considera que as emissões de GEE podem ser reduzidas em algum momento. Os RCP4.5 e RCP6 consideram que as emissões estabilizarão até o final do século XXI, e o RCP8.5 é estimado considerando altas emissões de GEE. Como consequência das emissões de GEE, o IPCC (2013) estima que até o final do século a concentração atmosférica de CO₂ atinja valores entre 750 e 1300 ppm. Segundo essas projeções, haverá um aumento, também, na temperatura atmosférica, diminuição da umidade do ar e mudanças nos padrões de precipitação, podendo diminuir a umidade do solo em até 70% (KIMBALL et al., 2001; REICH et al., 2016; SCHULTZ, 2000).

Ecossistemas como a Amazônia encontram-se em um quadro de maior vulnerabilidade (LURGI; LÓPEZ; MONTOYA, 2012; PHILLIPS et al., 2010; TODD et al., 2011), já que suas espécies florestais são sensíveis às alterações das condições climáticas (FELDPAUSCH et al., 2016). Essas espécies possuem menor potencial de aclimatação a variações de temperatura (DUSENGE; WAY, 2017; JANZEN, 1967). Assim, é importante a compreensão do impacto das mudanças climáticas futuras sobre espécies que compõem o bioma Amazônia (DA SILVA et al., 2015; FAUSET et al., 2019).

Dentre as espécies que compõem o bioma Amazônia, a *Bertholletia excelsa* Bonpl. possui hábito arbóreo e é conhecida popularmente como castanha-do-brasil, castanha-do-pará e/ou castanheira. É uma das espécies nativas mais importantes do bioma Amazônia porque subsidia o sustento e a renda de milhares de famílias da região Amazônica. A venda de suas sementes movimenta um grande mercado nacional e internacional na Bolívia, Brasil e Peru (COSTA; TONINI; MENDES FILHO, 2017; FERREIRA et al., 2016; FERREIRA;

GONCALVES; FERRAZ, 2012; SCOLES, 2011; THOMAS; ATKINSON; KETTLE, 2018). O interesse pelas sementes da *B. excelsa* se dá pelo agradável sabor e por ser considerada como alimento funcional, apresentando grande quantidade de selênio, e também é utilizada na elaboração de cosméticos, como óleos, perfumes, sabonetes e outros derivados (ARIANE et al., 2015; COSTA; KALLIOLA; FLORES, 2011). Por ter uma madeira de alta qualidade a *B. excelsa*, foi largamente explorada ilegalmente (MACHADO et al., 2017; SCHROTH; DA MOTA; ELIAS, 2015). Atualmente, o corte é proibido pelo Decreto Federal nº 5.975, 2006, e a espécies estão listadas entre as ameaçadas de extinção no Brasil (MARTINELLI; MORAES, 2013) e no mundo (IUCN, 2019). O risco de extinção da *B. excelsa* pode aumentar em função das mudanças climáticas, já que a espécie é sensível às variações ambientais (DA SILVA et al., 2017; TAN et al., 2017).

Estudos sobre a relação entre as mudanças climáticas e as plantas são importantes porque existe pouco entendimento sobre como essas alterações climáticas afetarão as espécies florestais, principalmente as de ambientes tropicais (FAUSET et al., 2019; SUN et al., 2017; TAN et al., 2017). A maioria dos estudos analisa a influência de fatores climáticos isolados, havendo poucas pesquisas que relacionam todos os fatores meteorológicos combinados, como realmente estão descritos no relatório do IPCC (2013).

Quando a planta é exposta ao aumento das temperaturas do ar, déficit de pressão de vapor (DPV) e maiores concentrações atmosféricas de CO_2 , a condutância estomática (g_s) é alterada em escalas curtas e longas (WAY; OREN; KRONER, 2015). Na escala curta, há uma redução instantânea da g_s para diminuir a perda de água por meio da transpiração (FAUSET et al., 2019; SLOT; WINTER, 2017). Por outro lado, a g_s pode aumentar em ambientes de alta temperatura para evitar um possível estresse térmico na folha (DRAKE et al., 2018; SLOT; GARCIA; WINTER, 2016; URBAN et al., 2017).

Mesmo que haja diminuição da g_s , em ambientes com alta concentração de CO_2 atmosférico, a difusividade de CO_2 para o mesófilo é relativamente menos limitada, devido à diferença entre o gradiente de concentração entre o ar e a câmara subestomática (SALAZAR-PARRA et al., 2012). Com a maior disponibilidade de CO_2 no mesófilo, a fotossíntese líquida de plantas de metabolismo C_3 pode aumentar (DA SILVA et al., 2017). Isso ocorre porque em

condições atmosféricas atuais, a enzima carboxilante primária da fotossíntese, a ribulose-1,5-bifosfato - carboxilase/oxigenase (Rubisco), possui limitação quanto a disponibilidade de CO₂, principalmente quando há diminuição da *g*s (AINSWORTH; ROGERS, 2007). A alteração da fotossíntese líquida, em ambientes com maior concentração de CO₂, é um processo que varia entre as espécies e conforme as fases de crescimento (AINSWORTH; ROGERS, 2007; ARANJUELO et al., 2009; ERICE et al., 2006; RODRIGUES et al., 2016; SALAZAR-PARRA et al., 2015; SANZ-SÁEZ et al., 2010).

Formula-se as seguintes hipóteses: (1) não haverá impacto negativo no crescimento inicial e na ecofisiologia de plantas jovens de *B. excelsa* irrigadas devido à elevação da concentração atmosférica de CO₂, o qual compensará os efeitos causados pela elevação da temperatura e déficit de pressão de vapor; (2) A condição de restrição hídrica no solo será mais impactante no crescimento inicial e a ecofisiologia da espécie que as condições climáticas dos cenários de mudanças climáticas. Diante das incertezas sobre os impactos das mudanças climáticas em espécies florestais, objetivou-se analisar o comportamento ecofisiológico de plantas de *B. excelsa* diante os cenários de mudanças climáticas.

10 MATERIAL E MÉTODOS

10.1 LOCAL DE ESTUDO

A pesquisa foi desenvolvida no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira da Universidade Federal do Espírito Santo, localizado na cidade de Jerônimo Monteiro, ES, Brasil (20°47'25"S, 41°23'48"W, e altitude de 120 m). O experimento foi conduzido durante o período de 21 de junho a 20 de setembro de 2018 em casas de vegetação climatizadas. Os dados meteorológicos no interior das casas de vegetação foram mensurados por meio de sensores de temperatura e de umidade relativa (Campbell Scientific, Vaisala CS500). As leituras foram realizadas a cada 10 segundos, os valores médios armazenados a cada cinco minutos em datalogger (Campbell Scientific, CR-10X). Maiores detalhes e fotos das casas de vegetação e a estação meteorológica estão descritos no Apêndice A.

10.2 ETAPAS METODOLÓGICAS

O fluxograma metodológico que representa as etapas necessárias para o desenvolvimento da presente pesquisa é apresentado na Figura 1. A partir desse ponto, os dois níveis de água no substrato serão denominados: *SDH* para as plantas sem deficiência hídrica e *CDH* para as plantas sob deficiência hídrica. Os cenários com diferentes condições climáticas estão denominados como: Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*, sendo caracterizados por diferentes valores de temperatura, déficit de pressão de vapor do ar (*DPV*) e concentração de gás carbônico ([CO₂]).

(1) 2 Amazônia atual, RCP4.5 e Plântula RCP8.5 Muda (3) (4)Determinação de trocas gasosas Água disponível Extravasamento de eletrólitos 30% da capacidade de campo (CC) Índice de dorofila Potencial hídrico 40% da capacidade de campo (CC Determinação de açúcares solúveis total e Produção de biomassa Dias X Análises morfofisiológicas (5) Preparação das mudas Definição dos ambientes climáticos Níveis de água no substrato Análises morfofisiológicas Análise estatística Relatórios e Análises e resultados (Análise conjunta) resultados

Figura 1 – Fluxograma das etapas metodológicas do experimento.

10.2.1 **PREPARAÇÃO DAS PLANTAS** (ITEM 1 DO FLUXOGRAMA)

Sementes pré-germinadas de *B. excelsa*, oriundas da empresa Agropecuária Aruanã S. A. (3° 0' 30,63" S e 58° 50' 1,50" O), em Itacoatiara-AM, foram semeadas em tubetes e cultivadas durante 50 dias. Posteriormente, foram selecionadas 30 plantas com base na uniformidade de tamanho e estado fitossanitário, sendo estas transplantadas para vasos de plásticos com capacidade de cinco litros. Os vasos continham quatro litros de substrato comercial, acrescido de 2,5 g/L de adubo de liberação controlada (OSMOCOTE,

NPK 15–9–12). O período de aclimatação das plantas, após o transplantio para os vasos, foi de sete dias, com irrigação diária até a capacidade de campo.

Da fase de semeadura até o final do período de aclimatação das plantas no vaso, as mesmas permaneceram no cenário Amazônia atual. Após o período de aclimatação, as plantas foram distribuídas, aleatoriamente, nos cenários Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*, totalizando 10 plantas por ambiente.

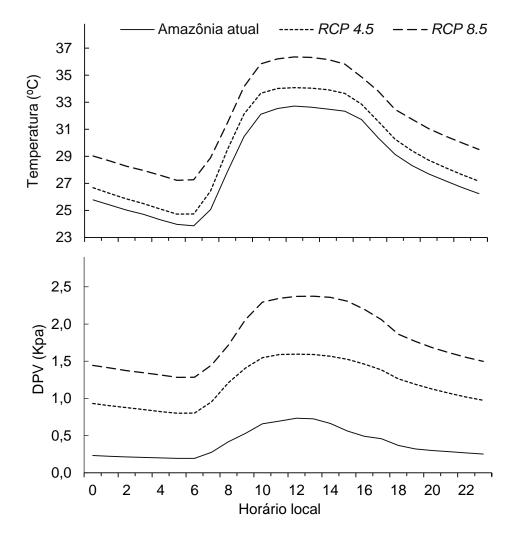
10.2.2 **DEFINIÇÃO DOS CENÁRIOS** (ITEM 2 DO FLUXOGRAMA)

Para verificar o efeito das mudanças climáticas na *B. excelsa* foram utilizados três cenários distintos. O primeiro representa o clima do ambiente natural da castanha, sendo representado neste estudo pelas normais climatológicas para a localidade de Manaus-AM (Amazônia Central), Brasil, e definido como cenário Amazônia atual. Os dados climáticos para esse cenário foram estabelecidos utilizando as normais climatológicas de Manaus do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET). Foram obtidos os valores médios, mínimos e máximos da temperatura (*T*_{ar}) e umidade relativa, permitindo a construção das curvas de variação da *T*_{ar} e do *DPV* ao longo do dia no interior da casa de vegetação (Figura 2). O *DPV* foi obtido por meio da diferença entre a pressão de saturação de vapor d'água (*e*_s) e a pressão parcial de vapor d'água (*e*_a). A *e*_s foi calculada a partir da equação de Tetens, e o *e*_a pelo produto entre a umidade relativa e *e*_s.

