

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

GENILDA CANUTO AMARAL

ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES AMAZÔNICAS (Pilocarpus microphyllus e Euterpe oleracea) EM CENÁRIOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS

> JERÔNIMO MONTEIRO – ES FEVEREIRO, 2020

GENILDA CANUTO AMARAL

ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES AMAZÔNICAS (Pilocarpus microphyllus e Euterpe oleracea) EM CENÁRIOS DE 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

Coorientadores: Dr. João Vitor Toledo e Elzimar de Oliveira Gonçalves

Jerônimo Monteiro – ES FEVEREIRO, 2020

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

Amaral, Genilda Canuto, 1986-

A485e	Ecofisiologia de espécies amazônicas (Pilocarpus microphyllus e Euterpe oleracea) em cenários de mudanças climáticas / Genilda Canuto Amaral 2020. 141 f. : il.
	Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientadores: João Vitor Toledo, Elzimar de Oliveira Gonçalves. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias.
	1. Açaí. 2. alcalóides. 3. enzimas. 4. fotossíntese. 5. mudas. 6. temperatura atmosférica. I. Pezzopane, José Eduardo Macedo. II. Toledo, João Vitor. III. Gonçalves, Elzimar de Oliveira. IV. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Agrárias e Engenharias. V. Título.
	CDU: 630*38

DEDICATÓRIA

A minha família, por me deixarem voar. A todos os que contribuíram para eu aqui chegar.

ECOFISIOLOGIA DE ESPÉCIES AMAZÔNICAS (Pilocarpus microphyllus E Euterpe oleracea) EM CENÁRIOS DE MUDANÇAS CLIMÁTICAS

Genilda Canuto Amaral

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.

Aprovada em 11 de fevereiro de 2020.

MANU

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

mANC

Prof. Dr. Ráúl Tapias Martín (Examinador externo) Universidade de Huelva

6Mh har

Dr. José Ricardo Macedo Pezzopane (Examinador externo) Embrapa

Dr. João Vitor Toledo (Coorientador)

Dr. João Vitor Toledo (Coorientador) Universidade Federal do Espírito Santo

MANU

Prof. Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane (Orientador) Universidade Federal do Espírito Santo

AGRADECIMENTOS

Chegar aqui é a realização de um sonho: cursar e concluir o doutorado! A caminhada foi longa e os desafios foram vários. Cada obstáculo foi transformado apenas em acontecimentos e em incentivo para seguir em frente. As pedras no caminho juntei todas e usei como ferramentas na construção de uma história de sucesso. Neste contexto, tenho a satisfação de agradecer as pessoas que marcaram essa trajetória e que viabilizaram essa conquista.

Deus em primeiro lugar, pela proteção, inspiração e por sempre me encorajar a seguir em frente, e assim, superar o desafio de subir cada degrau desta vida.

A minha família, por me deixar sonhar e permitir trilhar nas minhas escolhas, principalmente, minha Mãe Elenira, meu Pai Francisco (Dotor), todos os meus irmãos e sobrinhos. Essa vitória é nossa!

À tia Ducarmo e tia Chaguinha pelo amor e carinho concedido. E a todos os demais familiares pelo apoio e carinho.

À prima Cleire (prima diferente), por ter feito um grande investimento (por mim considerado), me levar para fazer as provas de vestibular, ali um grande início começaria. Associada

À Márkilla Beckmann pela orientação durante a graduação e por me proporcionar a oportunidade de me inserir na pesquisa desde o primeiro semestre da graduação, por ajudar a despertar em mim a confiança do quanto sou capaz de voar alto se essa for minha vontade. Agradeço pela oportunidade de ter cinco (uma voluntária) bolsas de iniciação científica e através destas eu ter recurso para chegar ao objetivo, graduar-me. Obrigada por ser uma amiga, conselheira e por vibrar junto comigo pelas minhas conquistas. Muito obrigada Márkilla, você é muito importante para mim!

Ao meu orientador Dr. José Eduardo Macedo Pezzopane pelas orientações técnicas e pessoais, por me incentivar a ser uma pesquisadora, por me deixar seguir nas minhas escolhas como estudante de doutorado, por me apoiar e incentivar a voar cada dia mais alto, por ser um grande amigo. Muito obrigada por tudo Pezzopane! Quero seguir com a parceria nas pesquisas viu!?

Ao meu orientador Dr. Manuel Fernández Martínez da Universidad de Huelva (Espanha) por aceitar me receber em seu grupo de pesquisa, pelos ensinamentos e orientações, pela confiança, paciência e atenção concedida. Muito obrigada Manuel! Ao professor Dr. Raúl Tapias da Universidad de Huelva – Espanha pelos ensinamentos, pelas orientações profissional e pessoal, por me incentivar e confiar no meu trabalho. Muito obrigada Raúl!

Ao Dr. João Vitor Toledo por todo o suporte durante a condução dos experimentos, pelas orientações, pela paciência nos momentos de angústia, pelos conselhos e por ter sido um irmão. Gratidão pela coorientação Toledo!

Ao meu amigo Rogério Noia por ter sido um parceiro desde os primeiros momentos dessa fase de doutoramento, pela parceira nos experimentos "extras", pelos papos sobre ciência, pelos conselhos e pelo apoio de sempre. Muito obrigada jovem!

Às companheiras de Laboratório Mariana Duarte e Talita Xavier por todo o suporte durante as análises dos experimentos (especialmente as enzimáticas). Agradeço pelo apoio, pelas dicas e conselhos durante essa trajetória no Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal (LMEF). Muito obrigada meninas, vocês são incríveis.

Aos companheiros do LMEF pelos momentos de ajudas e de troca de conhecimentos ao longo desta caminhada de doutoramento: João Vitor, Talita, Mariana, Breno, Carol, Luciana, Valeria, Vanessa e Roberto. Vocês são tope!

Aos companheiros laboratório da Universidad de Huelva – Espanha, especialmente a Patrícia, David e María Luisa pelo companheirismo, troca de conhecimentos e dicas no Espanhol. Vocês são show!

A banca examinadora por aceitar participar e contribuir desse processo final e importante do meu doutoramento. Muito obrigada pela colaboração.

Ao casal Raúl e Patrícia por terem me acolhido em sua casa na Espanha, por terem me dado as primeiras orientações e ensinado muito sobre o espanhol nos primeiros dias da experiência do doutorado sanduíche. Gratidão!

Aos companheiros de outros laboratórios que sempre quando necessitei estiveram prontos para me ajudar nas atividades dos experimentos, especialmente a Ana Paula, Jean, Elbya, Emanuel e Sandro. Muito obrigada pelo companheirismo, vocês são show!

Aos companheiros do grupo LMEF Talita, João, Roberto, Mariana, Vanessa, Breno, Rogério, Raquel, Valeria, Luciana, Carol, Megg, Sandy, Elayne e Salim por momentos de alegria e diversão.

Aos meus ex-professores do ensino básico ao superior que me ensinaram o

que ninguém me tira "o conhecimento". A todos os amigos e colegas de minha cidade Batalha, Piripiri e de Bom Jesus no Piauí, além dos de Brasília.

À UFPI/CPCE pela formação em Engenharia Florestal e cidadania, especialmente aos professores: Séfora Gil, Rejane Tavares, Josy Osajima, Bruna Anair, Marcelo Furtini, João Sammy, Rodolfo Molinário e José Benedito. Obrigada por cada ensinamento e conselho professores.

À UnB e ao Departamento de Ciências Florestais pela realização do mestrado.

À UFES e ao Departamento de Ciências Florestais, pela oportunidade concedida para minha formação no doutorado. Aos professores deste departamento, pela contribuição profissional. Aos técnicos e auxiliares da UFES, e aos funcionários do RU.

À Dra. Elzimar de Oliveira Gonçalves pelo suporte em minha coorientação, pela confiança, conselhos e amizade. Muito obrigada professora.

À FAPES, pela concessão da bolsa de estudo e financiamento do projeto da tese.

À Embrapa Amazônia Oriental na pessoa do Dr. Osmar Lameira, pela doação e envio das mudas de jaborandi.

À Dra. Leiz Maria e ao grupo Centroflora Anidro do Brasil (Vegeflora) pelo apoio nas análises de pilocarpina.

A todos os meus amigos do PPGCF/UFES. Especialmente ao grupo do "gole certo" pelos momentos de diversão, conversas, risadas ou até mesmo os de angústia.

Aos companheiros da pós/florestal (em Brasília) no período de mestrado, pelas conversas, risadas, compartilhar as angústias e pelo companheirismo, especialmente a Maísa, Ilvan, Fabiana, Érica, Leonidas, Lidiomar, Fabrícia, Glauce e Gileno.

Aos amigos professores da fase de substituto "famosa liga da justiça", obrigada pela amizade.

À turma do 103, minha família de Brasília, especialmente, a Dany, Luciana, Amanda, Edilene e Darli. Obrigada pelo acolhimento meninas e pelas festinhas. Vocês são show.

A todos os amigos da colina bloco K (em Brasília). Especialmente Natacha, Christian González, José González, Diana, Antônio, Edivan, Vogly Nahum, Herlys Cañizarez, pelas risadas, brincadeiras, companheirismo, e por fazer parte de uma fase importante de minha vida. Obrigada por tudo.

Aos meus amigos Kelzinha (Ana Raquel), Aninha (Ana Paula Câmara), Tiaguim (Tiago Moreira), Rafinha (Rafaela), Yarah Lopes, Fernanda Bombardi, Marizinha (Mariana Aragão), Kaíse, Adriel, Níbia, Simone, Arlei e Lucas (*in memorian*), Leozinho (Leonardo Brito), Raquel Zorzanelli, (Nenem) Emanuel Araújo, Jeffinho (Jefferson Martins), Tata (Taís Rizzo), Adriano Aguiar, Leiliane, Ianquinho (Ianco Fonseca), Junim (Ilvan Júnior), Bruna Anair, Séfora Gil, Romário e Álvaro pela amizade, conselhos e pelo apoio de sempre. Obrigada pela amizade meu povo.

MUITO OBRIGADA A TODOS!!!

"A melhor maneira de prever o seu futuro é criá-lo" Abraham Lincoln

BIOGRAFIA

GENILDA CANUTO AMARAL, filha de Francisco das Chagas Alves Amaral e Francisca Elenira Canuto de Carvalho Amaral, nasceu no dia 27 de julho de 1986, na Localidade Canto das Macambiras – Zona Rural da cidade de Batalha, Estado do Piauí.

Cursou o ensino fundamental na Unidade Escolar Santa Rita – Zona Rural de Batalha-PI, concluindo em dezembro de 2004. Cursou o ensino médio no Educandário Cristo na cidade de Piripiri-PI, com bolsa de estudo integral, concluindo em dezembro de 2007.

Em março de 2008 iniciou o curso de graduação em Engenharia Florestal na Universidade Federal do Piauí, concluindo-a no período 2012.2.

Em 2013 foi aprovada em primeiro lugar no concurso público para professor substituto no departamento de Engenharia Florestal da Universidade Federal do Piauí, campus professora Cinobelina Elvas, o qual ministrou aula por dois semestres.

Em 2014, após fazer a seleção de Mestrado em quatro programas de Pós-Graduação de Instituições Federal e obter aprovação em todos (três em primeiro e um e segundo) iniciou o curso de Mestrado em Ciências Florestais na Universidade de Brasília, Brasília.

A partir de Março de 2016, após ser aprovada em primeiro lugar no curso de doutorado do Programa de Pós-Graduação em Ciências Florestais da Universidade Federal do Espirito Santo ingressou no curso na área de Silvicultura, tendo a oportunidade, em outubro de 2018 mudou-se para Espanha para realizar o doutorado sanduíche, o qual teve duração de um ano.

RESUMO

AMARAL, Genilda Canuto. **Ecofisiologia de espécies amazônicas** (*Pilocarpus microphyllus* e *Euterpe oleracea*) **em cenários de mudanças climáticas**. 2019. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) – Universidade Federal do Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Orientador: José Eduardo Macedo Pezzopane. Coorientadores: Dr. João Vitor Toledo e Dra. Elzimar de Oliveira Gonçalves.

As respostas ecofisiológicas de muitas espécies de plantas diante das mudanças climáticas previstas, ainda são desconhecidas. Um exemplo, são as espécies Pilocarpus microphyllus e no Euterpe oleracea (conhecidas popularmente como jaborandi e açaí, respectivamente). São espécies amazônicas de grande interesse comercial nacional e internacional. Neste contexto, a pesquisa foi dividida em três capítulos com os seguintes objetivos: avaliar o efeito de diferentes condições ambientais na ecofisiologia de mudas de jaborandi, combinando faixas de temperatura média do ar (T), déficit de pressão de vapor (DPV) e disponibilidade hídrica no substrato; avaliar o efeito de três cenários de mudanças climáticas na ecofisiologia de mudas jaborandi; e em mudas de açaí. Para alcançar estes objetivos foi conduzido: um estudo com mudas de jaborandi em quatro ambientes (caracterizados como: frio e úmido; quente e úmido; quente e seco; e, frio e seco) e dois estudos (um com Pilocarpus microphyllus e outro com Euterpe oleracea) em três cenários climáticos diferentes, caracterizados como: Amazônia atual; RCP4.5 (temperatura média atual da Amazônia + 2,5°C e 538 ppm de [CO2]) e RCP 8.5 (+4,5°C e 936 ppm de [CO₂]). Dentro de cada cenário climático foram aplicados dois níveis de irrigação: mudas mantidas com 90% (não estressadas) e 40% (estressadas) da capacidade de retenção de água do substrato. Nos diferentes experimentos, avaliou-se variáveis: crescimento, trocas gasosas, status hídrico, fluorescência da clorofila e atividade enzimática. Os resultados obtidos mostraram que as mudas de jaborandi sob condição de restrição hídrica reduziram o crescimento. Nos ambientes com baixa temperatura, além do crescimento houve redução no rendimento quântico, aumento da fluorescência mínima e atividade enzimática. Além disso, o maior acúmulo de massa seca ocorreu nas mudas de jaborandi submetidas a condições de temperaturas mais altas. Nos estudos de mudanças climáticas tanto as mudas de jaborandi quanto as mudas de açaí reduziram o crescimento à medida que aumentou a concentração atmosférica de

CO₂. Para ambas as espécies, o efeito cenário RCP 8.5 foi o mais limitante, principalmente para as mudas sob estresse hídrico. Neste cenário foram observadas mudas de jaborandi e açaí com menor produção de massa seca total, indicando que os cenários de mudanças climáticas previstas impactam negativamente sobre o futuro dessas espécies amazônicas.

Palavras-chave: Açaí, alcalóides, enzimas, fotossíntese, mudas, temperatura atmosférica

ABSTRACT

AMARAL, Genilda Canuto. **Ecophysiology of Amazonian species** (*Pilocarpus microphyllus* e *Euterpe oleracea*) **in climate change scenarios.** 2020. Thesis (Doctorade in Forest Sciences) - Federal University of Espírito Santo, Jerônimo Monteiro, ES. Advisor: José Eduardo Macedo Pezzopane. Co-advisors: Dr. João Vitor Toledo e Dra. Elzimar de Oliveira Gonçalves.