Já o segundo e terceiro cenários são, respectivamente, as projeções de alterações climáticas do *Representative Concentration Pathways* 4.5 (cenário *RCP4.5*) e do *Representative Concentration Pathways* 8.5 (cenário *RCP8.5*) para o período 2081 a 2100, ambos descritos no quinto relatório (*AR5*) do *Intergovernmental Panel on Climate Change* (IPCC, 2013). Nesses cenários, as curvas de variação da *T*_{ar} e *DPV* foram obtidas a partir do incremento dos valores das projeções dos cenários climáticos futuros com os valores das normais climáticas de Manaus. Segundo o IPCC (2013), as projeções de mudanças climáticas para os cenários *RCP4.5* e *RCP8.5* apresentam um incremento na média anual da *T*_{ar} de, respectivamente, 2,5 °C e 4,5 °C para a região de Manaus. Nessas projeções, os valores médios de *T*_{ar} e *DPV* foram,

respectivamente, 28,7 °C e *DPV* de 0,4 kPa para o cenário Amazônia, 29,3 °C e *DPV* de 1,2 kPa para o *RCP4.5*, e 31,6 °C e *DPV* de 1,8 kPa para o *RCP8.5*. As médias das variações temperaturas e *DPV*s horárias para cada ambiente, durante 24 horas, estão descritos na Figura 2.

Figura 2 – Variação da temperatura do ar (a) e do déficit de pressão de vapor (*DPV*) (b) dos cenários Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5* em casas de vegetação climatizadas no município de Jerônimo Monteiro- ES, durante o período de 21 de junho a 20 de setembro de 2018.



Fonte: a autora.

Para a construção da atmosfera enriquecida com CO₂ estabelecida em cada cenário, dentro das casas de vegetação, foram utilizadas câmaras de topo aberto (*OTC*s) que possuem exaustores com injetores reguláveis de CO₂. Foram acomodadas cinco plantas por *OTC* e duas *OTC*s por cenário, totalizando seis *OTC*s para o experimento. O injetor de gás CO₂ foi ligado às 8h e desligado às

17h, totalizando nove horas de injeção diária de CO₂ durante todo o experimento (91 dias). No cenário Amazônia, todos os procedimentos foram igualmente realizados, mas não foi inserido gás CO₂, usando a [CO₂] ambiente. O monitoramento e ajustes da [CO₂] dentro de cada *OTC* foi realizado duas vezes ao dia, sendo uma vez às 8 h e a outra às 12h, com auxílio de um analisador portátil de CO₂ (marca Testo AG, modelo testo 535). Os valores médios da [CO₂] medidas às 12h para cada cenário foram 435, 575 e 948 ppm de CO₂ nos cenários Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*, respectivamente. Maiores detalhes e fotos das *OTC*s estão descritos no Apêndice B.

10.2.3 NÍVEIS DE ÁGUA NO SUBSTRATO (ITEM 3 DO FLUXOGRAMA)

O IPCC (2013) prevê, também, alterações da precipitação e redução da umidade no solo para a região da Amazônia central, por isso, em cada cenário foram mantidos dois níveis de irrigação: 90 e 40% da capacidade de campo (*CC*) do substrato. O controle dos níveis de irrigação foi realizado pelo método gravimétrico (pesagem das unidades experimentais), considerando-se a massa do substrato, do vaso e da planta. As pesagens foram realizadas diariamente, às 17 horas e a água perdida pela evapotranspiração era reposta e o substrato voltado para o nível de irrigação estabelecido.

10.2.4 ANÁLISES ECOFISIOLÓGICAS (ITEM 4 DO FLUXOGRAMA)

As análises ecofisiológicas das plantas da *B. excelsa*, nos respectivos cenários, foram realizadas no final do experimento, quando completou 91 dias, em dias de céu aberto. As análises realizadas foram trocas gasosas, extravasamento de eletrólitos, índice de clorofilas, potencial hídrico foliar, temperatura foliar, açúcares solúveis, amido e produção de massa seca. A seguir são apresentadas as descrições das análises realizadas.

10.2.4.1 DETERMINAÇÃO DAS TROCAS GASOSAS

A determinação das trocas gasosas foliares foram realizadas com um analisador gás infravermelho- *IRGA* (modelo LI-6400, LICOR, EUA), às 9h e às 12h, na primeira folha madura superior. Utilizou-se as concentrações de CO₂ de 400, 575 e 948 ppm para os cenários Amazônia atual, *RCP4.5* e o *RCP8.5*, respectivamente.

Os valores de radiação fotossinteticamente ativa (*PAR*) utilizados no *IRGA* foram 600 e 1300 µmol m⁻² s⁻¹ nos horários de 9h e 12h, respectivamente. Para a definição da *PAR* nos horários avaliados, a mesma foi mensurada previamente com um sensor linear de *PAR* (APOGEE, SQ-311). As leituras foram realizadas a cada 10 segundos, os dados armazenados em um datalogger (Campbell Scientific, CR-10000) e os valores médios a cada minuto.

Por meio das trocas gasosas, foram determinadas a fotossíntese líquida (A), a taxa de transpiração (E), a condutância estomática (g_s) , a concentração intracelular de CO_2 (C_i) , a eficiência no uso da água (EUA) e a eficiência instantânea da carboxilação (A/C_i) .

10.2.4.2 EXTRAVASAMENTO DE ELETRÓLITOS

A determinação do extravasamento de eletrólitos foi realizada em seis discos foliares (1,46 cm de diâmetro cada), de folhas coletadas às 11h em todas as plantas, conforme Lima et al. (2002). Os discos foram cortados com um furador e lavados em água destilada, depois colocados em frascos de vidro com tampa contendo 10 mL de água destilada e conservados em temperatura ambiente. Após seis horas, foi feita a primeira leitura de condutividade elétrica dos líquidos por meio de um condutivímetro de bancada (modelo mCA-150, Kasvi) e em seguida os frascos foram levados à estufa a 90 °C por duas horas para o extravasamento total dos eletrólitos. Posteriormente, após atingir temperatura ambiente, foi realizada a segunda leitura, aferindo-se novamente a condutividade dos líquidos. O extravasamento de eletrólitos foi calculado por meio do valor encontrado na primeira leitura em relação à segunda leitura da mesma amostra.

10.2.4.3 ÍNDICE DE CLOROFILA

A leitura do índice de clorofila foi realizada entre 09 e 10 horas nas mesmas folhas selecionadas para medições das trocas gasosas. Para isso, utilizou-se um clorofilog portátil (modelo 1030, *Falker ClorofiLOG®*) e foi determinado o índice de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total.

10.2.4.4 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

O potencial hídrico foliar foi medido utilizando-se uma câmara de pressão Scholander (modelo 3005-1422, Soil Moisture Equipment Corp, EUA). As medições foram realizadas às 4h (Ψ_{4h}) e às 12h (Ψ_{12h}) utilizando-se folhas situadas no terço médio das plantas, totalmente expandidas e uniformes em termos de tamanho.

10.2.4.5 DETERMINAÇÃO DE AÇÚCARES SOLÚVEIS TOTAIS E AMIDO

Para a determinação dos açúcares solúveis totais (*SS*) e do amido, às 12 horas, foi coletada uma folha, madura e totalmente expandida, e acondicionada a -30 °C. As folhas foram maceradas com nitrogênio líquido e assim obteve-se os extratos Alcoólicos de acordo com Buckeridge; Dietrich, 1990. O amido foi hidrolisado em ácido perclórico (35%), após a secagem do precipitado em estufa a 50 °C e os *SS* foram quantificados colorimetricamente por um espectrofotômetro usando glicose (Sigma) como padrão (PASSOS, 1996). Ambos os açúcares foram quantificados pelo método do ácido fenol sulfúrico (DUBOIS et al., 1956).

10.2.4.6 PRODUÇÃO DE MASSA SECA

Para a determinação da produção de massa seca das plantas, as mesmas tiveram as raízes lavadas para a retirada do substrato e as plantas foram levadas

para estufa a 65 °C, até que atingisse massa constante. Após a secagem, a massa seca de cada planta foi pesada em balança digital com precisão de 0,01 g.

10.2.5 **ANÁLISE DE RESULTADOS** (ITEM 5 DO FLUXOGRAMA)

Dentro de cada cenário, foi adotado um delineamento inteiramente casualizado, tendo os níveis de irrigação como tratamentos. Os dados obtidos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) conjunta para avaliar a interação entre os níveis de irrigação e ambientes. Na análise conjunta, considerou-se as análises individuais cujas variâncias residuais fossem homogêneas. Para avaliar a homogeneidade das variâncias, foi utilizado o teste de F máximo, a 5% de probabilidade.

O teste F_m foi aplicado para j variâncias independentes, sendo que o valor obtido foi usado para comparar com o valor da tabela com j e n' graus de liberdade associado a cada variância. O teste requereu mesmo número de graus de liberdade associados às variâncias residuais a serem comparadas (CRUZ; CARNEIRO; REGAZZI, 2014). As médias dos tratamentos foram comparadas pelo teste de Tukey ($p \le 0,05$).

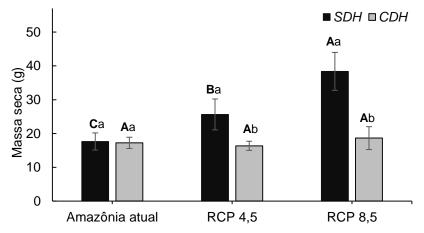
Para resumir as variáveis analisadas, realizou-se uma análise de componentes principais. Todas as análises foram realizadas com o *software R* versão 3.1.1.

11 RESULTADOS

11.1 PRODUÇÃO DE MASSA SECA

Dentre as plantas *SDH*, no *RCP8.5* foi observada a maior produção de massa seca, e no *RCP4.5* foi produzido um valor intermediário. A produção de massa seca das plantas *CDH* foi igual nos três cenários (Figura 4). Entre os níveis de irrigação, a produção de massa seca diferiu somente nos cenários *RCP4.5* e *RCP4.5* entre as plantas *CDH* e *SDH*, tendo menores valores no tratamento de deficiência hídrica. As fotos das plantas no final do experimento estão no Apêndice D.

Figura 4 – Massa seca total (g) em plantas de *Bertholletia excelsa* em três cenários distintos (Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*), continuamente irrigadas (*SDH*; barra pretas) e sob deficiência hídrica (*CDH*; barra cinzas). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente (*p* ≤ 0,05).



Fonte: a autora.

11.2 DETERMINAÇÃO DE TROCAS GASOSAS

Considerando as plantas *SDH*, observou-se maior taxa de *A* nas plantas que foram mantidas nos ambientes que simularam os cenários de mudanças climáticas, o *RCP4.5* e *RCP8.5*, nos dois horários avaliados, em relação ao

Amazônia atual. A g_s e a E foram menores nos cenários RCP4.5 e RCP8.5 em relação ao Amazônia atual, o que refletiu em maior EUA (Figura 5)

Considerando as plantas *CDH*, no *RCP4.5* e *RCP8.5*, em relação ao Amazônia atual, houve redução da g_s e, consequentemente, da *E.* Mesmo com essa redução, o C_i manteve-se igual no *RCP4.5* e maior no *RCP8.5* o que, devido a *A* ter sido igual nos três cenários, resultou em um aumento da *EUA* nos cenários de mudanças climáticas (Figura 5 e 6).

Ao comparar os tratamentos de disponibilidade hídrica, verificou-se que nas plantas CDH o estresse causado pela deficiência hídrica no substrato foi mais impactante nos três cenários. As variáveis g_s e E foram menores nos cenários e, como a A não variou, a EUA foi maior nos cenários, assim como o C às 12 horas (Figura 6).

Figura 5 – Trocas gasosas realizadas às 9h em três cenários distintos (Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*), em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* continuamente irrigadas (*SDH*; barra pretas) e sob deficiência hídrica (*CDH*; barra cinzas). As variáveis mensuradas foram: taxa de assimilação líquida de carbono (*A*); condutância estomática (*g*_s); taxa transpiratória (*E*); concentração interna de CO₂ (*C*_i); eficiência do uso da água (*EUA*) e eficiência intrínseca de carboxilação (*A/C_i*). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente (*p* ≤ 0,05). Análises realizadas no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal-UFES, em 19 de setembro de 2018.

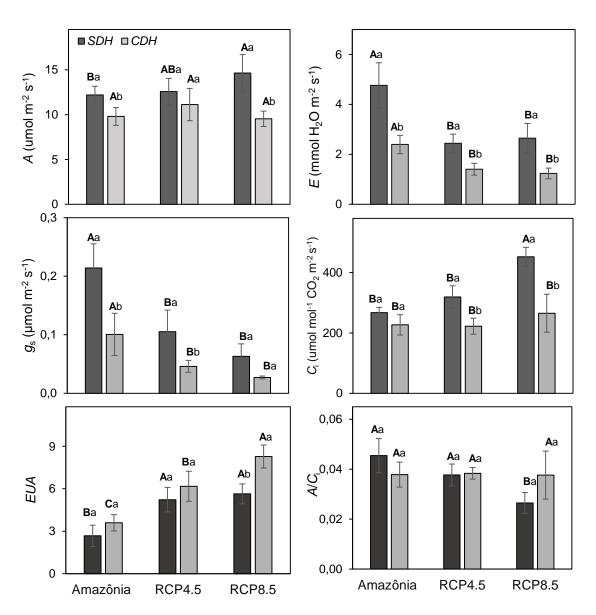
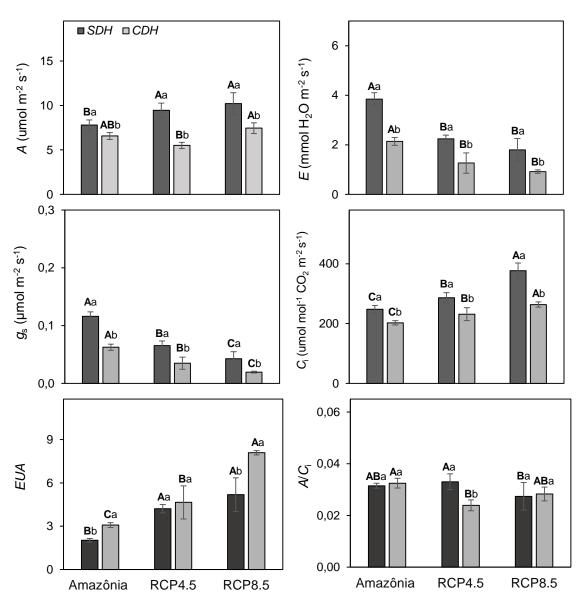


Figura 6 – Trocas gasosas realizadas às 12h em três cenários distintos (Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*), em plantas jovens de *Bertholletia excelsa* continuamente irrigadas (*SDH*; barra pretas) e sob deficiência hídrica (*CDH*; barra cinzas). As variáveis mensuradas foram: taxa de assimilação líquida de carbono (*A*); condutância estomática (*g*_s); taxa transpiratória (*E*); concentração interna de CO₂ (*C*_i); eficiência do uso da água (*EUA*) e eficiência intrínseca de carboxilação (*A/C_i*). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente (*p* ≤ 0,05). Análises realizadas no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal-UFES, em 19 de setembro de 2018.



11.3 EXTRAVASAMENTO DE ELETRÓLITOS E ÍNDICE DE CLOROFILA

O extravasamento de eletrólitos e os índices de clorofilas *a*, *b* e total não tiveram interações entre os tratamentos (Tabela 1). O extravasamento de eletrólitos e o índice de clorofila *b* não variaram entre os três cenários. No *RCP8.5*, observou-se o maior índice de clorofila *a*. E em todas as plantas *CDH*, foram verificados menores valores de extravasamento de eletrólitos e de índices de clorofilas *a*, *b* e total em relação as plantas *SDH*.

Tabela 1 – Extravasamento de eletrólitos e índice de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila total em plantas de *Bertholletia excelsa* em três cenários distintos (Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*), continuamente irrigadas (*SDH*) e sob deficiência hídrica (*CDH*). Valores são médias ± desvio-padrão (n = 5), letras diferentes na coluna indicam diferenças entre os tratamentos (*p* ≤ 0,05). Análises realizadas no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal-UFES, em 19 de setembro de 2018

Cenários	Eletrólitos	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila Total
Amazônia	13,53± 2,12 ^{ns}	38,81±1,80b	9,41 ± 1,61 ^{ns}	48,22 ± 3,29ab
atual	13,33± 2,12	30,01±1,000	9,41±1,01	40,22 ± 3,29ab
RCP4.5	$14,44 \pm 2,38^{ns}$	38,03±1,53b	$8,85 \pm 1,09^{ns}$	$46,88 \pm 2,46b$
RCP8.5	$14,49 \pm 1,42^{ns}$	40,36±2,51a	$9,88 \pm 2,57^{ns}$	50,24 ± 4,89a
Irrigação				
SDH	12,50 ± 1,24b	40,35±1,66a	10,41±1,58a	50,76 ± 2,98a
CDH	$15,80 \pm 0,93a$	37,79±1,84b	$8,35 \pm 1,52b$	$46,13 \pm 3,16b$

Fonte: a autora.

11.4 POTENCIAL HÍDRICO FOLIAR

Os Ψ_{4h} e o Ψ_{12h} não apresentaram interações entre os tratamentos, e o Ψ_{12h} também não teve diferença estatística entre os cenários. O maior valor de Ψ_{4h} ocorreu no *RCP8.5* (Tabela 2). Nas plantas *CDH*, os valores de Ψ_{4h} e Ψ_{12h} foram menores, em relação às plantas *SDH*.

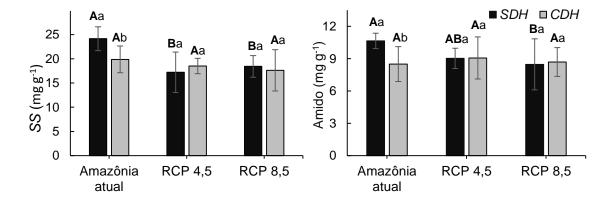
Tabela 2: Potencial hídrico medido às 9h (Ψ_{4h} MPa) e às 12h (Ψ_{12h} MPa) em plantas de Bertholletia excelsa em três cenários distintos (Amazônia atual, RCP4.5 e RCP8.5), continuamente irrigadas (SDH) e sob deficiência hídrica (CDH). Valores são médias \pm desvio-padrão (n = 5), letras diferentes na coluna indicam diferenças entre os tratamentos ($p \le 0.05$). Análises realizadas no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal-UFES, em 19 de setembro de 2018

Cenários	Ψ _{4h} (MPa)	Ψ _{12h} (MPa)
Amazônia atual	-0,23±0,04a	-2,23±0,46 ^{ns}
RCP4.5	-0,29±0,05a	$-1,98 \pm 0,54^{ns}$
RCP8.5	$-0,40\pm0,04b$	-1,72±0,61 ^{ns}
Irrigação		
SDH	-0,28±0,07a	-1,52±0,32a
CDH	$-0.33 \pm 0.08b$	-2,44±0,32b

11.5 DETERMINAÇÃO DE AÇÚCARES SOLÚVEIS TOTAIS E AMIDO

Considerando as plantas *SDH*, no *RCP4.5* a concentração de amido não variou em relação ao Amazônia atual, e o teor de açúcares solúveis totais (*SS*) foi igual nos três cenários. No *RCP8.5*, foi verificado a menor concentração de amido. Dentre as plantas *CDH*, a concentração de amido e o *SS* não variou entre os cenários (Figura 7). A concentração de amido e o *SS* foram menores nas plantas *CDH* no Amazônia atual, mas, nos *RCP4.5* e *RCP8.5*, esses valores foram iguais entre as plantas *CDH* e *SDH*.

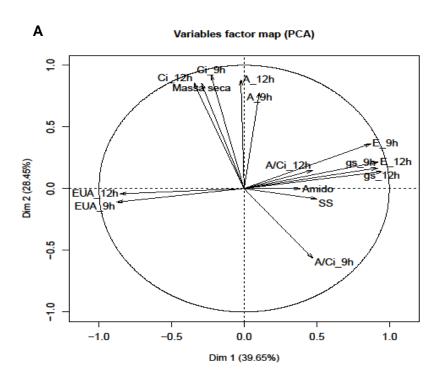
Figura 7 – Concentrações foliares de açúcares solúveis totais (*SS*) e de amido em plantas de *Bertholletia excelsa* em três cenários distintos (Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*), continuamente irrigadas (*SDH*; barra pretas) e sob deficiência hídrica (*CDH*; barra cinzas). As barras de erro representam o desvio padrão (n = 5), letras maiúsculas em negrito diferentes indicam diferenças entre os ambientes, dentro de um mesmo regime hídrico, e letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os regimes hídricos dentro de um mesmo ambiente (*p* ≤ 0,05). Análises realizadas no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal-UFES, em 17 de setembro de 2018.

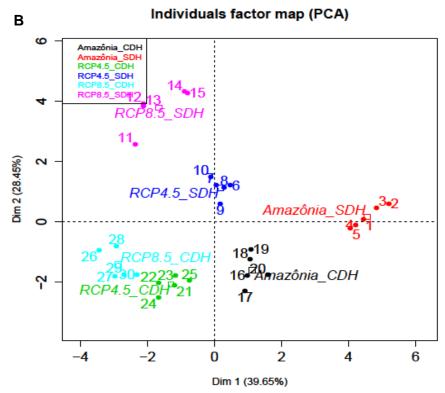


11.6 RELAÇÃO ENTRE VARIÁVEIS

Os dois primeiros componentes (CPs) explicaram 68% da variância total analisada (Figura 8). Observando-se os resultados da Componente 1, verificouse que há uma similaridade entre as plantas no Amazônia e entre os cenários, independente da irrigação (Figura 8B). Analisando a Componente 2, as plantas SDH são distintas das CDH, independente dos cenários. Observou-se que as trocas gasosas explicam grande parte da variação no Componente 1, a g_s às 9h (95%), a g_s às 12h (92%) e a E às 12h (92%) (Figura 8A). No componente 2, apenas a G às 9h explica 92% da variação.

Figura 8 - Análise de componentes principais em plantas de *Bertholletia excelsa* em três cenários de mudanças climáticas (Amazônia atual, *RCP4.5* e *RCP8.5*), continuamente irrigadas (*SDH*) e sob deficiência hídrica (*CDH*), em casas de vegetação climatizadas no município de Jerônimo Monteiro- ES, em 20/09/2018. Distribuição das variáveis (A) e dos cenários (B) entre os dois primeiros componentes.