The ecophysiological responses of many plant species in the face of predicted climate change are still unknown. An example are the *Pilocarpus microphyllus* and Euterpe oleracea species (popularly known as jaborandi and açaí, respectively). They are Amazonian species of great national and international commercial interest. They are Amazonian species of great national and international commercial interest. In this context, the research was divided into three chapters with the following objectives: to evaluate the effect of different environmental conditions on the ecophysiology of jaborandi seedlings, combining ranges of mean air temperature (T), vapor pressure deficit (DPV) and availability water on the substrate; evaluate the effect of three climate change scenarios on the ecophysiology of jaborandi seedlings; and in açaí seedlings. To achieve these objectives, a study was carried out with jaborandi seedlings in four environments (characterized as: cold and wet; hot and humid; hot and dry; and, cold and dry) and two studies (one with Pilocarpus microphyllus and the other with Euterpe oleracea) in three different climatic scenarios, characterized as: Current Amazon; RCP4.5 (current average temperature in the Amazon + 2.5 ° C and 538 ppm [CO₂]) and RCP 8.5 (+ 4.5 ° C and 936 ppm [CO₂]). Within each climatic scenario, two levels of irrigation were applied: seedlings kept at 90% (not stressed) and 40% (stressed) of the water holding capacity of the substrate. In the different experiments, variables were evaluated: growth, gas exchange, water status, chlorophyll fluorescence and enzymatic activity. The results obtained showed that jaborandi seedlings under water restriction reduced growth. In low temperature environments, in addition to growth, there was a reduction in quantum yield, an increase in minimum fluorescence and enzymatic activity. In addition, the largest accumulation of dry matter occurred in jaborandi seedlings submitted to higher temperature conditions. In climate change studies, both the jaborandi seedlings and the acai seedlings reduced growth as the atmospheric CO2 concentration increased. For both species, the RCP 8.5 scenario effect was the most limiting, mainly for seedlings under water stress. In this scenario, jaborandi and acaí

seedlings with lower total dry mass production were observed, indicating that the predicted climate change scenarios have a negative impact on the future of these Amazonian species.

Keywords: Açaí, alkaloids, enzymes, photosynthesis, seedlings, atmospheric temperature.

1. INTRODUÇÃO GERAL	18
2. OBJETIVO GERAL	20
2.1 Objetivos específicos	20
3. REVISÃO DE LITERATURA	20
3.1. Pilocarpus microphyllus Stapf ex Wardeworth e sua importância	21
3.2. Euterpe oleracea Mart. e sua importância	23
3.3. Mudanças climáticas	25
3.4. Aumento do CO ₂ e a ecofisiologia de plantas	25
3.4. Temperatura e a ecofisiologia de plantas	27
3.6. Restrição hídrica e a ecofisiologia de plantas	28
4. REFERÊNCIAS	29
CAPITULO I	40
1. Introdução	42
2. Material e métodos	44
2.1. Local do estudo, material vegetal e condições experimentais	44
2.2. Avaliação do crescimento	49
2.3. Parâmetros hídrico e de fluorescência	49
2.4. Determinação da atividade enzimática	50
2.5. Delineamento experimental e análises estatísticas	51
3. Resultados	51
3.1. Crescimento das mudas	51
3.2. Crop Water Stress Index (CWSI)	54
3.3. Parâmetros da florescência da clorofila	55
3.4. Determinação da atividade enzimática	56
3.5. Efeitos do ambiente e níveis de disponibilidade hídrica no jaborandi: análise multivariada	uma 57
4. DISCUSSÃO	59
4.1. Respostas de mudas de jaborandi à temperatura do ar	59
4.2. Respostas de mudas de jaborandi ao DPV	60
4.3. Respostas de mudas de jaborandi à disponibilidade hídrica	61
4.4. Respostas de mudas de jaborandi ao efeito combinado de temperatura, U disponibilidade hídrica	R e 62
5. Conclusão	63
6. Referências	64
CAPÍTULO II	72
1. Introdução	74
2. Material e métodos	75

SUMÁRIO

2.1. Local do estudo, material vegetal e condições experimentais	75
2.2. Crescimento das mudas	
2.3. Potencial hídrico e índice CWSI	82
2.4. Parâmetros da florescência da clorofila	83
2.5. Determinação da atividade enzimática	83
2.6. Análises estatísticas	84
3. Resultados	85
3.1. Crescimento das mudas	85
3.2. Potencial hídrico e índice CWSI	87
3.3. Parâmetros da florescência da clorofila	89
3.4. Determinação da atividade enzimática	91
4. Discussão	93
5. Conclusão	97
6. Referências	97
CAPITULO III	106
1. Introdução	108
2. Material e métodos	110
2.1. Local do estudo, condição e condução experimentais	110
2.2. Determinação de trocas gasosas e status hídrico	116
2.3. Parâmetros de fluorescência e de clorofila	117
2.4. Determinação da atividade enzimática	117
2.5. Avaliação de crescimento	118
2.6. Análises estatísticas	119
3. Resultados	119
3.1. Trocas gasosas e potencial hídrico foliar	119
3.2. Parâmetros de florescência e de clorofila	121
3.3. Determinação da atividade enzimática	123
3.4. Crescimento de mudas	124
4. Discussão	126
5. Conclusão	131
6. Referências	131
5. CONCLUSÕES GERAIS	141
6. AGRADECIMENTOS	141

1. INTRODUÇÃO GERAL

As mudanças climáticas atualmente são uma das principais preocupações mundiais (ESSAYS, 2018), impulsionadas pelo aumento da concentração atmosférica de dióxido de carbono (CO₂) que tem ocorrido gradativamente (IPCC, 2014). Tais alterações no clima se intensificaram desde o período pré-industrial, levando a um aumento da concentração de CO₂ na atmosfera de 280 para 412 ppm nos dias atuais (NOAA, 2019). Este fato tem sido apontado por muitos autores como sendo o principal responsável pela elevação de 0,85 °C da temperatura média do ar nos últimos 20 anos (HUANG et al., 2017; CAI et al., 2018; IPCC, 2018; SUN et al., 2019). Além disso, as previsões para o final do século XXI mostram que a concentração de CO₂ pode chegar a 936 ppm (MEINSHAUSEN et al., 2011), o que causará um aumento da temperatura do ar de 1,0 a 3,7 °C (IPCC, 2014) e mudanças na distribuição espacial da precipitação (LEE; BOYCE, 2010).

As principais causas destas mudanças ocorridas no clima são amplamente aceitas que estão associadas às atividades antrópicas (SOUZA et al., 2008; IPCC, 2014; JURAS, 2013). No Brasil, as emissões de gases do efeito estufa ocorrem especialmente pela conversão das florestas em pastagens e terras agrícolas, principalmente na região da Amazônia (SEEG BRASIL, 2016; MOUTINHO et al., 2016). Um problema persistente na floresta amazônica, visto a pressão constante do desmatamento e das queimadas. O desmatamento médio no período de agosto de 2018 a julho de 2019 foi de 9.762 km², representando um aumento de 29,5% em relação ao ano anterior (INPE, 2019a). Ainda em 2019, dados do Programa Queimadas do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais indicaram altos índices de queimadas em comparação com a última década, representando um aumento de 40% de área queimada (km²) em relação ao ano anterior (INPE, 2019b) o que põe em risco muitas espécies florestais da Amazônia (GOMES et al., 2019), entre elas as espécies *Pilocarpus microphyllus* e o *Euterpe oleracea* que são o foco deste estudo.

O *Pilocarpus microphyllus* (jaborandi) é uma espécie medicinal citada entre as principais espécies ameaçadas de extinção no Brasil (ROCHA et al., 2014). O jaborandi é a única fonte natural dos alcaloides pilocarpina e uma das principais de epiisopiloturina (CNCFLORA, 2012), que são usados nos tratamentos de importantes doenças como glaucoma, xerostomia (AGBAN et al., 2016; GIL-MONTOYA et al., 2016), esquistossomose (VERAS et al., 2012), entre outras, como apresentado por (Silva et al., 2013). A importância destes compostos associada a

ausência de respectivas alternativas de produção sintética, tornam o jaborandi uma espécie de grande relevância para as indústrias farmacêuticas (ABREU et al., 2007; VÉRAS et al., 2013). A exportação brasileira de pilocarpina, por exemplo, superou o valor de US\$ 3,3 milhões só no primeiro semestre de 2019 (ABIQUIFI, 2019).

A espécie *Euterpe oleracea* (açaí) também apresenta grande interesse comercial devido as suas propriedades alimentícias e antioxidantes de seus frutos (OLIVEIRA et al., 2019). O açaizeiro é uma palmeira nativa da região amazônica (YAMAGUCHI et al., 2015) de grande interesse nacional e internacional (OLIVEIRA et al., 2016), sobretudo pelos benefícios nutricionais (CANTU-JUNGLES et al., 2017) e propriedades medicinais (OLIVEIRA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2015). A maior produção de açaí ocorre no estado do Pará e destaca o Brasil como maior produtor mundial (IBGE 2017). O consumo crescente do açaí estimulou a mudança do sistema de produção extrativista para plantios comerciais, dando início ao processo de expansão da espécie para grandes áreas comerciais (RUFINO et al., 2011).

Neste contexto, informações sobre o efeito das mudanças climáticas na ecofisiologia dessas espécies ainda são incipientes. Na literatura não existem estudos em que avalie o efeito das mudanças climáticas sobre a ecofisiologia do *P. microphyllus*. Para o *E. oleracea* o que se têm são estudos avaliando fatores ambientais de forma isoladas, como o estresse hídrico (OLIVEIRA et al., 2019; SILVESTRE et al., 2017; SILVESTRE et al., 2016; CORDEIRO et al., 2012), estresse de alta temperatura (NEVES et al., 2019), efeito da temperatura e precipitação na produção de frutos (DIAS et al., 2019). Assim, sabendo da importância de ambas as espécies e a ausência de estudos neste escopo, há uma preocupação de como as mesmas responderão às mudanças climáticas futuras.

A pressão sobre a floresta amazônica resulta em importantes fontes dos gases do efeito estufa. Consequentemente resultam em alterações no clima (GOLDSTEIN et al., 2019), impactando não só os ecossistemas naturais, mais também o desenvolvimento de culturas florestais e agrícolas, por causarem alterações no metabolismo das plantas (BROSI et al., 2011; CORNELISSEN, 2011; JURAS, 2013).

Plantas sob condições de elevadas concentrações de CO₂ reduzem a perda de carbono via fotorrespiração e consequentemente aumentam a eficiência fotossintética (LEAKEY et al., 2009) em função da atividade da Rubisco (STITT, 1991). Contudo esse aumento da eficiência fotossitética pode ser reduzido em condições de altas ou baixas temperaturas, visto que as condições térmicas regulam

a eficiência fotossintética (YAMORI et al., 2014), a membrana celular, os ajustes enzimáticos (RAY et al., 2004) e a condutância estomática (HIKOSAKA et al., 2006), provocando uma redução ou anulando os efeitos benéficos do CO₂ (TAIZ; ZEIGER, 2013). Além disso, as plantas tem os processos fisiológicos afetados pela disponibilidade de água no solo, por exemplo, sob déficit hídrico, reduzem a condutância estomática para controlar a transpiração e a perda de água (GUO et al., 2010; NÓIA JÚNIOR et al., 2019) e consequentemente ocorre a redução do crescimento celular (CHAVES et al., 2009) e crescimento vegetativo (VILLAR et al., 2011).

Diante do exposto, conhecer as respostas fisiológicas do jaborandi e do açaí conduzidos em diferentes cenários climáticos permitirá como entender sobre o futuro destas espécies diante dos cenários de mudanças climáticas previstos, além de auxiliar na conservação e no processo de expansão das espécies.

2. OBJETIVO GERAL

Avaliar o efeito das mudanças climáticas sobre a ecofisiologia de mudas de duas espécies amazônicas o *Pilocarpus microphyllus* Stapf ex Wardeworth e o *Euterpe oleracea* Mart.

2.1 Objetivos específicos

- Avaliar o efeito de diferentes condições ambientais na ecofisologia de mudas de jaborandi, combinando diferentes faixas de temperaturas do ar, déficit de pressão de vapor e disponibilidade hídrica.
- Avaliar o efeito das mudanças climáticas, utilizando três cenários (Amazônia atual, Representative Concentration Pathway: RCP4.5 e RCP 8.5) na ecofisiologia de mudas de jaborandi.
- Avaliar o efeito das mudanças climáticas, utilizando três cenários (Amazônia atual, Representative Concentration Pathway: RCP4.5 e RCP 8.5) na ecofisiologia de mudas de açaí.

3. REVISÃO DE LITERATURA

Considerada a maior Floresta Equatorial do mundo, a Amazônia tem grande importância na biodiversidade e no clima global. Essa Floresta abriga cerca de 10 a 15% da biodiversidade terrestre (HUBBELL et al., 2008) e apresenta 90 petagramas (Pg) de carbono em sua vegetação (SAATCHI et al., 2011). Contudo, o impacto do desmatamento, das queimadas e das mudanças climáticas põem em risco muitas espécies florestais da Amazônia (Gomes et al., 2019). Como por exemplo, a espécie medicinal *Pilocarpus microphyllus* citada entre as principais espécies ameaçadas de extinção no Brasil (ROCHA et al., 2014) e o *Euterpe oleracea*, espécie de grande interesse comercial devido as propriedades alimentícias e antioxidantes de seus frutos (OLIVEIRA et al., 2019).

Os impactos do desmatamento, queimadas e das mudanças climáticas afetarão essas espécies, sobretudo nos processos ecofisiológico. Esses processos ecofisiológicos são melhor entendidos através da ecofisiologia, uma ciência que estuda os efeitos das adaptações funcionais dos organismos quando submetidos a frequentes e distintas condições ambientais, buscando avaliar fatores que interfiram na biodiversidade e no desenvolvimento natural da planta. Através deste entendimento pode-se conhecer sobre a resistência e adaptação das espécies e assim auxiliar em estratégias por exemplo, de conservação, produção e melhoramento das espécies.

3.1. Pilocarpus microphyllus Stapf ex Wardeworth e sua importância

O *Pilocarpus microphyllus* é uma espécie da Amazônia conhecido popularmente por jaborandi em referência ao tupi-guarani "yaborã-di", que significa planta que faz babar. Possui este efeito em função da ação agonista colinérgica da pilocarpina em receptores muscarínicos do tipo M3 nas glândulas salivares, promovendo um aumento considerável na salivação (LIMA, 2008; MIURA, 2009). Neste contexto, o jaborandi se destaca como uma das espécies mais importantes do gênero *Pilocarpus*, utilizada há anos pelos povos indígenas e comunidades tradicionais. Mesmo após iniciar o processo de domesticação pelo grupo Centroflora, a partir de 2008 o jaborandi foi inserido na lista de espécies da flora brasileira ameaçadas de extinção (IBAMA, 2008; ROCHA et al., 2014).

Nos aspectos morfológicos, o jaborandi é uma planta que apresenta bastante ramificações, com folhas compostas, folíolos coriáceos com forma lanceolada e coloração verde escuro na face adaxial e verde claro na face abaxial. As flores são amarelas-esverdeadas, pequenas, arranjadas em recemos compactos (SKORUPA, 2000a; SKORUPA, 2000b). Os frutos são dispostos em cachos contidos em cápsulas de córtex acinzentados e lisos, as sementes são arredondadas de cor preta (LAMEIRA; PINTO, 2008). Ainda, segundo o último autor, a propagação do jaborandi pode ser feita por sementes e a germinação ocorre entre 10 e 30 dias após semeadura.