12 DISCUSSÃO

As plantas da B. excelsa aclimataram-se aos cenários de mudanças climáticas e formaram grupos distintos nas componentes principais. Considerando as plantas SDH, a produção de massa seca foi maior no RCP8.5, intermediária no RCP4.5 e menor no Amazônia. Os valores de A nos cenários de mudanças climáticas foram maiores, por isso a produção de massa seca também foi maior que no cenário Amazônia atual, e isso se deve a maior produção de fotoassimilados (CORCOBADO et al., 2014; GHANBARY et al., 2017; MARENCO et al., 2014b). O horário de 12h é o período que causa maior estresse a planta (AZEVEDO; MARENCO, 2012) e representa os valores de A que possivelmente permanecerão em uma grande parte do dia (MARENCO et al., 2014b; NASCIMENTO; MARENCO, 2013). Nos horários mais estressantes para a planta, o aumento da [CO2] contribuiu para que a mesma aclimate a sua fisiologia conforme ao ambiente, diminuindo a qs e a E, sem diminuir a produção de fotoassimilados (SALAZAR-PARRA et al., 2012). Com isso, a EUA, foi maior no RCP8.5, sinalizando que a produção de fotoassimilados continuava com baixa perda de água para o ambiente. Muitos cientistas têm voltado as suas atenções para essa característica, pois é interessante aumentar a produção de culturas com um menor gasto de água (SALAZAR-PARRA et al., 2012; WULLSCHLEGER; TSCHAPLINSKI; NORBY, 2002).

Analisando esses resultados, fica evidente que, para a *B. excelsa*, maior [CO₂] aumenta os valores de *A* mesmo em ambientes de maior temperatura e *DPV*, mostrando um aumento na tolerância térmica do *PSII* em respostas a altas temperaturas, conforme verificado também em *Eucalyptus parramattensis* (DRAKE et al., 2018). Isso ocorre porque em plantas C₃ o aumento de CO₂ favorece o aumento da carboxilação em detrimento da oxigenação, visto que a Rubisco tem afinidade também pelo oxigênio (AINSWORTH; ROGERS, 2007; DA SILVA et al., 2017; FAUSET et al., 2019; SALAZAR-PARRA et al., 2012, 2015). No entanto, o processo carboxilação tem um limite máximo e, mesmo tendo substrato, a planta não consegue aumentar o seu ótimo no metabolismo do CO₂, por isso o *A/C_i* foi menor no *RCP8.5* (DA SILVA et al., 2017). Esse processo é conhecido como uma sub-regulação (GRIFFIN; SEEMANN, 1956; LUO; FIELD; MOONEY, 1994), é diferente entre espécies e é alterado conforme

as fase de crescimento da planta (AINSWORTH; ROGERS, 2007; ARANJUELO et al., 2009; ERICE et al., 2006; RODRIGUES et al., 2016; SALAZAR-PARRA et al., 2015).

A carboxilação foi favorecida nos cenários de mudanças climáticas devido à maior disponibilidade de substrato, que por sua vez foi proveniente da diferença no gradiente de [CO_2] entre o ar e o mesófilo foliar. Essa diferença de gradiente favoreceu uma maior difusividade de CO_2 pelo mesófilo (SALAZAR-PARRA et al., 2012). Assim, às 9h essa [CO_2] não fez diferença no C_1 das plantas no RP4.5 porque a g_3 estava sendo uma barreira para a entrada do CO_2 na câmara subestomática e, no Amazônia atual, apesar da [CO_2] ambiente ser menor, a entrada de CO_2 foi facilitada por meio da g_3 que estava relativamente mais alta (CAEMMERER; EVANS, 2015). Às 12h, as taxas de g_3 reduziram, mas a queda da g_3 na Amazônia atual foi maior que a queda da g_3 nos cenários de mudanças climáticas. Com isso, o aumento da barreira a entrada de CO_2 para a câmara subestomática nas plantas do Amazônia atual foi maior (CAEMMERER; EVANS, 2015) e, como a [CO_2] era ambiente, não houve absorção extra de CO_2 para a câmara subestomática, como continuou a acontecer nos cenários de mudanças climáticas (SALAZAR-PARRA et al., 2012).

Nos cenários de mudanças climáticas, o DPV foi mais alto que no cenário Amazônia atual, por isso a $g_{\rm s}$ precisou ser reduzida para diminuir a perda de água da planta por meio da E (DUURSMA et al., 2014; MARCHIN et al., 2016; MARENCO et al., 2014b). Mas também é comum a redução da $g_{\rm s}$ em ambientes com maior [CO2] (FLEXAS et al., 2014; LEAKEY et al., 2009; SALAZAR-PARRA et al., 2012, 2015), principalmente em espécies tropicais (CERNUSAK et al., 2011; DALLING et al., 2016; FAUSET et al., 2019; LEAKEY; PRESS; SCHOLES, 2002; LIANG; TANG; OKUDA, 2001; WAHIDAH et al., 2017). Além desses fatores, no RCP8.5 a redução da $g_{\rm s}$ pode ter sido influenciada pelo aumento da temperatura (SLOT; WINTER, 2017; WAY; OREN; KRONER, 2015) e DPV (DUURSMA et al., 2014; FAUSET et al., 2019; MARCHIN et al., 2016; MARENCO et al., 2014b). Nesse cenário, a $g_{\rm s}$ precisou ser reduzida para manter a E, a qual se mostrou eficiente porque a E foi igual entre o RCP4.5 e o RCP8.5 (SHIMPL et al., 2019).

Não se sabe sobre a ação do aumento combinado da temperatura, DPV e $[CO_2]$ sobre a g_s . Ao testar a influência do aumento só da temperatura

(+1.5 °C), só da [CO₂] (+400 ppm) e da temperatura combinada com a [CO₂] (+1.5 °C e +400 ppm) em plantas de uma espécie que ocorre na Amazônia (*Alchornea glandulosa*), Fauset et al. (2019) não encontraram diferença significativa da g_s entre esses três tratamentos. Por outro lado, em outros trabalhos, a espécie *Hymenea courbaril*, que também ocorre na Amazônia, apresentou a g_s fortemente relacionada pelo aumento da [CO₂] do que pelo aumento da temperatura (MAYORGA, 2010). O mesmo ocorreu com as espécies *Quercus rubra* e *Pinus taeda*, ambos ocorrem em florestas temperadas, em um tratamento com aumento da [CO₂] em 320 ppm e aumento da temperatura em 3 °C (AMEYE et al., 2012).

Considerando as plantas *SDH* no *RCP4.5*, o valor de *A* foi maior somente no horário em que o *C*_i também foi maior, às 12h, indicando uma relação entre a fotossíntese e a disponibilidade de substrato (FAUSET et al., 2019). Devido ao aumento de *A* concomitante com a redução de *E*, a *EUA* foi maior no *RCP4.5* (RODRIGUES et al., 2016).

Como no RCP8.5, as plantas SDH também não precisaram se aclimatar aumentando a osmorregulação para aumentar a $g_{\rm S}$ (ROBREDO et al., 2007, 2010), os SS também não foram maiores nesse ambiente (SHIMPL et al., 2019). O menor acúmulo de amido no RCP8.5, em relação ao Amazônia atual, pode ter ocorrido porque no RCP8.5 esse recurso, assim como os fotoassimilados, estava sendo utilizado para os drenos, que nesse cenário foi maior.

O SS foi menor no RCP4.5 porque nesse ambiente as plantas não precisaram aumentar a produção do mesmo para manter a osmorregulação, visto que não foi necessário aumentar a g_s uma vez que a Ci não foi reduzida (ROWLAND et al., 2015; SHIMPL et al., 2019). Com a redução da g_s , Ψ_{4h} e Ψ_{12h} se mantiveram no RCP4.5 iguais aos valores encontrados no cenário Amazônia atual. O aumento da temperatura e DPV não causou maior extravasamento de eletrólitos e prejuízos às clorofilas no RCP4.5, eventos esperados em plantas com redução da g_s . Esses eventos normalmente ocorrem pela ação de EROs que são produzidas, entre outros fatores, pela falta de substrato no final da cadeia transportadora de elétrons, a adenosina difosfato (ADP) e a nicotinamida adenina dinucleotídeo fosfato (NADP), que por sua vez, é devido à limitação da carboxilação e a redução da g_s . Mas, como houve o aumento de substrato para a carboxilação no RCP4.5 mesmo em baixo g_s (ROBREDO et al., 2007, 2010;

RODRIGUES et al., 2016), possivelmente a produção de *ERO*s foi reduzida e, com isso, também houve menor extravasamento de eletrólitos.

Considerando as plantas *CDH*, a produção de massa seca e os valores de *A* foram iguais entre os três cenários, pois os valores de massa seca são estreitamente relacionados com a produção de fotoassimilados (CORCOBADO et al., 2014; GHANBARY et al., 2017; MARENCO et al., 2014b). Os maiores valores de *C*i às 12h são proporcionais ao de [CO2] ambiente imposto no cenários. No entanto, mesmo com o *C*i alto, as plantas *CDH* não conseguiram manter valores altos de *A* nos cenários *RCP4.5* e *RCP8.5*. De alguma forma, a associação entre o aumento do *DPV*, da temperatura e da deficiência hídrica prejudicaram a fase bioquímica da fotossíntese. Esse fato é comprovado pela eficiência aparente de carboxilação, a *A/C*i, a qual foi igual às 9h e menor no *RCP4.5* às 12h, com relação ao Amazônia atual. Assim, mesmo tendo substrato disponível para a carboxilação, a mesma não estava ocorrendo. É provável que tenha ocorrido uma diminuição na regeneração e/ou degradação de Rubisco por causa da seca (DA SILVA et al., 2017; LAWLOR; TEZARA, 2009).

A $g_{\rm S}$ foi inversamente proporcional ao aumento do DPV, da temperatura e da [CO₂]. Essa redução de $g_{\rm S}$ é um comportamento comum em plantas submetidas a altas temperaturas e DPVs (DUURSMA et al., 2014; MARCHIN et al., 2016; MARENCO et al., 2014b) e quando estão associadas à deficiência hídrica (MARENCO et al., 2014b; MCADAM; BRODRIBB, 2016; PALHETA et al., 2016; SHIMPL et al., 2019), para reduzir a perda de água por meio da E. esse comportamento se mostrou eficiente, pois a E foi menor nos cenários. Devido a isso, os valores de EUA foram maiores nos cenários porque os valores de A se mantiveram relativamente maiores. Com isso, pode-se dizer que, assim como nas plantas SDH, nas plantas CDH a maior [CO₂] ambiente auxiliou na regulação da A com menores perdas de água pela planta por meio da E, conferindo-as certa resistência à seca (SALAZAR-PARRA et al., 2012; WULLSCHLEGER; TSCHAPLINSKI; NORBY, 2002).

Como a redução da g_s não interferiu na disponibilidade de substrato para a carboxilação, visto que o C_i não foi menor nos cenários RCP4.5 e RCP8.5, não foi necessário manter a osmorregulação por meio dos SS (FLEXAS; MEDRANO, 2002; ROBREDO et al., 2007, 2010). Por isso, os SS não variaram entre os três cenários, bem como a concentração de amido (ROWLAND et al., 2015; SHIMPL

et al., 2019). A redução do g_s contribuiu, também, para manter o Ψ_{12h} igual entre o Amazônia atual e os *RCP4.5* e *RCP8.5* (ROBREDO et al., 2007, 2010).

Comparando os tratamentos de irrigação, independente dos cenários, o maior extravasamento celular de eletrólitos e menores índices de clorofilas *a*, *b* e totais são indicativos da ação de espécies reativas de oxigênio (*EROs*) (AZEVEDO; MARENCO, 2012; NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2014). Conforme verificado por Silva et al. (2016), em plantas de *B. excelsa* sob deficiência hídrica, a proporção de carotenoides diminuiu em quase 50%. Como os cloroplastos são fotoprotetores, a redução desses pigmentos pode favorecer o aumento de *EROs* (CARDOSO, 1997), que por sua vez reage com as clorofilas, danificando-as (MARENCO et al., 2014).

As EROs danificam, também, proteínas componentes da etapa fotoquímica da fotossíntese, prejudicando as trocas gasosas (AZEVEDO; MARENCO, 2012; NOCTOR; MHAMDI; FOYER, 2014). Com isso, os valores de A às 12h foram sempre menores nas plantas CDH, assim como a g_s , E e G_s , contudo, a etapa bioquímica da fotossíntese não foi prejudicada em relação às plantas SDH dos respectivos ambientes, visto que a A/G_s foi igual entre as plantas CDH e SDH. Essas diferenças foram menos discrepantes no cenário Amazônia atual, e com isso a produção de massa seca foi igual entre as plantas CDH e SDH apenas nesse cenário. No RCP4.5 e RCP8.5, as plantas CDH apresentaram menor produção de massa seca que as plantas SDH. Nos dois horários, as plantas CDH apresentaram Ψ_{4h} e Ψ_{12h} mais negativos porque, mesmo com a redução da g_s , não foi possível manter a turgescência nas plantas CDH igual às plantas SDH.

13 CONCLUSÕES

No presente estudo, as variações das condições climáticas descritas nos cenários *RCP4.5* e o *RCP8.5* foram benéficas para a ecofisiologia e produção de massa seca de plantas irrigadas de *B. excelsa*. Quando as plantas estavam sob deficiência hídrica, as análises realizadas foram iguais nos três cenários avaliados. Dessa forma, as condições climáticas não intensificaram os prejuízos causados pela deficiência hídrica.

REFERÊNCIAS

- AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. **New Phytologist**, v. 165, n. 2, p. 351–372, 2004.
- AINSWORTH, E. A.; ROGERS, A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 3, p. 258–270, 2007.
- ALVARENGA, C. B. DE et al. Efeito do déficit de pressão de vapor d'água no ar na pulverização hidropneumática em alvos artificiais. **Bioscience Journal**, v. 30, n. 1, 2014.
- AMEYE, M. et al. The effect of induced heat waves on *Pinus taeda* and *Quercus rubra* seedlings in ambient and elevated CO₂ atmospheres. **New Phytologist**, v. 196, n. 2, p. 448–461, 2012.
- ANGELO, H.; ALMEIDA, A. N. DE; CALDERON, R. D. A. Determinants of the Brazil nut price (*Bertholletia excelsa*) on the domestic market. **Scientia Forestalis**, v. 41, n. 98, p. 195-203, 2013
- ARANJUELO, I. et al. Leaf carbon management in slow-growing plants exposed to elevated CO₂. **Global Change Biology**, v. 15, n. 1, p. 97–109, 2009.
- ARIANE, M. K. et al. Properties of Brazil nuts: A review. **African Journal of Biotechnology**, v. 14, n. 8, p. 642–648, 2015.
- AZEVEDO, G. F. C.; MARENCO, R. A. Growth and physiological changes in saplings of *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* during acclimation to full sunlight. **Photosynthetica**, v. 50, n. 1, p. 86–94, 2012.
- BEGCY, K. et al. A Novel Stress-Induced Sugarcane Gene Confers Tolerance to Drought, Salt and Oxidative Stress in Transgenic Tobacco Plants. **PLoS ONE**, v. 7, n. 9, 2012.
- BERNACCHI, C. J. et al. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. **Plant, Cell and Environment**, v. 24, n. 2, p. 253–259, 2001.
- BERRY, J.; BJORKMAN, O. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 31, n. 1, p. 491–543, 1980.
- BRODRIBB, T. J. et al. Evolution of stomatal responsiveness to CO₂ and optimization of water-use efficiency among land plants. **New Phytologist**, v. 183, n. 3, p. 839–847, 2009.
- BRODRIBB, T. J.; MCADAM, S. A. M. Unique Responsiveness of Angiosperm Stomata to Elevated CO₂ Explained by Calcium Signalling. **PLoS ONE**, v. 8, n. 11, 2013.

- BRODRIBB, T. J.; MCADAM, S. A. M.; CARINS MURPHY, M. R. Xylem and stomata, coordinated through time and space. **Plant, Cell & Environment**, v. 40, n. 6, p. 872–880, 2017.
- BUCKERIDGE, M. S.; DIETRICH, S. M. C. Galactomannan from Brazilian legume seeds. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 13, n. 1, p. 109–112, 1990.
- BUCKLEY, T. N. Stomatal responses to humidity: has the 'black box' finally been opened? **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 3, p. 482–484, 2016.
- CAEMMERER, SUSANE VON; EVANS, J. R. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. **Plant, Cell and Environment**, v. 38, n. 4, p. 629–637, 2015.
- CAETANO, A. C. Introdução e crescimento da castanheira-da-amazônia (Bertholletia excelsa Bonpl.) em consórcio agroflorestal com clones de seringueira (Hevea brasiliensis Müell. Arg.) em Lavras, MG. 2012. 175 f. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) Universidade federal de Lavras. Lavras-MG, 2012.
- CARDOSO, S. L. Fotofísica de carotenóides e o papel antioxidante de β-caroteno. **Quimica Nova**, v. 20, n. 5, p. 535–540, 1997.
- CERNUSAK, L. A. et al. Responses of legume versus nonlegume tropical tree seedlings to elevated CO₂ concentration. **Plant Physiology**, v. 157, n. 1, p. 372–385, 2011.
- CHAKRABORTY, K. et al. Physiological responses of peanut (*Arachis hypogaea* L.) cultivars to water deficit stress: status of oxidative stress and antioxidant enzyme activities. **Acta Botanica Croatica**, v. 74, n. 1, p. 123–142, 2015.
- CHEN, D.; CHEN, H. W. Using the Köppen classification to quantify climate variation and change: An example for 1901–2010. **Environmental Development**, v. 6, p. 69–79, 2013.
- COCHARD, H. et al. Temperature effects on hydraulic conductance and water relations of *Quercus robur* L. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 348, p. 1255–1259, 2000.
- CORCOBADO, T. et al. Drought events determine performance of *Quercus ilex* seedlings and increase their susceptibility to Phytophthora cinnamomi. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 192, p. 1–8, 2014.
- COSTA, D. C. C. DA et al. Emergência e crescimento inicial de *Amburana* cearensis sob aumento da temperatura e dióxido de carbono. **Journal of Environmental Analysis and Progress**, v. 2, n. 3, p. 212, 2017.
- COSTA, G. F. DA; MARENCO, R. A. Fotossíntese, condutância estomática e potencial hídrico foliar em árvores jovens de andiroba (*Carapa guianensis*). **Acta Amazonica**, v. 37, n. 2, p. 229–234, 2007.

- COSTA, M. G.; TONINI, H.; MENDES FILHO, P. Atributos do Solo Relacionados com a Produção da Castanheira-do-Brasil (*Bertholletia excelsa*). **Floresta e Ambiente**, v. 24, p. 1–10, 2017.
- COX, P. M. et al. Increasing risk of Amazonian drought due to decreasing aerosol pollution. **Nature**, v. 453, n. 7192, p. 212–215, 2008.
- CRUZ, C. D.; CARNEIRO, P. C. S.; REGAZZI, A. J. **Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético**. v. 1, 4. ed. Viçosa: UFV, 2012. 514 p.
- D'OLIVEIRA, M. V. N. Artificial regeneration in gaps and skidding trails after mechanised forest exploitation in Acre, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 127, n. 1–3, p. 67–76, 2000.
- DA SILVA, J. R. et al. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ combined with partial rootzone drying results in improved water use efficiency, drought tolerance and leaf carbon balance of grapevines (*Vitis labrusca*). **Environmental and Experimental Botany**, v. 134, p. 82–95, 2017.
- DA SILVA, K. E. et al. Dinâmica florestal, estoque de carbono e fitossociologia de uma floresta densa de terra-firme na Amazônia Central. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 43, n. 105, p. 193–201, 2015.
- DALLING, J. W. et al. Two tropical conifers show strong growth and water-use efficiency responses to altered CO₂ concentration. **Annals of Botany**, v. 118, n. 6, p. 1113–1125, 2016.
- DILLAWAY, D. N.; KRUGER, E. L. Thermal acclimation of photosynthesis: A comparison of boreal and temperate tree species along a latitudinal transect. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 6, p. 888–899, 2010.
- DINIZ, T. D. DE A.; BASTO, T. X. Contribuição ao conhecimento do clima típico da castanheira do Brasil, Boletim técnico IPEAN, Belém, n. 64, p. 1-83. 1974.
- DRAKE, J. E. et al. Does physiological acclimation to climate warming stabilize the ratio of canopy respiration to photosynthesis? **New Phytologist**, v. 211, n. 3, p. 850–863, 2016.
- DRAKE, J. E. et al. Trees tolerate an extreme heatwave via sustained transpirational cooling and increased leaf thermal tolerance. **Global Change Biology**, v. 24, n. 6, p. 2390–2402, 2018.
- DUBOIS, M. et al. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. **Analytical chemistry**, v. 28, n. 3, p. 350–356, 1956.
- DUCHELLE, A. E.; KAINER, K. A.; WADT, L. H. O. Is Certification Associated with Better Forest Management and Socioeconomic Benefits? A Comparative Analysis of Three Certification Schemes Applied to Brazil Nuts in Western Amazonia. **Society and Natural Resources**, v. 27, n. 2, p. 121–139, 2014.

- DUQUE, L. O.; SETTER, T. L. Partitioning index and non-structural carbohydrate dynamics among contrasting cassava genotypes under early terminal water stress. **Environmental and Experimental Botany**, v. 163, n. January, p. 24–35, 2019.
- DUSENGE, M. E.; WAY, D. A. Warming puts the squeeze on photosynthesis lessons from tropical trees. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 9, p. 2073–2077, 2017.
- DUURSMA, R. A. et al. The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 189–190, p. 2–10, 2014.
- ERICE, G. et al. Effect of elevated CO₂, temperature and drought on photosynthesis of nodulated alfalfa during a cutting regrowth cycle. **Physiologia Plantarum**, v. 126, n. 3, p. 458–468, 2006.
- FARQUHAR, G. D.; VON CAEMMERER, S.; BERRY, J. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. **Planta**, v. 149, n. 1, p. 78–90, 1980.
- FAUSET, S. et al. Contrasting responses of stomatal conductance and photosynthetic capacity to warming and elevated CO₂ in the tropical tree species *Alchornea glandulosa* under heatwave conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 158, n. 3, p. 28–39, 2019.
- FELDPAUSCH, T. R. et al. Amazon forest response to repeated droughts To cite this version: **Global Biogeochemical Cycles**, v. 30, n. 7, p. 964–982, 2016.
- FERREIRA, M. J. et al. Respostas ecofisiológicas de plantas jovens de Bertholletia excelsa Bonpl. sumetidas à fertilização em plantio homogênio. Forest Ecology and Management, v. 62, n. 3, p. 67–76, 2012.
- FERREIRA, M. J. et al. Características nutricionais de plantas jovens de *Bertholletia excelsa* Bonpl. sob tratamentos de fertilização em área degradada na Amazônia. **Scientia Forestalis/Forest Sciences**, v. 43, n. 108, p. 863–872, 2015.
- FERREIRA, M. J. et al. Clonal variation in photosynthesis, foliar nutrient concentrations, and photosynthetic nutrient use efficiency in a Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plantation. **Forest Science**, v. 62, n. 3, p. 323–332, 2016.
- FERREIRA, M. J.; GONÇALVES, J. F. C.; FERRAZ, J. B. S. Photosynthetic parameters of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H. B.) plants subjected to fertilization in a degraded area in Central Amazonia. **Photosynthetica**, v. 47, n. 4, p. 616–620, 2010.
- FERREIRA, M. J.; GONCALVES, J. F. D. C.; FERRAZ, J. B. S. Growth and water use efficiency of young Brazil nut plants on degraded area subjected to fertilization. **Ciência Florestal**, v. 22, n. 2, p. 393–401, 2012.