O jaborandi é um arbusto de aproximadamente um metro de altura que no Brasil ocorre na Amazônia e nos estados do Maranhão e Piauí (FLORA DO BRASIL, 2016), e o extrativismo de seu ambiente natural acontece há vários anos. Todo o extrativismo do jaborandi, nos últimos 30 anos, está associando à demanda do produto pelo laboratório da indústria farmacêutica Merck Indústrias Químicas S.A (GUMIER, 2012), empresa Alemã que atua no Brasil desde 1923 e desde 1968 iniciou as atividades da Merck Nordeste, começando pelo Maranhão expandindo-se para o Piauí, além de atender a demando do Pará, especialmente da Floresta Nacional de Carajás.

O jaborandi é uma das espécies medicinais brasileiras de maior destaque, constando em farmacopeias de todo o mundo, devido ser detentor de importantes alcaloides (LEWIS; ELVIN-LEWIS, 1977), a pilocarpina e a epiisopiloturina. Atualmente possui grande relevância para as indústrias farmacêuticas e farmoquímicas nacionais e internacionais. Classificado como uma das espécies nativas da flora brasileira mais relevantes, o jaborandi é utilizado como fonte principal do alcaloide imidazolico pilocarpina, substância utilizada para o tratamento do glaucoma e xerostomia (AGBAN et al., 2016; GIL-MONTOYA et al., 2016). A pilocarpina também atua como um poderoso estimulante da salivação e da transpiração (MERCK, 1989), em 1994 foi aprovada pela Food and Drug Administration (FDA) norte-americana para o tratamento de xerostomia de pós-irradiação (boca seca) em pacientes com câncer de cabeça e de pescoço (VALDEZ et al., 1993; JOENSUU et al., 1993; RIEKE et al., 1995; WYNN, 1996). Além disso, o jaborandi também é detentor da epiisopiloturina substância utilizada como anti-inflamatório, antinociceptivo e contra esquistossomose (VERAS et al., 2012).

Presente especialmente em folhas, a pilocarpina (*Active Pharmaceutical Ingredient* "API") é extraído, purificado e isolado há décadas da espécie *P. microphyllus*, justamente por ser a única espécie produtora dos maiores teores do princípio ativo em relação as outras espécies do mesmo gênero *Pilocarpus* (SANDHU et al., 2006; BRANDÃO et al., 2008). O jaborandi é a principal fonte

fornecedora deste alcaloide para o mercado mundial, colocando a espécie em um patamar de destaque. Sua extração concentra-se na região Norte e Nordeste do Brasil, em 2014 movimentou cerca de 252 toneladas, somando aproximadamente R\$ 1 milhão (IBGE, 2014). Foi classificada como a oitava substância farmacêutica mais exportada do Brasil (GRABHER, 2015). Mantendo-se a produção em escala crescente, o Brasil foi inserido como o maior fornecedor deste composto para indústria farmacêutica internacional, a exportação brasileira de pilocarpina superou o valor de US\$ 3,3 milhões só no primeiro semestre de 2019 (ABIQUIFI, 2019).

Diante dessa demanda elevada pela pilocarpina, visto que, não existe um sintético viável e não há ativo substituto eficiente, a gestão sustentável em áreas naturais e o cultivo das espécies são importantes saídas para a conservação desta espécie (CALDEIRA et al., 2017). Neste contexto, falta um melhor entendimento sobre a caracterização dos processos ecofisiológicos do jaborandi diante das mudanças climáticas e também sobre o seu potencial de expansão para outras regiões do Brasil. Tendo em vista a importância desses princípios ativos e todos os benéficos que a planta promove, o que a torna de grande interesse mundial.

3.2. Euterpe oleracea Mart. e sua importância

O *Euterpe Oleracea* Mart. é uma palmeira tropical nativa da região amazônica, conhecida popularmente como açaí e que se destaca em função de sua abundância e produção de frutos utilizados na alimentação pela população, principalmente a ribeirinha do estado do Pará (OLIVEIRA et al., 2000). A maior ocorrência da espécie está nas margens do rio Amazonas (SHANLEY, 2005).

Nos aspectos morfológicos, o açaí é uma palmeira que apresenta crescimento em touceiras, com estipe é liso, delgado, ocasionalmente encurvado com uma copa com 12 a 14 folhas compostas, pinadas (CAVALCANTE, 2010). Classificada como monoica, nos primeiros dois terços de cada ráquila, as flores são arranjadas em tríades, com as flores femininas ocupando posição central entre duas flores masculinas (CAVALCANTE, 2010). Antes das flores femininas estarem receptivas as masculinas fornecem o pólen, tornando a espécie predominantemente alógama (YAMAGUCHI et al., 2015). O fruto é uma drupa globosa, de 1 a 2 cm de diâmetro. O sistema radicular é do tipo fasciculado e pode apresentar até 25 perfilhos por touceira (HENDERSON, 1995; HENDERSON; GALEANO, 1996; NASCIMENTO, 2008).

O açaí é uma planta que pode atingir quando adulta de 25 a 30 metros de altura e diâmetro em torno de 7 a 18 centímetros (CAVALCANTE, 2010). É a espécie mais importante do gênero *Euterpe*, justamente por apresentar características multiuso. As folhas podem ser utilizadas em coberturas de casas, assim como suas fibras são utilizadas no artesanato, por exemplo na confecção de cestos, tapetes e chapéus (GALOTTA; BOAVENTURA; LIMA, 2008). As sementes são utilizadas como adubo orgânico e na confecção de biojóias (brincos, pulseiras, colares, cortinas), os cachos são usados na confecção de vassouras (WADT et al., 2004). Contudo, a parte mais utilizada do açaí são os frutos que, recentemente se tornaram ainda mais populares e utilizados como alimento (CEDRIM; BARROS; NASCIMENTO, 2018). O caule é utilizado na construção civil rural, em cercas e lenha (TEIXEIRA; SILVA, 2010).

Nos últimos anos, o uso da polpa extraída dos frutos do açaí aumentou expressivamente nos mercados nacional e internacional, especialmente por apresentar características energéticas, nutritivas e alto teores de fibras e antioxidantes (YAMAGUCHI et al., 2015; CEDRIM; BARROS; NASCIMENTO, 2018). Com isso ocorreu um aumento da exploração, levando a mudança do sistema de produção de açaizais nativos manejados para plantios comerciais em grandes aérea de terra firme (AZEVEDO; KATO, 2008).

Todo esse destaque da palmeira açaí ocorre em função da extração da polpa dos frutos, um produto alimentar economicamente lucrativo (YAMAGUCHI et al., 2015). Dos frutos do açaí, são utilizados o epicarpo e mesocarpo, de onde é produzido a polpa, comercializado *in natura* para a fabricação de sorvete, geleia, cremes, iogurtes, molhos e licores (TEIXEIRA; SILVA, 2010). Nos últimos anos a polpa de açaí recebeu muita atenção (YAMAGUCHI et al., 2015) e o consumo vem aumentando, principalmente pelo valor nutricional (CEDRIM; BARROS; NASCIMENTO, 2018).

O Brasil é o maior produtor mundial de açaí, sendo o estado do Pará onde ocorre a maior produção nacional do fruto de açaí (OLIVEIRA; NETO 2004). Com produção em escala crescente, o açaí rendeu em 2018 R\$ 592 milhões, com alta de 2,5% em relação a 2017 (IBGE, 2018). Diante disso, há uma preocupação com o

futuro desta espécie frente as mudanças climáticas previstas, visto que o aquecimento global pode afetar os processos ecofisiológicos e sua produtividade.

3.3. Mudanças climáticas

Uma das maiores preocupações na atualidade a nível global são as mudanças climáticas. A queima de combustíveis fosseis, as indústrias, as mudanças no uso e cobertura do solo, associados ao crescimento populacional têm contribuído para o aumento do efeito estufa, colocando em risco a biodiversidade da terra.

O efeito estufa é um fenômeno natural causado por gases presentes na atmosfera como o dióxido de carbono (CO₂), óxido nitroso (N₂O), metano (CH₄) e vapor de água, aumentando a temperatura da terra, um fenômeno benéfico e fundamental para o surgimento e manutenção da vida na terra. No entanto, as emissões antrópicas podem aumentar seu efeito e alterar o equilíbrio termodinâmico e o balanço de energia regionais e globais. O aquecimento global é fato, as temperaturas da atmosfera e dos oceanos aumentaram, volumes de neve e gelo diminuíram e o nível do mar aumentou. Possivelmente a influência humana foi a principal causa do aquecimento notado desde meados do século XX (IPCC, 2013).

O aumento da concentração de gases do efeito estufa, especialmente os provenientes da queima de combustíveis fósseis, do efeito do desmatamento e das queimadas, afetou a concentração de CO₂ na atmosfera aumentando significativamente de 280 ppm na era pré-industrial aos valores atuais em torno de 412 ppm (NOAA, 2019). Estimativas indicam que até o final do século XXI a concentração de CO₂ pode chegar a 936 ppm (MEINSHAUSEN et al., 2011). Essa elevada concentração de CO₂ pode gerar um aumento de 1,0 a 3,7 °C da temperatura (IPCC, 2014) e mudanças na distribuição da precipitação (LEE; BOYCE, 2010). Assim, afetará os processos fisiológicos dos vegetais, visto que a ecofisiologia das plantas é regulada pela temperatura e disponibilidade de água. Além disso, o efeito da elevada concentração de CO₂ pode concentração de CO₂ pode variar de acordo com a temperatura e a disponibilidade hídrica.

3.4. Aumento do CO2 e a ecofisiologia de plantas

O dióxido de carbono (CO₂) é um gás essencial no globo terrestre e apresenta efeito particular nos processos fotossintéticos das plantas. Geralmente, a elevada

concentração de CO₂ estimula as taxas fotossintéticas, potencializa o crescimento vegetativo, aumenta o acúmulo de biomassa e favorece a eficiência de uso da água, combinados com a redução da condutância estomática e da taxa de transpiração (LEAKEY et al., 2009). Por outro lado, estudos apontam que plantas cultivadas em atmosfera enriquecida com CO₂ podem promover uma aclimatação (ajuste homeostático) à concentração de dióxido de carbono no ar (DELUCIA et al., 1985; DRAKE et al., 1997; WEBBER et al., 1994). A aclimatação à elevada concentração de CO₂ no ambiente é conhecido como "desaceleração" (down regulation) da fotossíntese (LONG et al., 2004), que tem sido atribuída à redução do conteúdo da enzima Rubisco, bem como da capacidade de transporte de elétrons (DRAKE et al., 1997).

A elevada concentração de CO₂ promove incremento na fotossíntese justamente pela atividade da Rubisco, a enzima mais abundante na natureza (ELLIS, 1979), compreende aproximadamente 50% das proteínas de uma folha (STITT, 1991) e é essencial, visto que é a principal catalizadora nas reações de assimilação de CO₂ atmosférico pelas plantas através da carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (STITT, 1991). Assim, em CO₂ elevado a atividade de carboxilação é estimulada (MARENCO et al., 2014). Além disso, a atividade da carboxilase pode ser afetada em função da mesma enzima (Rubisco) atuar na oxigenação da RuBP (fixando O₂ no lugar de CO₂), processo denominado fotorrespiração (WOODROW; BERRY, 1988) assim reduzindo o ganho líquido de carbono pela planta. Assim, em ambiente com elevado CO₂ ocorre uma otimização da atividade da carboxilase.

Estudos realizados mais recentemente relatam que sob uma atmosfera enriquecida com CO₂ a produção de biomassa e o rendimento das plantas tendem a aumentar significativamente (BERNACCHI et al., 2005; REDDY et al., 2010). Elevadas concentrações de CO₂ estimulam a fotossíntese, resultando em aumento da produtividade das plantas, e assim melhorando o ciclo da água e nutrientes (KIMBALL et al., 2002; NOWAK et al., 2004). Experimentos realizados em condições controladas mostram que o dobro da concentração atmosférica de CO₂ atual, aumenta a fotossíntese da folha de 30% a 50% em espécies de plantas C3 e de 10% a 25% em espécies C4 (AINSWORTH; LONG, 2005).

3.4. Temperatura e a ecofisiologia de plantas

Cada vegetal apresenta uma temperatura ótima para o funcionamento de seu metabolismo. Temperaturas fora da faixa ideal para funcionamento do metabolismo de cada espécie podem promover alterações e/ou danos aos processos metabólicos das plantas.

A temperatura atua sobre os processos regulatórios da membrana celular e ajustes enzimáticos (RAY et al., 2004). As altas temperaturas promovem aumento nos processos de evapotranspiração (TAIZ; ZEIGER, 2013) alterando, portanto, o metabolismo celular e, consequentemente, da planta como um todo. Por outro lado, temperaturas baixas reduzem a taxa fotossintética devido à menor condutância estomática, resultante de limitações difusivas e metabólicas (SANTOS et al., 2011; NÓIA JÚNIOR et al., 2018a).

Quando as plantas são submetida a condições de altas temperaturas ocorre aumento do processo de respiração e redução na eficiência fotossintética (YAMORI et al., 2014; NOIA JUNIOR et al., 2018b), além de alterar a condutância estomática e a difusão do mesófilo, podendo causar até abscisão foliar (HIKOSAKA et al., 2006; TAIZ; ZEIGER, 2013). Além disso, a alteração do metabolismo das plantas causado pelo estresse de elevada temperatura, proporciona modificações na condutância estomática e na difusão do mesófilo, inibindo a expansão foliar, causando abscisão e o crescimento acentuado de raízes, devido ao efeito direto no potencial hídrico da planta (LARCHER, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2013). Além de reduzir o crescimento da planta, elevadas temperaturas promovem estresse oxidativo, acarreta na redução de produção (quantitativa e qualitativamente da planta), aumenta a perda de água, ocorre mudanças na partição de matéria seca, inibição da germinação de sementes, e causa desenvolvimento inadequado (HASANUZZAMAN, 2013).

A adaptabilidade de plantas às altas temperaturas podem ser atribuída a sua capacidade de manter a fotossíntese líquida sob temperaturas acima do ótimo requerido para as taxas fotossintéticas (LARCHER, 2000). A temperatura em que a quantidade de CO₂ fixada durante a fotossíntese é semelhante à quantidade de CO₂ liberada pela respiração em um intervalo de tempo, é conhecido como ponto de compensação da temperatura. Em temperaturas superiores a esse ponto de compensação, a fotossíntese não consegue repor o carbono utilizado como substrato para a respiração (TAIZ; ZEIGER, 2013), impactando esse processo

metabólico, visto que a respiração possui resposta de aumento de forma exponencial (ATKIN et al., 2000). Chambers et al. (2004) relataram que aumentos da taxa respiratória das folhas estão relacionadas com aumentos da temperatura.

3.6. Restrição hídrica e a ecofisiologia de plantas

O entendimento de como as plantas de florestas tropicais, especialmente da Amazônia, respondem às mudanças das condições ambientais como aumento na concentração de CO₂ em interação com outros fatores ambientais, como o déficit hídrico é de grande relevância. As respostas ecofisiológicas em condições de elevado CO₂ atmosférico podem diferir de acordo com a disponibilidade de água para a planta (CERNUSAK et al., 2013). Essa disponibilidade de água no solo é um dos principais fatores ambientais que limitam o crescimento das árvores tropicais (WAGNER et al., 2012).