- FLEXAS, J. et al. Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. **Plant, Cell and Environment**, v. 31, n. 5, p. 602–621, 2008.
- FLEXAS, J. et al. Corrigendum to 'Mesophyll diffusion conductance to CO2: An unappreciated central player in photosynthesis'. **Plant Science**, v. 196, p. 31, nov. 2012.
- FLEXAS, J. et al. Stomatal and mesophyll conductances to CO₂ in different plant groups: Underrated factors for predicting leaf photosynthesis responses to climate change? **Plant Science**, v. 226, n. 1, p. 41–48, 2014.
- FLEXAS, J.; MEDRANO, G. Drought-inhibition of Photosynthesis in C_3 Plants: Stomatal and Non-stomatal Limitations Revisited. **Annals of Botany**, v. 89, n. 2, p. 183–189, 2002.
- FURLAN, A. L. et al. Antioxidant enzyme activities and gene expression patterns in peanut nodules during a drought and rehydration cycle. **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 7, p. 704, 2014.
- GHANBARY, E. et al. Growth and physiological responses of *Quercus brantii* seedlings inoculated with *Biscogniauxia mediterranea* and *Obolarina persica* under drought stress. **Forest Pathology**, v. 47, n. 5, p. 1–11, 2017.
- GHANNOUM, O. et al. Photosynthetic responses of two eucalypts to industrial-age changes in atmospheric [CO₂] and temperature. **Plant, Cell and Environment**, v. 33, n. 10, p. 1671–1681, 2010.
- GRIFFIN, K. L.; SEEMANN, J. R. Plants, CO₂, and photosynthesis in the 21st century. **Chemistry & Biology**, v. 3, p. 245–254, 1956.
- HAGEMANN, M.; BAUWE, H. Photorespiration and the potential to improve photosynthesis. **Current Opinion in Chemical Biology**, v. 35, p. 109–116, 2016.
- HOLADAY, A. S. et al. Changes in Activities of Enzymes of Carbon Metabolism in Leaves during Exposure of Plants to Low Temperature. **Plant Physiology**, v. 98, n. 3, p. 1105–1114, 1992.
- IPCC. **Climate Change 2007**: impacts, adaptation and vulnerability: contribution of Working Group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel, Genebra, Suíça. 2007.
- IPCC. **Climate Change 2013:** The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Edited by T. F. Stocker et al. Cambridge/New York, Cambridge University Press, 2013.
- IUCN. **The IUCN Red List of Threatened Species.** Version 2017-1. Disponível em: http://www.iucnredlist.org acesso em dezembro de 2019.
- JANMOHAMMADI, M.; ZOLLA, L.; RINALDUCCI, S. Low temperature tolerance in plants: Changes at the protein level. **Phytochemistry**, v. 117, p. 76–89, 2015.

- JANZEN, D. H. Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. **The American Naturalist**, v. 101, n. 919, p. 233–249, 1967.
- KAINER, K. A. et al. Brazil nut seedling establishment and autecology in extractive reserves of Acre, Brazil. **Ecological Applications**, v. 8, n. 2, p. 397–410, 1998.
- KAINER, K. A.; WADT, L. H. O.; STAUDHAMMER, C. L. Explaining variation in Brazil nut fruit production. **Forest Ecology and Management**, v. 250, n. 3, p. 244–255, 2007.
- KAKANI, V. G.; SURABHI, G. K.; REDDY, K. R. Photosynthesis and fluorescence responses of C₄ plant *Andropogon gerardii* acclimated to temperature and carbon dioxide. **Photosynthetica**, v. 46, n. 3, p. 420–430, 2008.
- KALLIOLA, R.; FLORES, P. Brazil nut harvesting in Peruvian Amazonia from the perspective of ecosystem services. **Fennia**, v. 189, n. 2, p. 1–13, 2011.
- KHANAL, N. et al. Differential Mechanisms of Photosynthetic Acclimation to Light and Low Temperature in *Arabidopsis* and the *Extremophile Eutrema* salsugineum. **Plants**, v. 6, n. 4, p. 32, 2017.
- KIM, T.-H. et al. Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling. **Annual Review of Plant Biology**, v. 61, n. 1, p. 561–591, 2010.
- KIMBALL, B. A. et al. Elevated CO₂, drought and soil nitrogen effects on wheat grain quality. **New Phytologist**, v. 150, n. 2, p. 295–303, 2001.
- KOSITSUP, B. et al. Photosynthetic capacity and temperature responses of photosynthesis of rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müll. Arg.) acclimate to changes in ambient temperatures. **Trees Structure and Function**, v. 23, n. 2, p. 357–365, 2009.
- LAWLOR, D. W.; TEZARA, W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. **Annals of Botany**, v. 103, n. 4, p. 561–579, 2009.
- LEAKEY, A. D. B. et al. Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 10, p. 2859–2876, 2009.
- LEAKEY, A. D. B.; PRESS, M. C.; SCHOLES, J. D. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. **Plant, Cell and Environment**, v. 26, n. 10, p. 1681–1690, 2002.
- LI, X. et al. Physiological, proteomic and transcriptional responses of wheat to combination of drought or waterlogging with late spring low temperature. **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 7, p. 690, 2014.

- LIANG, N.; TANG, Y.; OKUDA, T. Is elevation of carbon dioxide concentration beneficial to seedling photosynthesis in the understory of tropical rain forests? **Tree Physiology**, v. 21, n. 14, p. 1047–1055, 2001.
- LIMA, A. L. S. et al. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions. **Environmental and Experimental Botany**, v. 47, n. 3, p. 239–247, 2002.
- LIU, Y. F.; QI, M. F.; LI, T. L. Photosynthesis, photoinhibition, and antioxidant system in tomato leaves stressed by low night temperature and their subsequent recovery. **Plant Science**, v. 196, p. 8–17, 2012.
- LOYOLA, J. et al. Plastidic isoprenoid biosynthesis in tomato: physiological and molecular analysis in genotypes resistant and sensitive to drought stress. **Plant Biology**, v. 14, n. 1, p. 149–156, 2011.
- LUO, Y.; FIELD, C. B.; MOONEY, H. A. Predicting responses of photosynthesis and root fraction to elevated [CO₂] a: interactions among carbon, nitrogen, and growth. **Plant, Cell and Environment**, v. 17, n. 11, p. 1195–1204, 1994.
- LURGI, M.; LÓPEZ, B. C.; MONTOYA, J. M. Climate change impacts on body size and food web structure on mountain ecosystems. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1605, p. 3050–3057, 2012.
- MACHADO, M. R. et al. Aspectos Silviculturais da Castanha-do-Brasil (*Bertholletia excelsa* Humb. e Bonpl.). **biotaamazonia**, v. 7, n. 3, p. 41–44, 2017.
- MALHI, Y.; WRIGHT, J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 359, n. 1443, p. 311–329, 2004.
- MARCHIN, R. M. et al. Stomatal acclimation to vapour pressure deficit doubles transpiration of small tree seedlings with warming. **Plant, Cell & Environment**, v. 39, n. 10, p. 2221–2234, 2016.
- MARENCO, R. A. et al. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, v. 61, p. 786-799, 2014.
- MARENGO, J. A. Riscos das Mudanças Climáticas no Brasil: análise conjunta Brasil-Reino Unido sobre os impactos das mudanças climáticas e do desmatamento na Amazônia. **Ilnstituto nacional de Pesquisas Espaciais NPE**, p. 56, 2011.
- MARTINELLI, G.; MORAES, M. A. (ORGS.). Livro vermelho da flora do Brasil. 1. ed. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. MMA- Rio de Janeiro. 2013. 1100 p.
- MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Photosynthesis: response to high temperature stress. **Journal of Photochemistry & Photobiology, B: Biology**, v. 137, p. 116–126, 2014.

- MAYORGA, A. Y. Desenvolvimento e efeito da concentração atmosférica de CO₂ e da temperatura em plântulas juvenis de *Hymenaea courbaril* L., jatobá. 2010. 180 f. Tese (Doutorado em Botânica) Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, Universidade de São Paulo. São Paulo, 2010.
- MCADAM, S. A. M.; BRODRIBB, T. J. The Evolution of Mechanisms Driving the Stomatal Response to Vapor Pressure Deficit. **Plant Physiology**, v. 167, n. 3, p. 833–843, 2015.
- MCADAM, S. A. M.; BRODRIBB, T. J. Linking Turgor with ABA Biosynthesis: Implications for Stomatal Responses to Vapor Pressure Deficit across Land Plants. **Plant Physiology**, v. 171, n. 3, p. 2008–2016, 2016.
- MISHRA, K. B. et al. Low temperature induced modulation of photosynthetic induction in non-acclimated and cold-acclimated *Arabidopsis thaliana*: chlorophyll a fluorescence and gas-exchange measurements. **Photosynthesis Research**, v. 139, n. 1–3, p. 123–143, 2019.
- MITTLER, R. Abiotic stress, the field environment and stress combination. **Trends in Plant Science**, v. 11, n. 1, p. 15–19, 2006.
- MOLL-ROCEK, J.; GILBERT, M. E.; BROADBENT, E. N. Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) Regeneration in Logging Gaps in the Peruvian Amazon. **International Journal of Forestry Research**, v. 2014, p. 1–8, 2014.
- MURAKAMI, Y. Trienoic Fatty Acids and Plant Tolerance of High Temperature. **Science**, v. 287, n. 5452, p. 476–479, 2000.
- NASCIMENTO, H. C. S.; MARENCO, R. A. Mesophyll conductance variations in response to diurnal environmental factors in *Myrcia paivae* and *Minquartia guianensis* in Central Amazonia. **Photosynthetica**, v. 51, n. 3, p. 457–464, 2013.
- NEVES, E. DE S.; WADT, L. H. DE O.; GUEDES, M. C. Estrutura populacional e potencial para o manejo de *Bertholletia excelsa* (Bonpl.) em castanhais nativos do Acre e Amapá. **Scientia Forestalis**, v. 44, n. 109, p. 19–31, 2016.
- NOCTOR, G.; MHAMDI, A.; FOYER, C. H. The Roles of Reactive Oxygen Metabolism in Drought: Not So Cut and Dried. **PLANT PHYSIOLOGY**, v. 164, n. 4, p. 1636–1648, 2014.
- NUNES, F. et al. Economic benefits of forest conservation: Assessing the potential rents from Brazil nut concessions in Madre de Dios, Peru, to channel REDD+ investments. **Environmental Conservation**, v. 39, n. 2, p. 132–143, 2012.
- OMENA-GARCIA, R. P. et al. Growth and metabolic adjustments in response to gibberellin deficiency in drought stressed tomato plants. **Environmental and Experimental Botany**, v. 159, p. 95–107, 2019.
- OREN, R. et al. Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. **Plant, Cell & Environment**, v. 22, n. 12, p. 1515–1526, 1999.