O déficit de água seja no solo ou na forma de vapor no ar, é um importante fator limitante dos processos fotossintéticos e crescimento de plantas (SAPETA et al., 2013). Contudo as respostas das plantas ao estresse hídrico dependem da taxa de perda de água e duração do estresse, além disso varia de acordo com a espécie, idade e estágio de desenvolvimento (BRAY, 1997). Geralmente o estresse hídrico causa uma redução na condutância estomática (*gs*), afetando outros mecanismos, como redução das taxas fotossintéticas, pelo fato da menor condutância limitar chegada de CO₂ ao mesófilo foliar (KRAMER; BOYER, 1995), além disso, a redução de *gs* limita a perda de água via transpiração foliar (WILKINSON; DAVIES, 2002). Também os baixos níveis de água no solo podem inibir sua absorção pelas raízes e diminui o fluxo de seiva, comprometendo o desenvolvimento e crescimento das plantas (TAIZ; ZEIGER, 2013).

Além da redução da fotossíntese pela limitação estomática, o déficit hídrico pode inibir ou reduzir a atividade de enzimas envolvidas com a fixação de CO₂, como a Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenasse (Rubisco), e causa redução no transporte de elétrons entre os fotossistemas (MITTLER, 2002; FAROOQ et al., 2009). Além disso, enzimas que compõem o sistema antioxidante são acionadas para reparar os danos promovidos pelo estresse oxidativo. Desta forma, gera o aumento da atividade de algumas enzimas como a superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT), peroxidase (POX), peroxidase do ascorbato (APX), a superóxido

dismutase (SOD) e a glutamina-sintetase (GS) (POMPELLI et al., 2010; KOTAK et al., 2007; MITTLER, 2002) indicando o nível de estresse que planta está sofrendo.

4. REFERÊNCIAS

ABIQUIFI. 2019. Associação Brasileira da Indústria Farmoquímica e de Insumos Farmacêuticos (ABIQUIFI). Disponível em:

">http://abiquiflashes>">http://abiquifi.org.br/publicacoes/abiquiflashes>">http://abiquifi.org.br/publicacoes/abiquiflashes>">http://abiquiflashes>">http://abiquiflashes>">http://abiquiflashes>">http://abiquiflashes>">http://abiquiflashes>">http://abiquiflashes>">http://abiquiflashes>">http://abiquiflashes</abiquiflashes>">http://abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflashes</abiquiflash

ABREU, I. N.; MAZZAFERA, P.; EBERLIN, M. E.; ZULLO, T. M. A.; SAWAYA, A. C. H. F. Characterization of the variation of the imidazole alkaloid profile of *Pilocarpus microphyllusin* different seasons and parts of the plant by electrospray ionization mass spectrometry fingerprinting and identification of novel alkaloid sby tandem mass spectrometry. **Rapid Communications in Mass Spectrometry**, v. 21, p. 1205-1213, 2007.

AGBAN Y.; LIAN J.; PRABAKAR S.; SEYFODDIN A.; RUPENTHAL I. D. Nanoparticle cross-linked collagen shields for sustained delivery of pilocarpine hydrochloride. **International Journal of Pharmaceutics**, v. 501, p. 96-101, 2016.

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, p. 351-72, 2005.

ATKIN, O. K.; HOLLY, C.; BALL, M. C. Acclimation of snow gum (Ecucalyptus pauciflora) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. **Plant, Cell and Environment**, v. 23, n. 1, p. 15-26, 2000.

BERNACCHI, C.J.; MORGAN, P.B.; ORT, D.R.; LONG, S.P. The growth of soybean under free air [CO2] enrichment (FACE) stimulates photosynthesis while decreasing in vivo Rubisco capacity. **Planta**, v. 220, p. 434-446, 2005. doi:10.1093/jxb/erp096

BRANDÃO, M. G. L.; ZANETTI, N. N. S.; OLIVEIRA, P.; GRAEL, C. F. F.; SANTOS, A. C. P.; MONTE-MÓR, R. L. M. Brazilian medicinal plants described by 19th century European naturalists and in the Official Pharmacopoeia. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 120, n. 2, p. 141-148, 2008. doi:10.1016/j.jep.2008.08.004

BRAY, E. A. Plant responses to water deficit. **Trends in plant science**, v. 2, n. 2, p. 48-54, 1997.

BROSI, G. B.; MCCULLEY, R. L.; BUSH, L. P.; NELSON, J. A.; CLASSEN, A. T., NORBY, R. J. Effects of multiple climate change factors on the tall fescue-fungal endophyte symbiosis: infection frequency and tissue chemistry. **New Phytologist**, v. 189, p.797-805, 2011.

CAI, W.; WANG, G.; GAN, B.; WU, L.; SANTOSO, A.; LIN, X.; CHEN, Z.; FAN JIA, F.; YAMAGATA, T. Stabilised frequency of extreme positive Indian Ocean Dipole

under 1.5 °C warming. **Nature Communications**, v. 9, n.1. p. 1-8, 2018. doi:10.1038/s41467-018-03789-6

CALDEIRA, C. F.; GIANNINI, T. C.; RAMOS, S. J.; VASCONCELOS, S.; MITRE, S. K.; PIRES, J. P. DE A.; FERREIRA, G. C.; OHASHI, S.; MOTA, J. A.; CASTILHO, A.; SIQUEIRA, J. O.; FURTINI NETO, A. E. Sustainability of Jaborandi in the eastern Brazilian Amazon. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 15, p. 161-171, 2017. doi.org/101016/j.pecon2017.08.002

CANTU-JUNGLES, T.M,; IACOMINI, M.; CIPRIANI, T.R.; CORDEIRO, L.M.C. Extraction and characterization of pectins from primary cell walls of edible açaí (*Euterpe oleraceae*) berries, fruits of a monocotyledon palm. **Carbohydrate Polymers**, v. 158, p. 37–43, fev. 2017. doi: 10.1016 / j.carbpol.2016.11.090

CAVALCANTE, P. Frutas comestíveis da Amazônia. 7. ed. Belém: CEJUP, 2010, 282 p.

CEDRIM, P.C.A.S.; BARROS, E.M.A.; NASCIMENTO, T.G. Propriedades antioxidantes do açaí (*Euterpe oleracea*) na síndrome metabólica. **Brazilian Journal** of Food Tecnnology., v. 21, p. 1-7e2017092, 2018. doi.org/10.1590/1981-6723.09217

CERNUSAK, L. A.; WINTER, K.; DALLING, J.W; HOLTUM, J. A. M.; JARAMILLO, C.; KÖRNER, C.; LEAKEY, A. D. B.; NORBY, R. J.; POULTER, B. TURNER, B. L.; WRIGHT, S. J. Respostas das florestas tropicais ao aumento do CO2 atmosférico: conhecimento atual e oportunidades para futuras pesquisas. **Functional Plant Biology**, v. 40, n. 6, p. 531-551, 2013. doi: 10.1071 / fp12309

CHAMBERS, J. Q.; TRIBUZY, E. S.; TOLEDO, L. C.; CRISPIM, B. F.; HIGUCHI, N.; SANTOS, J.; ARAUJO, A.; KRUIJT, B.; NOBRE, A. D. TRUMBORE, S. E. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. **Ecological Applications**, v. 14, n. sp4, p. 72-88, 2004. doi:10.1890/01-6012

CHAVES, M. M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, p. 551-560, 2009.

CNCFlora. 2012. *Pilocarpus microphyllus* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Pilocarpus microphyllus>. Acesso em 31 março 2019.

CORDEIRO, Y. E. M.; VALE, M. S.; FILHO, B. G. S.; PENA, H. W. A.; PAULA, M. T. Crescimento e trocas gasosas de plantas jovens de açaí (*Euterpe oleraceae* Mart.) submetidas a diferentes estresses hídricos na amazônia oriental. **Naturalia**, v.35, p. 7-26, 2012.

CORNELISSEN, T. Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns. **Neotropical Entomology**, v. 40, p. 155-163, 2011.

DELUCIA, E. H.; SASEK, T. W.; STRAIN, B. R. Photosynthetic inhibition after longterm exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. **Photosynthesis Research**, v. 7, p. 175-184, 1985.

DIAS, T. S. S., SOUZA, E. B., JARDIM, M. A. G., SOUZA, P. J. O. P., ROCHA, E. J. P., PINHEIRO, A. N., FRANCO, V. S., SANTOS, R. C., VIDAL, T. S. S. D. Estimativa climática sazonal da produtividade de açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) no Estado do Pará - cenários futuros. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v.12, n.2 p. 517-533, 2019.

DRAKE, B. G.; GONZÀLEZ-MELER, M. A.; LONG, S. P. MORE EFFICIENT PLANTS: A Consequence of Rising Atmospheric CO2? Annual Review of Plant **Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 48, n. 1, p. 609-639, 1997. doi:10.1146/annurev.arplant.48.1.609

ELLIS, R. J. The most abundant protein in the world. **Trends in Biochemical Sciences**, v. 4, n. 11, p. 241-244, 1979.

ESSAYS, UK. 2018. Climate Change Essay. **Retrieved from**. November 2018. Acessado em janeiro de 2019. https://www.ukessays.com/essays/environmental-sciences/causes-of-climate-change.php?vref=1

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. **Sustainable Agriculture**, v. 29, p. 153-188, 2009. doi:10.1007/978-90-481-2666-8_12

FENG, G.-Q.; LI, Y.; CHENG, Z.-M. (MAX). Respostas moleculares e genômicas das plantas a tensões no futuro projetado do CO2. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 33, n. 2-3, p. 238-249, 2014. doi: 10.1080 / 07352689.2014.870421

FLORA DO BRASIL. 2016. Rutaceae 2020 em construção. Brasil: Jardim Botânico do Riode Janeiro. Disponível em:<http://floradobrasil.ibri.gov.br/reflora/floradobrasil/EB866>. Acesso.em 29 f

em:<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB866>. Acesso em 29 fev. 2016.

GALOTTA, A.L.Q.A.; BOAVENTURA, M.A.D.; LIMA, L.A.R.S. Antioxidant and cytotoxic activities of 'açaí' (Euterpe precatoria Mart.). **Química Nova**., v. 31, n. 6, p. 1427-1430, 2008.

GIL-MONTOYA, J. A.; SILVESTRE, F. J.; BARRIOS, R.; SILVESTRE-RANGIL, J. Treatment of xerostomia and hyposalivation in the elderly: A systematic review. **Medicina oral, patologia oral y cirugiabucal**, v. 21, p. 355-366, 2016.

GOLDSTEIN, A.; TURNER, W. R.; GLADSTONE, J.; HOLE, D. G. The private sector's climate change risk and adaptation blind spots. **Nature Climate Change**, v.9, n. 1, p. 18-25, 2018. doi:10.1038/s41558-018-0340-5

GOMES, V. H. F.; VIEIRA, I. C. G.; SALOMÃO, R. P., TER STEEGE, H. Amazonian tree species threatened by deforestation and climate change. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 7, p. 547-553, 2019. doi:10.1038/s41558-019-0500-2

GRABHER, C. A governança e a sustentabilidade do extrativismo do jaborandi na Amazônia e transição para o Cerrado e a Caatinga. Universidade de Porto Alegre. 2015.

GUMIER, F. C. **Os folheiros do jaborandi: organização, parcerias e seu lugar no extrativismo amazônico**. 2012. 197f. Doutorado (Doutorado em Desenvolvimento Sustentável do Trópico Úmido) Universidade Federal do Pará – UFPA, 2012.

GUO, X. Y.; ZHANG, X. S.; HUANG, Z. Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, p. 79-87, 2010.

HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; ALAM, M.; ROYCHOWDHURY, R.; FUJITA, M. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 5, p. 9643-9684, 2013. doi:10.3390/ijms14059643

HIKOSAKA, K.; ISHIKAWA, K.; BORJIGIDAI, A.; MULLER, O.; ONODA, Y. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of experimental botany**. V. 57, p. 291-302, 2006.

HUANG, J.; YU, H.; DAI, A.; WEI, Y.; KANG, L. Drylands face potential threat under 2 °C global warming target. **Nature Climate Change**, v. 7, n. 6, p. 417-422, 2017. doi:10.1038/nclimate3275

HUBBELL, S. P.; HE, F.; CONDIT, R.; BORDA-DE-AGUA, L.; KELLNER, J.; TER STEEGE, H. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n.1 p. 11498-11504, 2008. doi:10.1073/pnas.0801915105

IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). Instrução Normativa do Ministério do Meio Ambiente (MMA) nº 06, de 26 de setembro de 2008. Estabelece a Lista Oficial de Espécies Brasileiras Ameaçadas de Extinção.

IBGE. 2018. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE). **PEVS 2018:** produção da silvicultura e da extração vegetal chega a R\$ 20,6 bilhões e cresce 8,0% em relação a 2017. Disponível em:

https://agenciadenoticias.ibge.gov.br/agencia-sala-de-imprensa/2013-agencia-denoticias/releases/25437-pevs-2018-producao-da-silvicultura-e-da-extracao-vegetalchega-a-r-20-6-bilhoes-e-cresce-8-0-em-relacao-a-2017. Acessado em 19/12/2019.

IBGE, 2014. Produção da extração vegetal e da silvicultura. Rio de Janeiro.

IBGE. 2017. "Safra de Açaí Foi de 1,1 Milhão de Toneladas Em 2016." https://agenciadenoticias.ibge.gov.br/agencia-noticias/2012-agencia-denoticias/noticias/16821-safra-de-acai-foi-de-1-1-milhao-de-toneladas-em-2016 (July 26, 2019).

Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. (INPE). 2019a. "A Estimativa Da Taxa de Desmatamento Por Corte Raso Para a Amazônia Legal Em 2019 é de 9.762 Km²." http://www.inpe.br/noticias/noticia.php?Cod_Noticia=5294 (November 19, 2019).

INPE. 2019b. "Programa Queimadas Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais."

http://queimadas.dgi.inpe.br/queimadas/aq1km/?fbclid=IwAR082UkVVIZQZLL1ArLh mQzIAuQQg9QqqZdCfMMtIrjGnIx5nLOmfGy7RD0 (December 12, 2019).

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) 2013. Summary for policymakers. In: Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T. F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex and P. M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1 – 30.

IPCC. Climate Change 2014. Synthesis Report." In Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, ed. L.A Pachauri, R.K., Meyer., 151 p.

IPCC. 2018. "Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5°C above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change." In ed. T. Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Portner, H.O., Roberts, D., Skea, J., Shukla, P.R., Pirani, A., Moufouma-Okia, W., Pean, C., Pidcock, R., Connors, S., Matthews, J.B.R., Chen, Y., Zhou, X., Gomis, M.I., Lonnoy, E., Maycock, T., Tignor, M., Waterfield.

JOENSUU, H.; BOSTROM, P.; MAKKONEN, T. Pilocarpine and carbacholine in treatment of radiationinduced xerostomia. **Radiotherapy and Oncology**, v. 26, n. 1, p. 33-37. 1993.

Juras, I. A. G. M. **Mudança do clima: Principais conclusões do 5º Relatório do IPCC. Nota técnica.** Consultora Legislativa da Área XI Meio Ambiente e Direito Ambiental, Organização Territorial, Desenvolvimento Urbano e Regional. 2013.

KIMBALL, B.A.; KOBAYASHI, K.; BINDI, M. Responses of agricultural crops to freeair CO₂ emrichment. **Advances in Agronomy**, v. 77, p. 293-368, 2002.

KOTAK, S.; LARKINDALE, J.; LEE, U.; VON KOSKULL-DÖRING, P.; VIERLING, E.; SCHARF, K. D. Complexity of the heat stress response in plants. **Current opinion in plant biology**, v. 10, n. 3, p. 310-316, 2007.

KRAMER, P. J.; BOYER, J. S. Water Relations of Plants and Soils. Academic Press, San Diego. 495p. 1995.

KUMAR, K. K.; KUMAR, K. R.; ASHRIT, R. G.; DESHPANDE, N. R.; HANSEN, J. W. Climate impacts on Indianagriculture. **International Journal of Climatology**, v. 24, p. 1375-1393, 2004.

LACHER, W. Ecofisiologia Vegetal. São Carlos: RiMa Artes e Textos, 2000. 351 p.

LAMEIRA, O. A.; PINTO, J. E. B. P. **Plantas medicinais: do cultivo, manipulação e uso à recomendação popular**. Belém, PA: Embrapa Amazônia Oriental, 2008. 264 p.

LEAKEY, A. D. B.; AINSWORTH, E. A.; BERNACCHI, C. J.; ROGERS, A.; LONG, S. P.; ORT, D. R. 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. doi:10.1093/jxb/erp096

LEE, J. E., BOYCE, K. Impact of the hydraulic capacity of plants on water and carbon fluxes in tropical South America. **Journal of Geophysical Research**, v. 115, n. D23, p. 1-13, 2010. doi:10.1029/2010jd014568

Lewis, W.H.; Elvin-Lewis, M.P.F. Medical Botany: Plants Affecting Man's Health. JAMA: **The Journal of the American Medical Association**, v. 238, n. 7, p.629, 1977. doi:10.1001/jama.1977.03280070069032

LIMA, D. F. **Alcalóides de interesse industrial: aspectos químicos e biológicos**. 2008. 56 f. Monografia (Especialização em Plantas Medicinais) - Pós-Graduação em Plantas Medicinais, Universidade Federal de Lavras, Lavras, Minas Gerais. 2008.

LONG, S. P.; AINSWORTH E. A.; ROGERS A.; ORT D. R. Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future. **Annual Review of Plant Biology**, v. 55, p. 591-628, 2004.

MARENCO, R. A.; ANTEZANA-VERA, S. A.; GOUVÊA, P. R. DOS S.; CAMARGO, M. A. B.; OLIVEIRA, M. F. DE.; SANTOS, J. K. DA S. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, v. 61, p.786-799, 2014.

MEINSHAUSEN, M.; SMITH, S. J.; CALVIN, K.; DANIEL, J. S.; KAINUMA, M. L. T.; LAMARQUE, J.-F.; MATSUMOTO, K.; MONTZKA, S. A.; RAPER, S. C. B.; RIAHI, K.; THOMSON, A.; VELDERS, G. J. M.; VAN VUUREN, D. P. P. The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. **Climatic Change**, v. 109, n. 1-2, p. 213-241, 2011. doi:10.1007/s10584-011-0156-z

MENG, J. F.; XU, T. F.; WANG, Z. Z.; FANG, Y. L.; XI, Z. M.; ZHANG, Z. W.; The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water- eficient stress: antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology. **J. Pineal Res**, v. 57, 200-212, 2014. doi.org/10.1111/jpi.12159.

MERCK. 1989. Index Merck. An encyclopedia of chemicals, drugs, and biologicals. Susan Budavari, Ed., Merck & Co.; Rahway, New Jersey. 1989.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 9, p. 405-410, 2002. doi:10.1016/s1360-1385(02)02312-9

MIURA, L. M. C. V. Isolamento do alcalóide epiisopiloturina a partir da biomassa do jaborandi (*Pilocarpus microphyllus*) e avaliação de suas atividades antibacteriana, antileishmania, antiviral, antiesquistosoma e sialagoga. 2009. 123f. Dissertação (Mestrado em Ciência Animal), Universidade Federal do Piauí, Teresina, Piauí.

MOUTINHO, P.; GUERRA, R.; AZEVEDO-RAMOS, C. Achieving zero deforestation in the Brazilian Amazon: What is missing?. **Elem Sci Anth**, v. 4, p. 125, 2016. doi.org/10.12952/journal.elementa.000125

NEVES, L.H.; SANTOS, R. I. N.; TEIXEIRA, G. I. S.; ARAUJO, D. G.; SILVESTRE, W. V. D.; PINHEIRO, H. A. Leaf gas exchange, photochemical responses and oxidative damages in assai (*Euterpe oleracea* Mart.) seedlings subjected to high temperature stress. **Scientia Horticulturae**, v. 257, p. 108733, 2019. doi:10.1016/j.scienta.2019.108733

NOAA. 2019. "National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)." http://co2now.org/Current-CO2/CO2-Now/noaa-mauna-loa-CO2-data.html%0Ahttps://www.co2.earth/monthly-co2 (March 24, 2019).

NÓIA JÚNIOR, R. S.; AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; TOLEDO, J. V.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiology of C3 and C4 plants in terms of responses to extreme soil temperatures. **Theoretical Experimental Plant Physiology**, v. 30, p. 261-274, 2018a.

NÓIA JÚNIOR, R. S.; PEZZOPANE, J. E. M.; VINCO, J. S.; XAVIER, T. M. T.; CECÍLIO, R. A.; PEZZOPANE, J. R. M. Characterization of photosynthesis and transpiration in two rubber tree clones exposed to thermal stress. **Brazilian Journal** of Botany, v. 41, p. 785-794. 2018b.

NOWAK, R. S.; ELLSWORTH, D. S.; SMITH, S. D. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ - do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions?. **New Phytology**, v. 162, n. 253-280, 2004.

OLIVEIRA, H. O.; DE CASTRO, G. L. S.; CORREA, L. O.; SILVESTRE, W. V. D.; DO NASCIMENTO, S. V.; DA SILVA VALADARES, R. B.; OLIVEIRA, G. C.; SANTOS, R. I. N.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of young *Euterpe oleracea* palms to drought. **Photosynthesis Research**, 2019. doi:10.1007/s11120-018-0597-6

OLIVEIRA, L. P.; TAVARES, G. S.; HOMMA, A. K. O.; CALZAVARA, B. B.; PEREIRA, F. J.; HITOSHI, I.; OLIVEIRA, L. P.; CASTRO, W. V.; VICENTE, A. S. C.; VIANA, F. P.; TAVARES, G. S.; FARIAS NETO, J. T.; LOBATO, P. A. **Programa de** desenvolvimento da cadeia produtiva do açaí no estado do Pará. Belém: SEDAP, 2016, 41 p.

OLIVEIRA, M S. P.; CARVALHO, J.E.U.; NASCIMENTO, W.M.O. Açaí (*Euterpe Oleracea* Mart.). Jaboticabal: FUNEP, 2000, 52p. (Série frutas nativas, 7).

OLIVEIRA, M.S.P.; FARIAS NETO, J.T. **Cultivar BRS-Pará: Açaizeiro para Produção de Frutos em Terra Firme.** Embrapa Amazônia Oriental, 2004. (Comunicado Técnico, 114:1-4).

Oliveira, P. R. B.; da Costa, C. A.; de Bem, G. F.; Cordeiro, V. S. C.; Santos, I. B.; de Carvalho, L. C. R. M.; Conceição, E. P. S.; Lisboa, P. C.; Ognibene, D. T.; Sousa, P. J. C.; Martins, G. R.; Silva, A. J. R.; Moura, R. S.; Resende, A. C. *Euterpe oleracea* Mart.-Derived Polyphenols Protect Mice from Diet-Induced Obesity and Fatty Liver by Regulating Hepatic Lipogenesis and Cholesterol Excretion. **Plos One**, v. 10, n. 12, p. 1-16, 2015. doi:10.1371/journal.pone.0143721

OLIVEIRA, P. R. B.; DA COSTA, C. A.; DE BEM, G. F.; CAVALHO, L. C. R. M; DE SOUZA, M. A. V.; DE LEMOS NETO, M.; SOUSA, P. J. C.; MOURA, R. S.; RESENDE, A. C. Effects of an Extract Obtained From Fruits of *Euterpe oleracea* Mart. in the Components of Metabolic Syndrome Induced in C57BL/6J Mice Fed a High-fat Diet. **Journal of Cardiovascular Pharmacology**, v. 56, n. 6, p. 619-626, 2010. doi:10.1097/fjc.0b013e3181f78da4

POMPELLI, M. F.; BARATA-LUÍS, R.; VITORINO, H. S.; GONÇALVES, E. R.; ROLIM, E. V.; SANTOS, M. G.; ALMEIDA-CORTEZA, J. S.; FERREIRAC, V. M.; LEMOSC, E. E.; ENDRES, L. Photosynthesis, photoprotection and antioxidant activity of purging nut under drought deficit and recovery. **Biomass and Bioenergy**, v. 34, n. 8, p. 1207-1215, 2010.

RAY, D.; DEY, S. K.; DAS, G. Significance of the Leaf Area Ratio in Hevea brasiliensis Under High Irradiance and Low Temperature Stress. **Photosynthetica**, v. 42, p. 93-97, 2004.

REDDY, A.R.; RASINENI, G.K.; RAGHAVENDRA, A.S. The impact of global elevated CO₂ concentration on photosynthesis and plant productivity. **Current Science**, v. 99, n. 1, p. 46-57, 2010.

RIEKE, J. W.; HAFERMANN, M. D.; JOHNSON, J. T.; LEVEQUE, F. G.; IWAMOTO, R.; STEIGER, B. W., MUSCOPLAT, C.; GALLAGHER, S. C. Oral pilocarpine for radiation-induced xerostomia: Integrated efficacy and safety results from two prospective randomized clinical trials. **International Journal of Radiation Oncology Biology Physics**, v. 31, n. 3, p. 661-669, 1995. doi:10.1016/0360-3016(94)00361-n

ROCHA, J. A.; VASCONCELOS, S.; SILVA, F. M. M.; MELO, A. J.; SILVA, M. F. S.; MIRANDA, J. A. L.; BENKO-ISEPPON, A. M.; ANDRADE, I. M. ISSR Primer selection for genetic variability analyses with Jaborandi (*Pilocarpus microphyllus* Stapf ex Wardlew., Rutaceae). **Forest Research**, v. 126, p. 01-05, 2014.
RUFINO, M. S. M.; PÉREZ-JIMÉNEZ, J.; ARRANZ, S.; ALVES, R. E.; DE BRITO, E. S.; OLIVEIRA, M. S. P.; SAURA-CALIXTO, F. Açaí (*Euterpe oleraceae*) "BRS Pará": A tropical fruit source of antioxidant dietary fiber and high antioxidant capacity oil. **Food Research International**, v. 44, n. 7, p. 2100-2106, 2011. doi:10.1016/j.foodres.2010.09.011

SAATCHI, S. S.; HARRIS, N. L.; BROWN, S.; LEFSKY, M.; MITCHARD, E. T. A.; SALAS, W.; et al. Benchmark map of forest carbon stocks in tropical regions across three continents. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 108, p. 9899-9904, 2011.

SANDHU, S. S.; ABREU; I. N.; COLOMBO, C. A.; MAZZAFERA, P. Pilocarpine content and molecular diversity in jaborandi. **Scientia Agricola**, v. 63, n. 5, p.478-482, 2006. http://dx.doi.org/10.1590/S0103-90162006000500010

SANTOS, C.M.A.; RIBEIRO, R.V.; MAGALHÃES FILHO, J.R.; MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, E.C. Low substrate temperature imposes higher limitation to photosynthesis of orange plants as compared to atmospheric chilling. **Photosynthetica**, v. 49, p. 546-554, 2011.

SAPETA, H.; COSTA, J. M.; LOURENCO, T.; MAROCO, J.; VAN DER LINDE, P.; OLIVEIRA, M. M. Drought stress response in Jatropha curcas: growth and physiology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 85, p. 76-84, 2013.

SEEG Brasil. 2016. "System Study Greenhouse Gas Emissions Estimates (SEEG)." http://plataforma.seeg.eco.br/total_emission (October 6, 2019).

SHANLEY, P. Frutíferas e plantas úteis na vida Amazônica. Belém: CIFOR, Imazon, 2005, 300 p.

SILVA, V. G.; SILVA, R. O.; DAMASCENO, S. R.; CARVALHO, N. S.; PRUDÊNCIO, R. S.; ARAGÃO, K. S.; GUIMARÃES, M. A.; CAMPOS, S. A. VÉRAS, L. M.; GODEJOHANN, M.; LEITE, J. R.; BARBOSA, A. L.; MEDEIROS, J. V. Antiinflammatory and antinociceptiva activity of epiisopiloturina, an imidazole alkaloid isolated from *Pilocarpus microphyllus*. **Journal of Natural Products**, v. 76, p. 1071-1077, 2013.

SILVESTRE, W. V. D., PINHEIRO, H. A., SOUZA, R. O. R. DE M., PALHETA, L. F. Morphological and physiological responses of açaí seedlings subjected to different watering regimes. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, v. 20, n. 4, p. 364-371, 2016. doi:10.1590/1807-1929/agriambi.v20n4p364-371

SILVESTRE, W. V. D.; SILVA, P. A.; PALHETA, L. F.; DE OLIVEIRA NETO, C. F.; SOUZA, R. O. R. M.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Differential tolerance to water deficit in two açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) plant materials. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 4. P. 1-10, 2017b. doi:10.1007/s11738-016-2301-9

SKORUPA, L. A. New Cromossome numbers in Pilocarpus Vahl (Rutaceae). Botânica Brasilica, v.14, n.1, p. 11-14, 2000b.

SKORUPA, L.A. Espécies de *Pilocarpus* Vahl (RUTACEAE) da Amazônia Brasileira. **Acta Amazônica**, v. 30, n. 1, p. 59-70, 2000a.

SOUZA, A. P.; GASPAR, M.; SILVA, E. A.; ULIAN, E. C.; WACLAWOSKY, A. J.; NISHIYAMA JR., M. Y.; SANTOS, R. V.; TEIXEIRA, M. M.; SOUZA, G. M.; BUCKERIDGE, M. S. Elevated CO₂ increases photosynthesis, biomass and productivity, and modifies gene expression in sugarcane. **Plant Cell Environment**, v. 31, p. 1116 - 1127, 2008.

STITT, M. "Rising CO₂ Levels and Their Potential Significance for Carbon Flow in Photosynthetic Cells." **Plant, Cell and Environment**, v. 14, n. 8, p. 741-762, 1991. doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01440.x

SUN, Q.; MIAO, C.; HANEL, M.; BORTHWICK, A. G. L.; DUAN, Q.; JI, D.; LI, H. Global heat stress on health, wildfires, and agricultural crops under different levels of climate warming. **Environment International**, v. 128, p. 125-136. 2019. doi:10.1016/j.envint.2019.04.025

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

TANG, Y.-Y.; YUAN, Y.-H.; SHU, S.; GUO, S.-R. Regulatory mechanism of NaCl stress on photosynthesis and antioxidant capacity mediated by transglutaminase in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. **Sci. Hortic**, v. 235, 294-306, 2018.