- PALHETA, F. et al. Biochemical responses in young plants of castanheira castanheira-do-brasil (*Bertholletia excelsa* bonpl.) submitted to drought. **International Journal of Current Research**, v. 8, n. 8, p. 37352–37356, 2016.
- PASSOS, L. P. Analytical and Laboratory Methods in Plant Physiology. Embrapa, 1996.
- PEARCY, R. W. Acclimation of Photosynthetic and Respiratory Carbon Dioxide Exchange to Growth Temperature in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats. **Plant Physiology**, v. 59, n. 5, p. 795–799, 1977.
- PENÃ-CLAROS, M. et al. Enrichment planting of *Bertholletia excelsa* in secondary forest in the Bolivian Amazon: effect of cutting line width on survival, growth and crown traits. **Forest Ecology and Management**, v. 161, p. 159–168, 2002.
- PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. **Agrometeorologia:** fundamentos e aplicações práticas. 1. ed. Guaíba: Agropecuária, 2002.
- PHILLIPS, O. L. et al. Drought-mortality relationships for tropical forests. **New Phytologist**, v. 187, n. 3, p. 631–646, 2010.
- PINHEIRO, C.; CHAVES, M. M. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 3, p. 869–882, 2011.
- PIROVANI, D. B. et al. Climate change impacts on the aptitude area of forest species. **Ecological Indicators**, v. 95, p. 405–416, 2018.
- REICH, P. B. et al. Boreal and temperate trees show strong acclimation of respiration to warming. **Nature**, v. 531, n. 7596, p. 633–636, 2016.
- ROBREDO, A. et al. Elevated CO2 alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 3, p. 252–263, abr. 2007.
- ROBREDO, A. et al. Elevated CO₂ alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis. **Environmental and Experimental Botany**, v. 59, n. 3, p. 252–263, 2007.
- RODRIGUES, W. P. et al. Long-term elevated air [CO₂] strengthens photosynthetic functioning and mitigates the impact of supra-optimal temperatures in tropical *Coffea arabica* and *C. canephora* species. **Global Change Biology**, v. 22, n. 1, p. 415–431, 2016.
- ROWLAND, L. et al. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. **Nature**, v. 528, n. 7580, p. 119–122, 2015.
- SAGE, R. F.; KUBIEN, D. S. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis. **Plant, Cell & Environment**, v. 30, n. 9, p. 1086–1106, 2007.

- SALAZAR-PARRA, C. et al. Photosynthetic response of *Tempranillo grapevine* to climate change scenarios. **Annals of Applied Biology**, v. 161, n. 3, p. 277–292, 2012.
- SALAZAR-PARRA, C. et al. Carbon balance, partitioning and photosynthetic acclimation in fruit-bearing grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Tempranillo) grown under simulated climate change (elevated CO₂, elevated temperature and moderate drought) scenarios in temperature gradient greenhouses. **Journal of plant physiology**, v. 174, p. 97-109, 2015.
- SALOMÃO, R. DE P. et al. Crescimento de *Bertholletia excelsa* Bonpl . (castanheira) na Amazônia trinta anos após a mineração de bauxita. **Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi. Cienc. Nat.**, v. 9, n. 2, p. 307–320, 2014.
- SANE, P. V. et al. Changes in the Redox Potential of Primary and Secondary Electron-Accepting Quinones in Photosystem II Confer Increased Resistance to Photoinhibition in Low-Temperature-Acclimated Arabidopsis. **Plant Physiology**, v. 132, n. 4, p. 2144–2151, 2003.
- SANZ-SÁEZ, Á. et al. Photosynthetic down-regulation under elevated CO₂ exposure can be prevented by nitrogen supply in nodulated alfalfa. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 18, p. 1558–1565, 2010.
- SCHROTH, G.; DA MOTA, M. DO S. S.; ELIAS, M. E. DE A. Growth and nutrient accumulation of Brazil nut trees (*Bertholletia excelsa*) in agroforestry at different fertilizer levels. **Journal of Forestry Research**, v. 26, n. 2, p. 347–353, 2015.
- SCHULTZ, H. Climate change and viticulture: A European perspective on climatology, carbon dioxide and UV-B effects. **Australian Journal of Grape and Wine Research**, v. 6, n. 1, p. 2–12, 2000.
- SCOLES, R. From the Madeira River to the Trombetas River: new ecological and historical evidence for the anthropogenic origin of Amazonian Brazil nut stands. **Novos Cadernos NAEA**, v. 14, n. 2, p. 265–282, 2011.
- SCOLES, R.; GRIBEL, R. The regeneration of Brazil nut trees in relation to nut harvest intensity in the Trombetas River valley of Northern Amazonia, Brazil. **Forest Ecology and Management**, v. 265, p. 71–81, 2012.
- SCOLES, R.; KLEIN, G. N.; GRIBEL, R. Crescimento e sobrevivência de castanheira (*Bertholletia excelsa* Bonpl., Lecythidaceae) plantada em diferentes condições de luminosidade após seis anos de plantio na região do rio Trombetas, Oriximiná, Pará. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, v. 9, n. 2, p. 321–336, 2014.
- SHEN, H. et al. Leaf photosynthesis and simulated carbon budget of *Gentiana straminea* from a decade-long warming experiment. **Journal of Plant Ecology**, v. 2, n. 4, p. 207–216, 2009.
- SHEPARD, G. H.; RAMIREZ, H. "Made in Brazil": Human Dispersal of the Brazil Nut (*Bertholletia excelsa*, Lecythidaceae) in Ancient Amazonia. **Economic Botany**, v. 65, n. 1, p. 44–65, 2011.

- SHIMPL, F. C. et al. Physiological responses of young Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) plants to drought stress and subsequent rewatering. **Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 252, n. 1, p. 10–17, 2019.
- SILIM, S. N.; RYAN, N.; KUBIEN, D. S. Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: Acclimation versus adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 104, n. 1, p. 19–30, 2010.
- SILVA DIONISIO, L. F. et al. Caracterização morfométrica de árvores solitárias de *Bertholletia excelsa* H.B.K. no sudeste de Roraima. **REVISTA AGRO@MBIENTE ON-LINE**, v. 11, n. 2, p. 163, 2017.
- SILVA, P. F. N. et al. Photosynthetic pigments and carbohydrates in young Brazil nut (*Bertholletia excelsa* H.B.K.) plants exposed to moderate and severe water deficiency. **Australian Journal of Crop Science**, v. 10, n. 7, p. 920–925, 2016.
- SLOT, M.; GARCIA, M. N.; WINTER, K. Temperature response of CO₂ exchange in three tropical tree species. **Functional Plant Biology**, v. 43, n. 5, p. 468, 2016.
- SLOT, M.; WINTER, K. Photosynthetic acclimation to warming in tropical forest tree seedlings. **Journal of Experimental Botany**, v. 68, n. 9, p. 2275–2284, 1 abr. 2017.
- SOARES-CORDEIRO, A. S. et al. Dorsoventral variations in dark chilling effects on photosynthesis and stomatal function in *Paspalum dilatatum* leaves. **Journal of Experimental Botany**, v. 62, n. 2, p. 687–699, 2011.
- STAUDHAMMER, C. L.; WADT, L. H. O.; KAINER, K. A. Tradeoffs in basal area growth and reproduction shift over the lifetime of a long-lived tropical species. **Oecologia**, v. 173, n. 1, p. 45–57, 2013.
- SUN, Y. et al. OCO-2 advances photosynthesis observation from space via solar-induced chlorophyll fluorescence. **Science**, v. 358, n. 6360, p. 5747, 2017.
- SUNG, D.-Y. et al. Acquired tolerance to temperature extremes. **Trends in Plant Science**, v. 8, n. 4, p. 179–187, 2003.
- TAN, Z.-H. et al. Optimum air temperature for tropical forest photosynthesis: mechanisms involved and implications for climate warming. **Environmental Research Letters**, v. 12, n. 5, p. 054022, 2017.
- THOMAS, E. et al. Uncovering spatial patterns in the natural and human history of Brazil nut (*Bertholletia excelsa*) across the Amazon Basin. **Journal of Biogeography**, v. 42, n. 8, p. 1367–1382, 2015.
- THOMAS, E.; ATKINSON, R.; KETTLE, C. Fine-scale processes shape ecosystem service provision by an Amazonian hyperdominant tree species. **Scientific Reports**, v. 8, n. 1, p. 1–11, 2018.

- TODD, B. D. et al. Climate change correlates with rapid delays and advancements in reproductive timing in an amphibian community. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1715, p. 2191–2197, 2011.
- TONINI, H.; ARCO-VERDE, M. F.; SÁ, S. P. P. DE. Dendrometry of native species in homogeneos stands in the Roraima State andiroba (*Caraba guianensis* Aubl), castanha do brasil (*Bertholletia excelsa* Bonpl), ipê roxo (*Tabebuia avellanedae* Lorentz ex Griseb) and jatobá (*Hymenaea courbaril* L.). **Acta Amazonica**, v. 35, n. 3, p. 353–362, 2005.
- TONINI, H.; EMILIO, P. Relação da produção de sementes de castanha-dobrasil com características morfométricas da copa e índices de competição. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 43, n. 11, p. 1509-1816, 2008.
- URBAN, J. et al. Stomatal conductance increases with rising temperature. **Plant Signaling and Behavior**, v. 12, n. 8, p. e1356534-1-e1356534-3, 2017.
- VON CAEMMERER, S.; EVANS, J. R. Temperature responses of mesophyll conductance differ greatly between species. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 4, p. 629–637, 2015.
- WADT, L. H. O.; KAINER, K. A.; GOMES-SILVA, D. A. P. Population structure and nut yield of a *Bertholletia excelsa* stand in Southwestern Amazonia. **Forest Ecology and Management**, v. 211, n. 3, p. 371–384, 2005.
- WAHIDAH, M. N. L. et al. Effects of Elevated Atmospheric CO₂ on Photosynthesis, Growth and Biomass in *Shorea platycarpa* F. Heim (*Meranti Paya*). **Sains Malaysiana**, v. 46, n. 9, p. 1421–1428, 2017.
- WAY, D. A.; OREN, R.; KRONER, Y. The space-time continuum: the effects of elevated CO₂ and temperature on trees and the importance of scaling. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, n. 6, p. 991–1007, 2015.
- WAY, D. A.; YAMORI, W. Thermal acclimation of photosynthesis: on the importance of adjusting our definitions and accounting for thermal acclimation of respiration. **Photosynthesis Research**, v. 119, n. 1–2, p. 89–100, 2014.
- WULLSCHLEGER, S. D.; TSCHAPLINSKI, T. J.; NORBY, R. J. Plant water relations at elevated CO₂ implications for water-limited environments. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, n. 2, p. 319–331, 2002.
- YAMORI, W. et al. Effects of Internal Conductance on the Temperature Dependence of the Photosynthetic Rate in Spinach Leaves from Contrasting Growth Temperatures. **Plant and Cell Physiology**, v. 47, n. 8, p. 1069–1080, 2006.
- YAMORI, W. et al. The role of electron transport in determining the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves grown at contrasting temperatures. **Plant and Cell Physiology**, v. 49, n. 4, p. 583–591, 2008.

YAMORI, W. et al. Phenotypic Plasticity in Photosynthetic Temperature Acclimation among Crop Species with Different Cold Tolerances. **Plant Physiology**, v. 152, n. 1, p. 388–399, 2010.

YAMORI, W.; HIKOSAKA, K.; WAY, D. A. Temperature response of photosynthesis in C₃, C₄, and CAM plants: temperature acclimation and temperature adaptation. **Photosynthesis Research**, v. 119, n. 1–2, p. 101–117, 2014.