TEIXEIRA, G.A.; SILVA, J.N. A morfologia e o uso da espécie *Euterpe precatoria* Mart. Na Amazônia. **61º Congresso Nacional de Botânica**, 2010.

VALDEZ, I. H.; WOLFF, A.; ATKINSON, J. C.; MACYNSKI, A. A.; FOX, P. C. Use of pilocarpine during head and neck radiation therapy to reduce xerostomia and salivary dysfunction. **Cancer**, v. 71, n. 5, p. 1848-1851, 1993. doi:10.1002/1097-0142(19930301)71:5<1848:aid-cncr2820710522>3.0.co;2-f

VÉRAS, L. M. C.; CUNHA, V. R. R; LIMA, F. C. D. A. GUIMARÃES, M. A.; VIEIRA, M. M.; CAMPELO, Y. D. M.; SAKAI, V. Y.; LIMA, D. F.; CARVALHO JR, P. S.; ELLENA, J. A.; SILVA, P. R. P.; VASCONCELOS, L. C.; GODEJOHANN, M.; PETRILLI, H. M.; CONSTANTINO, V. R. L.; MASCARENHAS, Y. P.; LEITE, J. R. S. A. Industrial Scale Isolation, Structural and Spectroscopic Characterization of Epiisopiloturine from *Pilocarpus microphyllus* Stapf Leaves: A Promising Alkaloid against Schistosomiasis. **PLos One**. v. 8, p.1-11, 2013.

VERAS, L.M.; GUIMARÃES, M.A.; CAMPELO, Y.D.; VIEIRA, M.M.; NASCIMENTO, C.; LIMA, D. F.; VASCONCELOS, L.; NAKANO, E.; KUCKELHAUS, S.S.; BATISTA, M.C.; LEITE, J.R.; MORAES. J. Activity of Epiisopiloturine against Schistosoma mansoni. **Current Medicinal Chemistry**, v.19, p. 2051-2058, 2012. doi:10.2174/092986712800167347

VILLAR, E.; KLOPP, C.; NOIROT, C.; NOVAES, E.; KIRST, M.; PLOMION, C.; GION, J. M. RNA-Seq reveals genotype-specific molecular responses to water deficit in eucalyptus. **BMC Genom**, v. 12, n. 538, p. 1-18, 2011.

WADT, L.H.O.; RIGAMONTE-AZEVEDO, O.C.; FERREIRA, E.J.L.; CARTAXO, C.B. C. Manejo de açaí solteiro (*Euterpe precatoria* Mart.) para produção de frutos. **Embrapa Amazônia Oriental-Folderes /Folhetos/Cartilhas** (INFOTECA-E), 2004.

WAGNER, F.; ROSSI, V.; STAHL, C.; BONAL, D.; HERAULT, B. Water availability is the main climate driver of neotropical tree growth. **Plos One**, v. 7, n. 4, 2012. doi:10.1371/journal.pone.0034074.

WALTER, L.C.; STRECK, N.A.; ROSA, H. T.; KRÜGER, C.A.M.B. Mudanças climáticas e seus efeitos na cultura do arroz. **Ciência Rural**, v. 40, n.11, p. 2411-2418, 2010.

WEBBER, A.N.; NIE, G.Y.; LONG, S.P. Acclimation of photosynthetic proteins to rising atmospheric CO₂. **Photosynthesis Research**, v. 39, n. 413-425, 1994.

WILKINSON, S.; DAVIES, W. J. ABA-based chemical signalling: the co-ordination of responses to stress in plants. **Plant, cell & environment**, v. 25, n. 2, p. 195-210, 2002.

WOODROW, I. E.; BERRY, J. A. Enzymatic regulation of photosynthetic CO₂, fixation in C3 plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 39, n. 1, p. 533-594, 1988.

WYNN, R. L. Oral pilocarpine (Salagen): A recently approved salivary stimulant. **General Dentistry**, v. 44, n. 1, p. 29-30, 1996.

YAMAGUCHI, K.K.L.; PEREIRA, L.F.R.; LAMARÃO, C.V.; LIMA, E.S. Amazon acai: Chemistry and biological activities: **A review. Food Chemistry**., v. 179, p. 137-151, 2015.

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, 2013. doi:10.1007/s11120-013-9874-6

CAPITULO I

Ecofisiologia de mudas de *Pilocarpus microphyllus* submetidas a diferentes regimes térmicos, hídrico e de demanda atmosférica

Resumo: O jaborandi é uma fonte natural de alcaloides utilizados para doenças importantes, tornando-o relevante para as indústrias farmacêuticas. No entanto, a falta de informações sobre as respostas ecofisiológicas em diferentes condições climáticas é a principal limitação para sua expansão no Brasil. Assim, o objetivo deste estudo foi investigar o efeito de diferentes condições ambientais na ecofisiologia de mudas de jaborandi, combinando diversas faixas de temperatura média do ar (T), déficit de pressão de vapor (DPV) e disponibilidade hídrica no substrato. Para isso, as mudas de jaborandi foram conduzidas em quatro ambientes, caracterizados como: frio e úmido (Tméd = 21.1 °C, DPVméd = 0.31 kPa); quente e úmido (Tméd 26.8 °C, DPVméd 0.34 kPa); quente e seco (Tméd 26.3 °C, DPVméd 1.09 kPa); e, frio e seco (Tméd 20.8 °C, DPVméd 0.84 kPa). Foram avaliadas variáveis de crescimento, parâmetros hídrico e de fluorescência, e atividade enzimática. Os resultados revelaram que as mudas reduziram seu crescimento quando submetidas à condição de restrição hídrica em todos os ambientes testados, resultando em uma menor produção de massa seca total, principalmente devido à redução do sistema radicular. Na condição sem restrição hídrica, as mudas de jaborandi apresentaram maior crescimento quando conduzidas em ambientes mais quentes, independentemente do DPV. Sob condições de baixa temperatura, houve redução no rendimento quântico, aumento da fluorescência mínima e atividade enzimática, o que indica danos ao fotossistema II, limitando processos fisiológicos e reduzindo o crescimento. O maior acúmulo de massa seca nas mudas de jaborandi foi obtido quando submetidas a condições de altas temperaturas, indicando que as regiões que apresentam essas condições são mais adequadas para o plantio da cultura.

Palavras-chave: Floresta amazônica, jaborandi, ambiente, estresse oxidativo, estresse térmico e hídrico.

Abstract: The jaborandi is a natural source of alkaloids used in the treatment of important diseases and therefore relevant for the pharmaceutical industry. However, the lack of information on the jaborandi ecophysiological responses under different climatic conditions is the major limitation for its expansion in Brazil. Thus, we investigated the effects of different environmental conditions on the ecophysiology of jaborandi seedlings, combining several ranges of mean air temperature (T), vapor pressure deficit (VPD) and substrate water availability. For this, jaborandi seedlings were cultivated in four different environments: cold and wet (Tavg = 21.1°C, VPDavg = 0.31 kPa), hot and humid (Tavg 26.8°C, VPDavg 0.34 kPa), hot and dry (Tavg 26.3°C, VPDavg 1.09 kPa) and cold and dry (Tavg 20.8°C, VPDavg 0.84 kPa). Growth variables, water and fluorescence parameters and enzymatic activity were evaluated. Our results revealed that the seedlings reduced their growth when subjected to water restriction in all tested environments, resulting in a lower total dry mass production, mainly due to the reduction of the root system. In the absence of water restriction, jaborandi seedlings showed higher growth when cultivated in warmer environments, regardless of the VPD. Under low temperature conditions, there was a reduction in quantum yield, an increased minimum fluorescence and a higher enzymatic activity, indicating damage to photosystem II, limiting physiological processes and reducing growth. The highest dry mass accumulation was obtained when the seedlings were submitted to high temperatures, indicating that the regions that present such conditions are the most suitable for jaborandi cultivation.

Keywords: Amazon forest, jaborandi, environments, oxidative stress, thermal and water stress.

1. Introdução

A Amazônia é a maior floresta equatorial do mundo e tem grande importância no clima global. Entretanto, o desmatamento na Amazônia já atingiu 1 milhão de km² e tem essa mesma porção em processo de degradação; entre 2011 e 2015 a média de desmatamento foi de 6000 km² (CHEN et al., 2015) e segue em escala crescente, no período de agosto de 2018 a julho de 2019 apresentou uma média de 9.762 km², um aumento de 29,54% em relação ao ano anterior (INPE, 2019), caracterizando-se como o problema ambiental mais persistente na Amazônia brasileira (ALVES et al., 1999). Tal prática promove a alteração no microclima da floresta (ALVES et al., 1999), expondo as espécies vegetais a condições climáticas adversas, com consequente aumento dos riscos de extinção. Um exemplo é o que vem ocorrendo com a espécie medicinal *Pilocarpus microphyllus* (jaborandi) citada entre as principais espécies ameaçadas em extinção no Brasil (IBAMA, 2008; ROCHA et al., 2014).

O jaborandi é a única fonte natural de pilocarpina e uma das principais de epiisopiloturina (CNCFLORA, 2012), alcalóides utilizados nos tratamentos de importantes doenças como glaucoma, xerostomia (AGBAN et al., 2016; GIL-MONTOYA, 2016), esquistossomose (VÉRAS et al., 2012), entre outras, como apresentado por Silva et al. (2013). A importância destes compostos associada a ausência de respectivas alternativas de produção sintética, tornam o jaborandi uma espécie de grande relevância para as indústrias farmacêuticas (ABREU et al., 2007; VÉRAS et al., 2013). A exportação brasileira de pilocarpina, por exemplo, superou o valor de US\$ 3,3 milhões só no primeiro semestre de 2019 (ABIQUIFI, 2019), despertando o interesse de produtores rurais, empresas, governo e instituições de pesquisas que buscam, inclusive, a viabilização da expansão do cultivo da espécie, como é o caso dos estados do Piauí, Maranhão (LIMA et al., 2017).

A possibilidade de expansão de cultivo para outras áreas é citada por Caldeira et al. (2017) como importante alternativa para minimizar os riscos de extinção da espécie, além de contribuir como um adicional de renda na agricultura familiar. Contudo, a falta de informações sobre as respostas ecofisiológicas do jaborandi sob diferentes condições climáticas é o maior limitante para a expansão do cultivo. Assim, estudos sobre o comportamento ecofisiológico da espécie em diferentes ambientes são importantes para que sejam indicadas áreas aptas ao cultivo de jaborandi. O sucesso da expansão do cultivo do jaborandi depende, principalmente, do entendimento de como a espécie responde a diferentes intervalos de temperatura e déficit de pressão de vapor (DPV), que caracterizam a demanda atmosférica. As respostas das plantas a estas variáveis são complexas e envolvem diversos processos bioquímicos e fisiológicos.

A temperatura atua sobre os processos regulatórios da membrana celular e ajustes enzimáticos (RAY et al., 2004). Sob condições de altas temperaturas ocorre aumento do processo de respiração e redução na eficiência fotossintética das espécies vegetais (YAMORI et al., 2014; NOIA JUNIOR et al., 2018a), além de alterar a condutância estomática e a difusão do mesófilo, podendo causar até abscisão foliar (HIKOSAKA et al., 2006; TAIZ; ZEIGER, 2013). Por sua vez, temperaturas baixas reduzem a taxa fotossintética devido a menor condutância estomática, resultante de limitações difusivas e metabólicas (SANTOS et al., 2011; NÓIA JÚNIOR et al., 2018b).

A regulação da condutância estomática é uma das primeiras respostas das plantas a alterações do DPV (MARENCO et al., 2014). Em ambientes com alto DPV o gradiente de difusão que move a perda de água é maior do que o gradiente que promove a absorção de CO₂ (TAIZ; ZEIGER, 2013). Assim, é extremamente importante o controle estomático nestas condições para reduzir a perda excessiva de água pela transpiração. Desta forma, em respostas ao alto DPV ocorre a redução da turgescência das células e os estômatos se fecham (CHAVES et al., 2009). Por outro lado, a diferença entre a umidade relativa da atmosfera e a do interior do estômato, impulsionam a transpiração, assim, quando o DPV é alto ocorre o fechamento estomático, diminuindo a transpiração, e consequentemente o crescimento vegetativo será menor (ALMEIDA, 2003).

Plantas sob condição limitada de disponibilidade hídrica apresentam redução da condutância estomática, visando o controle da transpiração e manutenção de seu potencial hídrico (GUO et al., 2010; NÓIA JUNIOR et al., 2019). Contudo, sob condições de estresse hídrico severo ocorre a produção de espécies reativas de oxigênio (EROs) (TANG et al., 2018), ocasionando danos em algumas organelas, como cloroplastos, mitocôndrias e peroxissoma (MENG et al., 2014). Por conseguinte, ocorre a redução do crescimento celular (CHAVES et al., 2009) e crescimento vegetativo (VILLAR et al., 2011).

Desta forma, considera-se que entender as respostas fisiológicas do jaborandi a diferentes ambientes proporcionará vantagens como, a disponibilização de informações para dar suporte ao processo de expansão do cultivo, maior produtividade e conservação da espécie. Assim, temos as hipóteses que: (i) o efeito conjunto de baixa temperatura, restrição hídrica e alto DPV resulta em menor crescimento de plantas, em função de danos causados ao fotossistema II e danos oxidativos e (ii) com DPV alto ocorrerá maior produção de EROs, causando um desequilíbrio entre produção e remoção das EROs, limitando a crescimento vegetativo. Com isso, buscou-se avaliar o efeito de diferentes condições ambientais na ecofisologia de mudas de jaborandi, combinando diferentes faixas de temperaturas do ar, DPV e disponibilidade hídrica para a planta.

2. Material e métodos

2.1. Local do estudo, material vegetal e condições experimentais

O estudo foi realizado em casa de vegetação (Van der Hoeven®) com controle automatizado do ambiente (Figura 1), na área experimental do Laboratório de Meteorologia e Ecofisiologia Florestal pertencente à Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), situada no município de Jerônimo Monteiro, com latitude 20°47'25" S, longitude 41°23'48" W, e altitude de 120 m.

Figura 1. Casa de vegetação (A) e painel de controle das variáveis climáticas (B) da casa de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

O controle de temperatura do ar das casas de vegetação foi composto por um sistema de resfriamento evaporativo (pad cooling), ares-condicionados e aquecedores (Figura 2) que foram acionados por controladores de temperatura (Full Gauge®, MT-543Ri plus). A umidade relativa do ar das casas de vegetação foi controlada por meio de controladores de umidade (Full Gauge®, AHC-80 plus) que baseia-se na psicrometria (diferença entre bulbo seco e bulbo úmido) para medir a

umidade relativa do ar, além de um sistema de nebulização de bicos tipo fogger (nevoeiro).

A programação da variação da temperatura e da umidade relativa do ar dos sistemas de controle foi controlada e mantida através da utilização do software Sistrad®. Para manter as condições ambientais desejadas em cada casa de vegetação do estudo, o sistema de controle da temperatura era alterado a cada 30 minutos no período diurno e a cada uma hora no período noturno, já para a umidade desejada foi programada um valor fixo de acordo com o tratamento de cada ambiente.

Figura 2. Sistema de resfriamento evaporativo (A e B), ar condicionado (C) e aquecedor (D) da casa de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

O material vegetal estudado foi mudas de *Pilocarpus microphyllus*, acesso Merck, com idade média de seis meses (média de altura e diâmetro de 7,3 cm e 1,4 mm, respectivamente), foram conduzidas em vasos brancos, com capacidade de 12 litros e dimensões 25 x 30 x 22 cm e preenchidos com 9,5 L de substrato comercial (bioplant) (Figura 3A), adicionando-se 4,74 g/L de adubo de liberação controlada (liberação controlada em nove meses), com os seguintes elementos nutricionais: nitrogênio 16%, fósforo 8%, potássio 12%, magnésio 2%, enxofre 5%, ferro 0,4%, boro 0,02%, zinco 0,02%, cobre 0,05%, manganês 0,06% e molibdênio 0,015%.

Os vasos com as mudas de jaborandi foram dispostos dentro de cada casa de vegetação em bancadas de metal com dimensões 3 metros de altura, 1,20 metros de largura e altura de 1,0 metro (Figura 3B).

As casas de vegetação por serem automatizadas (temperatura e umidade do ar), permitiram simular diferentes microclimas, assim foram definidos quatro ambientes diferentes através da combinação das diferentes características microclimáticas: C=cold; H=humid; W= warm e D=dry, sendo cada ambiente reproduzido por uma casa de vegetação, onde CH é o ambiente com baixa temperatura e alta umidade relativa do ar; WH com alta temperatura e alta umidade relativa do ar; WD com alta temperatura e baixa umidade relativa do ar (Figura 4).

Figura 3. Mudas de *Pilocarpus microphyllus* (A) e disposição dos vasos dentro de cada casa de vegetação (B) pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

As casas de vegetação por serem automatizadas (temperatura e umidade do ar), permitiram simular diferentes microclimas, assim foram definidos quatro ambientes diferentes através da combinação das diferentes características microclimáticas: C=cold; H=humid; W= warm e D=dry, sendo cada ambiente reproduzido por uma casa de vegetação, onde CH é o ambiente com baixa temperatura e alta umidade relativa do ar; WH com alta temperatura e alta umidade relativa do ar; WD com alta temperatura e baixa umidade relativa do ar e CD com baixa temperatura e baixa umidade relativa do ar (Figura 4).

Para avaliar a tolerância das mudas ao estresse hídrico dentro dos diferentes ambientes, foram definidos dois níveis de irrigação: mudas irrigadas (consideradas

como controle: não estressada) e estressadas (45% da capacidade máxima de retenção de água do substrato: estressada).

O estudo ocorreu por um período de 270 dias, conduzido em delineamento inteiramente casualizado dentro de cada ambiente (CH, WH, WD, CD) reproduzidos separadamente por uma casa de vegetação e contendo os dois níveis de disponibilidade hídrica, totalizando seis tratamentos, com quatro repetições cada.

A caracterização do microclima foi realizada por meio do uso de estações meteorológicas automáticas instaladas no interior das casas de vegetação. As estações foram compostas por sensores de temperatura e umidade relativa do ar modelo CS500 (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA). Os dados foram armazenados em um *datalogger modelo* CR-10x (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) cujas leituras de dados foram realizadas a cada dez segundos e o armazenamento dos valores médios a cada cinco minutos.





Fonte: a autora.

Os dados de déficit de pressão de vapor do ar (DPV) foram obtidos a partir do cálculo da pressão de saturação de vapor de água (*es*) e pressão parcial de vapor (*ea*) (Pereira et al., 2002), sendo o DPV obtido pela diferença entre *es* e *ea*. A caracterização do microclima foi realizada durante todo o período experimental (Tabela 1).

A definição da máxima capacidade de retenção de água do substrato (MCRA) foi caracterizado da seguinte forma: coletou-se uma amostra de substrato antes de adicionar aos vasos (amostra controle). A amostra controle foi saturada com água e após a livre drenagem foi pesada. Após a pesagem, a amostra controle foi levada

para estufa de circulação forçada com temperatura a 105 °C por 24 horas, para caracterização de seu peso seco. Posteriormente foi calculado o valor da MCRA através da equação abaixo.

MCRA = Pvs - Pv - [(Psv x Pas)/Pa]

Equação I.

Onde, Pvs é o peso do vaso com substrato saturado (g); Pv é o peso do vaso vazio (g); Psv é o peso do substrato inserido no vaso (g); Pas é o peso da amostra controle seca (g); Pa é o peso da amostra controle saturada (g).

Foi determinado a MCRA de todos os vasos usados no experimento através da equação I, utilizando o Pvs de cada vaso. Posteriormente realizou-se o transplantio das mudas para os vasos. Após o transplantio as mudas foram mantidas por 15 dias em condições semelhantes ao ambiente natural da espécie (WH) e então foram distribuídas aleatoriamente para os ambientes (CH, WH, WD e CD).

Tabela 1. Caracterização microclimática dos ambientes. T: temperatura do ar, UR: umidade relativa do ar; e DPV: déficit de pressão de vapor do ar (mínimas, médias e máximas) em casas de vegetação climatizadas, no período de 18 de julho de 2017 a 26 de abril de 2018.

Varióvais alimáticas	CH	WH	WD	CD
	Temperatura do ar (°C)			
T _{mín}	15,5	21,3	20,7	15,0
T _{med}	21,1	26,8	26,3	20,8
T _{máx}	29,5	34,7	34,0	30,0
	Umidade relativa do ar (%)			
UR _{mín}	70,5	70,7	39,8	42,4
UR _{med}	88,4	91,0	65,7	65,0
UR _{máx}	98,1	99,9	83,9	77,4
	Déficit de pressão de vapor do ar (kPa)			
DPVmín	0,03	0,00	0,33	0,35
DPV _{méd}	0,31	0,34	1,09	0,84
DPV _{máx}	0,97	1,27	2,49	2,00

Durante a condução do experimento o controle da irrigação foi realizado por meio do método gravimétrico, ou seja, pesagem diária das unidades experimentais, considerando a massa seca do substrato e de água (FREIRE et al., 1980), realizando a reposição da água perdida por evapotranspiração. Diariamente o conteúdo de água do substrato foi avaliado para medir a capacidade de retenção de água (CRA) testada como tratamento, mudas irrigadas (não estressada) e mudas estressadas (45% da CRA), quando necessário realizava-se a irrigação para voltar o substrato para 100% de sua máxima capacidade de retenção de água. Todas as variáveis respostas de crescimento e parâmetros fisiológicos foram avaliadas ao final do período experimental. Ressalta-se que ao final do período experimental as mudas estressadas encontravam-se exatamente com 45% da CRA.

2.2. Avaliação do crescimento

As variáveis de crescimento analisadas ao final do experimento foram: altura, medida com o auxílio de uma régua milimetrada; diâmetro do colo, medido com o auxílio de um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm; área foliar total (AF), mensurada por meio de um integrador de área foliar modelo LI-3100 (Li-Cor Inc, Lincoln, Nebraska, USA); massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca da raiz (MSR). As mudas foram seccionadas em parte aérea (folhas e caule) e raízes, sendo as raízes foram lavadas para remoção do substrato com auxílio de peneira de malha fina para reduzir as perdas de raízes. Posteriormente o material de parte aérea e raízes foram acondicionadas separadamente em sacos de papel e levadas para estufa de circulação de ar forçado a 65 °C até obtenção peso constante. A massa seca total (MST) foi quantificada pelo somatório dos valores de MSPA e MSR.

2.3. Parâmetros hídrico e de fluorescência

O Crop Water Stress Index (CWSI) foi calculado de acordo com Jones (1999), como segue:

$$CWSI = \frac{(T \text{ leaf}-T \text{ wet})}{(T \text{ dry}-T \text{ wet})}$$
Equação II.

Onde, Tleaf é a temperatura média da folha em condição ambiente; Twet temperatura de uma folha saturada, pulverizada com água cinco minutos antes da leitura da temperatura; e Tdry a temperatura de uma folha sob condições não transpirante, revestidas com vaselina para fechamento estomático.

As imagens térmicas foram obtidas utilizando uma câmera termográfica modelo FLIR T430sc (FLIR Systems, Wilsonville, OR, EUA), com resolução de 320 × 240 pixels, às 10:00 horas e às 12:00 horas horário local. A distância entre a câmera e as plantas foi ajustada em 0,4 m e emissividade utilizado de 0,96. As imagens foram processadas através do *software* FLIR tools, realizando-se dez amostragens pontuais em cada folha para obtenção da média da temperatura nos respectivos tratamentos.

Os parâmetros de fluorescência da clorofila medidos foram o rendimento quântico (Fv/Fm) e fluorescência inicial (F₀), com o auxílio do FluorPen modelo FP 100 (Photon Systems Instruments, Brno, República Checa). As medidas foram

realizadas em folhas do terço médio superior, sadias, completamente expandidas, adaptadas ao escuro por 30 minutos e pulso saturante de luz 1,500 µmol m⁻² s⁻¹. Os dados foram coletados em dois horários: 04:00 horas e às 12:00 horas (horário local).

2.4. Determinação da atividade enzimática

Para as análises de enzimas, ao final do experimento foram retiradas amostras de folhas totalmente expandidas do terço superior da planta (entre 10:30 e 11:30 horas, horário local). Os extratos enzimáticos brutos foram obtidos seguindo a metodologia adaptada de Peixoto et al. (1999), caracterizada pela maceração de 0,3 g de amostra foliar em nitrogênio líquido e adicionando 2 mL de solução, composta por tampão de fosfato de potássio de concentração 0,1 M (pH 6,8), ácido etilenodiaminotetracético (0,1 mM), fluoreto de fenilmetilsufônico (1 mM) e polivinilpolipirrolidona (1%).

A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6.) foi determinada conforme metodologia de Havir e Mchale (1987). A mistura de reação (2,9 mL) constituiu de tampão de fosfato de potássio a 50 mM (pH 7,0) e peróxido de hidrogênio a 12,5 mM. A reação foi iniciada a partir da adição de 100 µL do extrato enzimático. A reação do extrato foi avaliada em espectrofotômetro UV-Visivel modelo Multiskan Go (Thermo Scientific, Multiskan GO, Finlândia) à 25 °C em absorbância no comprimento de onda 240 nm em dois tempos, nos segundos iniciais e no primeiro minuto da reação. A atividade da CAT foi quantificada com base no coeficiente de extinção molar do peróxido de hidrogênio (36 mM⁻¹ cm⁻¹), conforme Anderson et al. (1995).

A atividade da peroxidase do ascorbato (APX, EC 1.11.1.11) foi determinada conforme metodologia de Nakano e Asada (1981) com adaptação de Koshiba (1993). A mistura de reação para a APX (2,9 mL) foi composta por solução tampão de fosfato de potássio a 50 nM (pH 6,0), ácido ascórbico em concentração de 0,8 mM e peróxido de hidrogênio a 1 mM. A reação se iniciou com a adição de uma alíquota de 100 μL do extrato enzimático. A leitura foi realizada em espectrofotômetro a 290 nm e 25 °C no início e após um minuto de reação. A atividade da APX foi determinada com base no coeficiente de extinção molar de 2,8 mM⁻¹ cm⁻¹.

A atividade da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1) foi determinada conforme metodologia de Del Longo et al. (1993), com mistura de reação (2,97 mL) composto por tampão de fosfato de potássio a 50 nM (pH 7,8), metionina a 13 mM, azul de p-nitro tetrazólio a 75 µM, ácido etilenodiaminotetracético 0,1 mM e riboflavina a 2 µM. A reação foi iniciada com a adição de 30µL do extrato enzimático bruto. Posteriormente, foi realizada a leitura no espectrofotômetro com absorbância de 560 nm e conferida à atividade do composto formazana azul produzido pela reação de fotorredução do azul de p-nitro tetrazólio (GIANNOPOLOTIS; RIES, 1977). A atividade unitária da SOD foi definida como o conteúdo de enzima capaz de inibir 50% da reação de fotorredução do azul de p-nitro tetrazólio (Beauchamp: Fridovich, 1971).

2.5. Delineamento experimental e análises estatísticas

Todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) conjunta (levando em consideração os efeitos fixos: ambientes e disponibilidade hídrica) e médias comparadas pelo teste de Tukey (p≤0,05) para avaliar a interação entre ambientes e níveis de disponibilidade hídrica. A normalidade e a homogeneidade dos dados (p≤0,05) foram analisados pelos testes de Shapiro e Wilk, (1965) e de F máximo proposto por Hartley (1950). A análise conjunta foi realizada em função da não repetição de cada ambiente. Posteriormente, a fim de obter uma avaliação integrada dos efeitos dos ambientes e do estresse hídrico nas mudas estudadas, fez-se uma análise canônica dos dados. Foram plotados gráficos da interação entre os tratamentos quando significativos e quando não significativo foi plotado gráfico comparando ambientes.

3. Resultados

3.1. Crescimento das mudas

Os diferentes regimes de temperatura e hídricos afetaram o crescimento das mudas de jaborandi. As diferentes condições de temperatura e hídricas afetaram significativamente o crescimento em altura e a área foliar do jaborandi (p≤0,001, Figura 5). As altas temperaturas (WH e WD) influenciaram positivamente o crescimento em altura das mudas de jaborandi (Figura 5A). As mudas conduzidas nos ambientes WH e WD apresentaram crescimento em altura cerca de 44% maior

do que aquelas conduzidas nos ambientes caracterizados por baixas temperaturas (CH e CD). O baixo DPV aliada às temperaturas mais altas (WH) favoreceram a expansão da área foliar das mudas (Figura 5C).

Em relação à disponibilidade hídrica, as respostas das mudas para as variáveis altura e área foliar aos dois tratamentos adotados foram significativamente diferentes (p<0,001). As mudas de jaborandi não estressadas (dados não mostrados) obtiveram crescimento maior do que as mudas estressadas, apresentando 45 e 51% em altura e área foliar, respectivamente.

O crescimento em diâmetro respondeu positivamente às altas temperaturas (p<0,001, Figura 5B). Nestes ambientes (WH e WD) o aumento no diâmetro foi de 36% e 31%, nos tratamentos mudas não estressadas e estressadas, respectivamente. O estresse hídrico afetou negativamente (p<0,001) o diâmetro em todos os ambientes estudados. Contudo, nota-se que o estresse hídrico, tem impacto negativo maior no ambiente quente e DPV baixo (WH).

Figura 5. Altura (A), diâmetro (B) e área foliar (C) de mudas de jaborandi submetidas a diferentes regimes térmicos e de disponibilidade hídrica. Ambientes (CH, frio e úmido; WH, quente e úmido; WD, quente e seco; e CD, frio e seco), disponibilidade hídrica (mudas não estressadas e estressadas). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Para o diâmetro (B) letras maiúsculas comparam a diferença estatística por ambientes (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica dentro de cada ambiente. Os dados são médias ± desvio padrão.



As mudas expostas aos ambientes de temperaturas mais altas (WH e WD) apresentaram maior acúmulo de massa seca total nas mudas em condições sem estresse hídrico (p<0,001, Figura 6A). Os resultados também mostram que os diferentes valores de déficit de pressão de vapor (DPV) aplicados na condição sem estresse hídrico não afetaram o acúmulo massa seca total dentro da mesma faixa de temperatura, embora tenham afetado o crescimento do sistema radicular. Por outro lado, sob estresse hídrico, as mudas de jaborandi apresentaram maior crescimento radicular no ambiente quente e com DPV alto (WD), e o menor acúmulo de massa seca foi obtido no ambiente frio e com DPV alto (CD), nestas condições o acúmulo de massa seca total foi reduzido em 73%.