YAMORI, W.; NOGUCHI, K.; TERASHIMA, I. Temperature acclimation of photosynthesis in spinach leaves: analyses of photosynthetic components and temperature dependencies of photosynthetic partial reactions. **Plant, Cell and Environment**, v. 28, n. 4, p. 536–547, 2005.

ZARGAR, S. M. et al. Impact of drought on photosynthesis: Molecular perspective. **Plant Gene**, v. 11, p. 154–159, 2017.

ZHOU, G.; WANG, Y. Global change and climate-vegetation classification. **Chinese Science Bulletin**, v. 45, n. 7, p. 577–585, 2000.

CONCLUSÕES GERAIS

O estudo da ecofisiologia e produção de massa seca da espécie *B. excelsa* diante das alterações dos fatores climáticos temperatura, *DPV*, dos cenários de mudanças climáticas e em diferentes níveis de água no substrato é um estudo especulativo. Esse estudo indica a possibilidade de ampliação do cultivo da *B. excelsa* em outras regiões além da Amazônia, e apontam como serão os impactos das mudanças climáticas na espécie nos anos de 2100. Os resultados dessa tese demonstraram que:

- 1 A temperatura é o fator que mais pode limitar a fotossíntese e a produção de massa seca da espécie *B. excelsa*. A espécie estudada está adaptada à temperatura média da Amazônia, de modo que as plantas jovens da espécie não conseguiram se aclimatar à temperatura mais baixa, sendo essa temperatura média para 20,9 °C. Por outro lado, por meio de alterações fisiológicas, plantas jovens da espécie *B. excelsa* suportaram o aumento do *DPV* e conseguiram aclimatar-se revertendo os danos causados pelo mesmo. Longos períodos de deficiência hídrica foram prejudiciais à espécie, de forma que os resultados das plantas com deficiência hídrica foram iguais nos três ambientes microclimáticos.
- 2 As mudanças climáticas previstas para 2100 beneficiarão a ecofisiologia e produção de massa seca da *B. excelsa*. O aumento da concentração no ambiente de CO₂ compensou os prejuízos causados pelo aumento da temperatura e *DPV* atmosféricos. As plantas apresentaram maiores fotossínteses e produção de massa seca no cenário de maior forçamento radiativo, o *RCP8.5*. Os mesmos resultados foram intermediários no cenário intermediário, o *RCP4.5*, e menores fotossíntese e produção de massas seca foram encontradas no ambiente que simula o clima da Amazônia Central atual. Os prejuízos causados pela deficiência hídrica no substrato não foram intensificados pelas condições climáticas dos cenários *RCP8.5* e *RCP4.5*.

APÊNDICE A - Descrição das casa de vegetação.

O experimento foi realizado em casas de vegetação climatizadas (Figura 1), localizadas no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, do Centro de Ciências Agrárias e Engenharias (CCAE), da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), situado no município de Jerônimo Monteiro (20°47'25"S e 41°23'48"W, e altitude de 120m). As casas de vegetação (4) onde os experimentos foram conduzidos são constituídas de plástico transparente de policarbonato corrugado da marca Van der Hoeven e modelo Estufas agrícolas e galvanização a fogo.

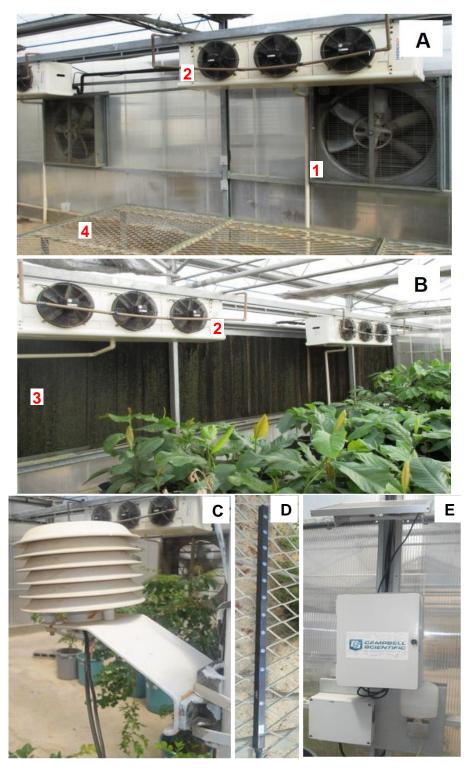
Figura 1 – Casas de vegetação do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal, as quais foram utilizadas no presente estudo, localizadas no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, CCAE-UFES, cidade de Jerônimo Monteiro- ES, 2020.



Fonte: a autora.

Essas casas de vegetação são climatizadas, cada uma possui um sistema de refrigeração do ar compostos por ares-condicionados e exaustores automatizados. Para elevar a temperatura do ar foram utilizados aquecedores portáteis, os quais foram ligados quando necessário para manter a temperatura estabelecida, principalmente nos horários noturnos. Cada casa possui, também, um sistema de umidificação do ar automatizado composto por umidificadores marca Van der Hoeven (sistema de nebulização para estufas) e cortinas para estufa marca Van der Hoeven. Como a umidade relativa da Amazônia central é maior que a umidade do local onde foi desenvolvido o experimento, para simular o clima da Amazônia central foi necessário montar um sistema de irrigação no chão, composto por aspersores, também automatizados, para, junto com o sistema de umidificação, elevar a umidade relativa das casas de vegetação. Os equipamentos que compõem os sistemas mencionados estão demonstrados na Figura 2A e 2B. As casas de vegetação são automatizadas e cada uma possui uma estação meteorológica fixa com os sensores e datalogger e o painel solar descritos nos respectivos capítulos e mostrados na Figura 2C, 2D e 2E.

Figura 2 – Interior das casas de vegetação evidenciando os exaustores (A1), o sistema de umidificação tipo nebulizador (A2 e B2), cortinas de estufa (B3), bancadas onde ficaram as plantas (A4) e estação meteorológica constituída por sensores de temperatura e umidade (C), radiação (D) e um datalogger e o painel solar (E), no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal, as quais foram utilizadas no presente estudo, localizadas no Departamento de Ciências Florestais e da Madeira, CCAE-UFES, cidade de Jerônimo Monteiro- ES, 2020.



Fonte: Autora.

APÊNDICE B – Descrição das câmaras de topo aberto (OTCs)

No capítulo 2 da presente tese foram utilizadas câmaras de topo aberto (OTCs - open top chambers) para a injeção de gás CO₂ no ambiente onde as mudas de *B. excelsa* foram cultivadas. Essas OTCs possuem formato cilíndrico, com 1,80 m de altura e 1,0 m de diâmetro e são revestida de filme de PVC específico. As mesmas são constituídas por duas partes, uma inferior fixa com altura de 60 cm e outra parte superior móvel, que se encaixa a parte inferior da câmara, com altura de 1,2 m. A parte superior da OTC é composta por uma abertura no topo com função de renovação do ar, processo que evita o acúmulo de CO₂ e o superaquecimento no seu interior. Uma foto da OTC utilizadas no experimento da presente tese está demonstrada na Figura 1.

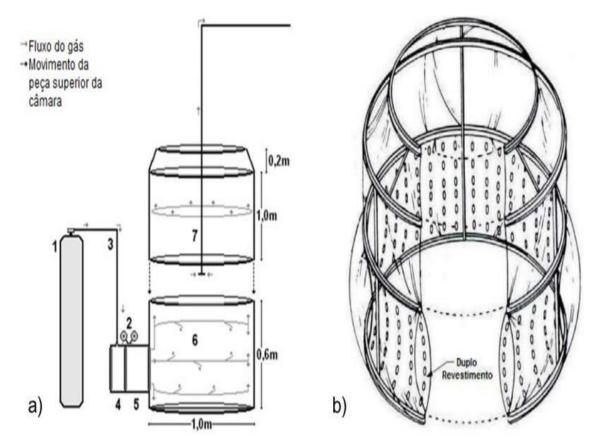


Figura 1 – câmaras de topo aberto – OTC utilizadas no capítulo 2 da presente tese.

Fonte: a autora.

O gás CO₂ é injetado nas OTCs na parte inferior da mesma, através de exaustores (Figura 1A). A vasão do CO₂ durante a injeção do mesmo é realizada por meio de uma válvula que libera o gás no interior do exaustor, que por sua vez, ventila o gás para dentro de uma câmara de homogeneização que é constituída por duas camadas de revestimento e é acoplada ao exaustor. Após passar na câmara de homogeneização, o CO₂ é conduzido para dentro da OTC. Um esquema de como é uma OTC é demonstrado por meio da Figura 2.

Figura 2 – Esquema geral do sistema de câmaras de topo aberto – OTC, onde: 1-Cilindro de CO₂, 2- Regulador de CO₂, 3- mangueira pneumática, 4- exaustor funcionando como ventilador, 5- câmara de homogeneização, 6- peça inferior da câmara com duplo revestimento, 7- peça superior da câmara (móvel).



Fonte: Adaptado de Scope (2005) e Costa (2015) apud Braga (2016).

Referência

BRAGA, J. A. Crescimento e fotossíntese de eucalipto: efeitos da concentração de CO₂ atmosférico, deficiência hídrica e microclima. 2016, 82f. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Espírito Santo. Jerônimo Monteiro.

APÊNDICE C - Fotos das mudas da B. excelsa realizadas ao final do capítulo 1.

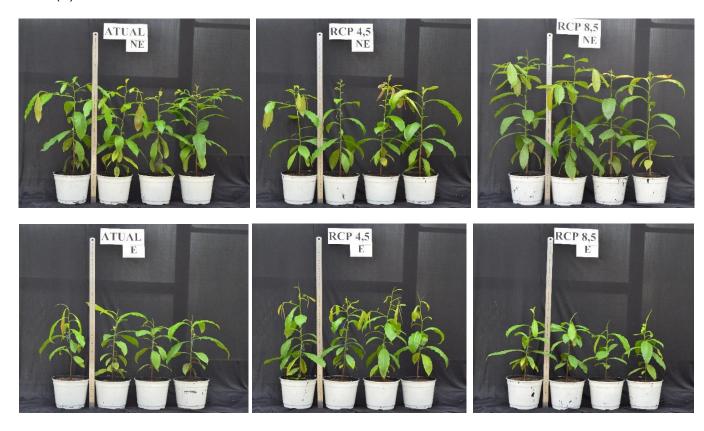
Figura – Fotos das plantas da *B. excelsa* realizadas ao final do capítulo 1: "Respostas ecofisiológicas de plantas juvenis de castanha-do-brasil (Bertholletia excelsa) em diferentes condições climáticas", nos ambientes Amazônia, Amazônia/seca e Frio/seco, continuamente irrigadas, em cada foto são as plantas da esquerda, e expostas a dois ciclos de deficiência hídrica, em cada foto são as plantas da direita.



Fonte: a autora.

APÊNDICE D - Fotos das mudas da B. excelsa realizadas ao final do capítulo 2.

Figura – Fotos das plantas da *B. excelsa* realizadas ao final do capítulo 2: "Impacto das mudanças climáticas na ecofisiologia de plantas jovens de castanha-do-brasil (*Bertholletia excelsa*)", nos cenários Amazônia atual (ATUAL), *RCP 4.5* e *RCP 8.5*, de plantas sem deficiência hídrica (NE) e com deficiência hídrica (E).



Fonte: a autora