As mudas de jaborandi apresentaram maior massa seca de parte aérea nos ambientes WH e WD (Figura 6B), não havendo diferença significativa (p<0,001) entre esses ambientes. A produção de massa seca da parte aérea em WH e WD foi, em média, 57% superior ao ambiente frio e com DPV alto (CD). Em todos os ambientes, a massa seca da parte aérea foi negativamente afetada pela limitação hídrica (p<0,001).

Figura 6. Massa seca total (A), massa seca da parte aérea (B) e massa seca de raízes (C) de mudas de jaborandi submetidas a diferentes regimes térmicos e de disponibilidade hídrica. Ambientes (CH, frio e úmido; WH, quente e úmido; WD, quente e seco; e CD, frio e seco), disponibilidade hídrica (mudas não estressadas e estressadas). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, $p \le 0.05$). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por ambientes (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e letras minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica dentro de cada ambiente. Os dados são médias \pm desvio padrão.



Os resultados indicam que o efeito associado do baixo (DPV) e baixas temperaturas (CH) foi limitante para o crescimento em massa seca do sistema radicular (p<0,001, Figura 6C). Contudo, nota-se que não houve diferenças em

crescimento de raízes entre os ambientes quando as mudas cresceram em condição de limitação hídrica (p<0,001).

3.2. Crop Water Stress Index (CWSI)

O efeito dos diferentes ambientes e disponibilidade hídrica sobre as mudas de jaborandi pode ser observado através do CWSI (Figura 7), sendo às 12:00 horas o horário o mais estressante, como indicado pelos maiores valores de CWSI. O CWSI se diferenciou estatisticamente entre os ambientes estudados (p<0,001). Os maiores valores de CWSI, para ambas condições de disponibilidade hídrica, foram obtidas nos ambientes com DPV alto (WD e CD, às 12:00 horas). Para mudas conduzidas em WD e CD (12:00 horas), por exemplo, apresentaram valores de CWSI 22% e 26% maior que as de WH para mudas sob condições não estressada e sob estresse hídrico, respectivamente.

Figura 7. Crop water stress index (CWSI) medido às 10:00 horas e às 12:00 horas em folhas de jaborandi submetidas a diferentes condições ambientais. Ambientes (CH, frio e úmido; WH, quente e úmido; WD, quente e seco; e CD, frio e seco), disponibilidade hídrica (mudas não estressadas e estressadas). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por ambientes (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica dentro de cada ambiente. Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

Os níveis de disponibilidade hídrica analisados através do CWSI apresentaram um efeito significativo (p<0,001) sobre as mudas de jaborandi em ambos os horários analisados (Figura 7). Dentro de cada ambiente, houve aumento significativo do CWSI para as mudas que cresceram sob estresse hídrico. Contudo, o efeito mais estressante promovido pelo estresse hídrico ocorreu nas mudas conduzidas nos ambientes caracterizados como frios (CH e CD) em ambos os horários estudados e em WD às 12:00 horas.

3.3. Parâmetros da florescência da clorofila

Os parâmetros de fluorescência da clorofila, apresentados na forma de rendimento quântico (Fv/Fm), foram influenciados tanto pelas condições ambientais quanto pelos níveis de disponibilidade hídrica (p<0,05, Figura 8). Os resultados foram semelhantes para todos os ambientes quando as mudas cresceram sob condição de não estresse hídrico às 04:00 horas (antemanhã). Por outro lado, quando houve estresse hídrico, nota-se que as mudas expostas a baixas temperaturas e alto DPV (CD) não recuperaram dos danos causados pelo ambiente ao fotossistema II.

Ao meio dia (12:00 horas) o Fv/Fm apresentou resultados similares nos ambientes com altas temperaturas (WH e WD). Nestes ambientes, o valor de Fv/Fm foi superior em 30% aos obtidos no ambiente frio e com alto DPV (CD). Para a disponibilidade hídrica, também ocorreu diferença significativa (p<0,05) e o estresse hídrico penalizou o Fv/Fm.

Figura 8. Rendimento quântico (Fv/Fm) às 4:00 horas e às 12:00 horas em folhas de jaborandi submetidas a diferentes condições ambientais. Ambientes (CH, frio e úmido; WH, quente e úmido; WD, quente e seco; e CD, frio e seco), disponibilidade hídrica (mudas não estressadas e estressadas). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Para o Fv/Fm (04:00) letras maiúsculas comparam a diferença estatística por ambientes (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica dentro de cada ambiente. Os dados são médias ± desvio padrão.



Quanto aos resultados para fluorescência mínima (F₀), nota-se que, a maior limitação da eficiência na recuperação da fluorescência ocorreu no ambiente frio e com DPV alto (CD) às 4:00 horas (p<0,001, Figura 9). O F₀ também foi penalizado pela disponibilidade hídrica (p<0,001), mudas sob condições de estresse hídrico obtiveram menor eficiência (12%) na recuperação da fluorescência.

Ao meio dia (12:00 horas), nota-se que as mudas expostas aos ambientes secos (WD e CD), apresentaram menor eficiência de recuperação da fluorescência (Figura 9), evidenciando o efeito do alto DPV nos processos fisiológicos das mudas. No mesmo horário, mudas expostas às condições quente e com alto DPV do ambiente WD foram as que apresentaram a menor eficiência na recuperação da fluorescência.

Figura 9. Fluorescência mínima (F₀) às 4:00 horas e às 12:00 horas em folhas de jaborandi submetidas a diferentes condições ambientais. Ambientes (CH, frio e úmido; WH, quente e úmido; WD, quente e seco; e CD, frio e seco), disponibilidade hídrica (mudas não estressadas e estressadas). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

3.4. Determinação da atividade enzimática

Os diferentes ambientes e os diferentes níveis de disponibilidade hídrica também afetaram a atividade enzimática das mudas de jaborandi. Os resultados revelam que as enzimas Catalase (CAT) e Peroxidase do ascorbato (APX) tiveram produção afetada pelo ambiente e disponibilidade hídrica (p<0,001, Figura 10A e B). Comparando os ambientes estudados, nota-se que no WH ocorreu a menor atividade da CAT e APX, tanto para mudas sem estresse hídrico como para as mudas sob estresse hídrico.

Dentro de cada ambiente a disponibilidade hídrica influenciou na atividade enzimática da CAT e APX. No ambiente caracterizado como frio e com baixo DPV (CH) ocorreu a maior atividade da CAT (Figura 10A) e no ambiente caracterizado como quente e com alto DPV (WD) maior atividade da APX (Figura 10B). Além disso, nota-se também o efeito do estresse hídrico mais intenso sobre o WH (CAT e APX), visto que mudas sob estresse hídrico a atividade da CAT e da APX foram 80% maior que as mudas sem estresse hídrico.

A produção da enzima antioxidante superóxido dismutase (SOD) se diferenciou estatisticamente nos diferentes ambientes (p<0,001, Figura 10C). A produção desta enzima foi menor no ambiente quente e com baixo DPV (WH), semelhante ao clima da região de origem da espécie. Para os tratamentos de disponibilidade hídrica, o estresse hídrico contribuiu significativamente (p<0,002) para a produção de SOD, mudas estressadas aumentaram a produção de SOD em 22% em relação as mudas sem estresse hídrico.

Figura 10. Efeitos da atividade de enzimas antioxidantes, Catalase (A, CAT), Peroxidase do ascorbato (B, APX) e superóxido dismutase (C, SOD) em folhas de jaborandi submetidas a diferentes condições ambientais. Ambientes (CH, frio e úmido; WH, quente e úmido; WD, quente e seco; e CD, frio e seco), disponibilidade hídrica (mudas não estressadas e estressadas). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0.05). Para CAT e APX (A e B) letras maiúsculas comparam a diferença estatística por ambientes (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica dentro de cada ambiente. Os dados são médias ± desvio padrão.



3.5. Efeitos do ambiente e níveis de disponibilidade hídrica no jaborandi: uma análise multivariada

A associação entre as variáveis massa seca total, área foliar, CWSI, Fv/Fm, Fo e as enzimas CAT, SOD e APX, influenciadas pelo efeito do ambiente e níveis de disponibilidade hídrica, foram exploradas em uma análise de discriminante canônica. Os resultados para as duas primeiras variáveis canônicas estão apresentados em um gráfico do tipo biplot (Figura 11). Há forte correlação positiva ente as variáveis massa seca total e Fv/Fm e entre as enzimas APX, CAT e SOD e o CWSI. O centro de cada elipse demonstra os valores médios de cada tratamento. Como não há sobreposição das elipses, isso indica que todos os tratamentos se diferenciaram estatisticamente. O tamanho de cada seta indica a sua respectiva importância para a diferenciação entre os tratamentos e a sua direção indica o seu impacto positivo ou negativo em cada tratamento.

Figura 11. Biplot das duas primeiras variáveis canônicas obtidas a partir da análise de discriminante para mudas de jaborandi crescidas em diferentes ambientes em diferentes níveis de disponibilidade hídrica. A porcentagem da variância total explicada por cada variável canônica é indicada entre parênteses. As letras que acompanham os tratamentos representam: C = controle e S = estressado.



Fonte: a autora.

Para melhorar o entendimento de como cada ambiente afetou as mudas de jaborandi de forma isolada foi construída a figura 12. Para as mudas conduzidas sem estresse hídrico, maiores valores de massa seca total, Fv/Fm e área foliar foram encontrados no ambiente quente e com baixo DPV (WH), enquanto que os ambientes com alto DPV (WD e CD) foram aqueles onde foram encontrados as maiores concentrações das enzimas CAT, SOD e APX e dos índices F₀ e CWSI,

indicando o estresse provocado pelo alto DPV. Nos tratamentos com estresse hídrico, novamente os maiores valores de área foliar e Fv/Fm foram obtidos no ambiente WH. Contudo, o maior valor de massa seca foi obtido no ambiente WD. Os menores valores de área foliar e Fv/Fm e os maiores de F₀, CWSI, SOD e CAT foram encontrados nas mudas crescidas no ambiente CD.

Figura 12. Biplot das duas primeiras variáveis canônicas obtidas a partir da análise de discriminante para mudas de jaborandi crescidas em diferentes ambientes em condições de disponibilidade hídrica não estressante (A) e sob estresse hídrico (B). A porcentagem da variância total explicada por cada variável canônica é indicada entre parênteses. As letras que acompanham os tratamentos representam: C = controle e S = estressado.



Fonte: a autora.

4. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste estudo são os primeiros a revelar como a temperatura, o DPV e disponibilidade hídrica impactam o crescimento do jaborandi, ilustrando o desafio que os produtores e pesquisadores brasileiros enfrentam no processo de expansão dessa espécie para ambientes com condições climáticas adversas, bem como em ações de redução dos riscos de extinção da espécie. A partir dos resultados deste estudo pode-se indicar padrões de resistência e susceptibilidade às condições climáticas para a espécie, o que torna esta pesquisa extremamente importante.

4.1. Respostas de mudas de jaborandi à temperatura do ar

O crescimento das mudas de jaborandi foi influenciado pelo aumento da temperatura, quanto mais altos os valores (WH e WD) maior o crescimento e a produção de massa seca das mudas (Figura 5 e 6). Temperaturas mais altas

também foram favoráveis ao crescimento, como relatado nos estudos de Ribeiro et al. (2017) com espécies da Amazônia, Xavier et al. (2017) em espécies de Mata Atlântica, e por Xavier et al. (2018) em eucalipto. Em condições de temperaturas mais baixas (CH e CD) as mudas tiveram crescimento (parte aérea e radicular) e expansão foliar reduzidos. O efeito negativo de temperaturas mais baixas em espécies da Amazônia também foi observado por Ribeiro et al. (2017), avaliando *Carapichea ipecacuanha* em condição de temperatura média igual a 22°C e Coelho et al. (2013) avaliando *Psychotria ipecacuanha* em condições de temperaturas médias inferiores a 25°C. A redução do crescimento nessas condições é uma resposta morfogênica induzida pelas temperaturas mais baixas, como indicado por diversos autores (SHIBASAKI et al., 2009; NÓIA JUNIOR et al., 2018b; CALZADILLA et al., 2016).

A temperatura também afetou o rendimento quântico e a fluorescência mínima do jaborandi. Os resultados indicam que as baixas temperaturas estudadas (CH e CD) promoveram um efeito negativo no PSII do jaborandi, sobretudo ao meio dia (Figura 8 e 9). Este resultado aceita a hipótese que a baixa temperatura reduz o fluxo de elétrons no processo fotossintético, visto que o Fv/Fm é uma medida da eficiência da cadeia de transferência de elétrons do PSII (WU et al., 2018). De acordo com Nóia Júnior et al. (2018a), a seringueira, espécie também nativa da Floresta Amazônia, reduz a condutância estomática e tem o processo de carboxilação prejudicado quando exposta a condições de baixa temperatura. Estas respostas podem estar relacionadas com o aumento da concentração de ácido absicísico (ABA) nas folhas sob condições de baixas temperaturas. Alguns autores indicam que o aumento da concentração do ABA é um sinal de defesa química e um indutor de resistência ao frio das plantas (SALES et al., 2012; GUO et al., 2014).

4.2. Respostas de mudas de jaborandi ao DPV

As mudas de jaborandi também se mostraram sensíveis aos diferentes valores de DPV. Ambientes com DPV mais alto (WD e CD), promoveram aumento no índice CWSI (Figura 7). Esse índice varia entre 0 a 1, onde 0 representa uma condição bem hidratada e 1 uma condição não transpirante, ou seja, totalmente estressante (JACKSON et al., 1981; VAZQUEZ, 2013). O indicativo limiar de estresse é de 0,7 (MATESE et al., 2018; BELLVERT et al., 2014), entretanto pode variar entre espécies. Bellvert et al. (2014), por exemplo, relata valores de CWSI para videira

entre 0,3 e 0,5 como moderadamente estressada e igual ou acima de 0,7 como estresse severo. Assim, os resultados desta pesquisa mostram, por meio do CWSI, que a limitação de água no ambiente e no substrato causou alterações nos processos de dissipação de calor e resfriamento foliar das mudas de jaborandi, levando ao aumento da temperatura foliar (Figura 7). Segundo García-Tejero et al. (2016) e Pou et al. (2014), há forte correlação entre temperatura foliar e a abertura estomática, o que indica que o fechamento estomático sob condições de alto DPV e/ou baixa disponibilidade hídrica podem ter ocasionado o aumento do CWSI. Os resultados indicam que o alto DPV intensificou o estresse hídrico em mudas de jaborandi.

4.3. Respostas de mudas de jaborandi à disponibilidade hídrica

O estresse hídrico limitou o crescimento em altura, diâmetro, área foliar e biomassa das mudas de jaborandi (Figura 5 e 6). O estresse hídrico tem um efeito inibidor sobre a taxa de crescimento de plantas (TARDIEU et al., 2011; ZLATEV; LIDON, 2012). Este efeito está relacionado a complexa interação entre a fisiologia das plantas e o estresse hídrico. Diversos autores, citam que a redução da condutância estomática e do mesofilo é a principal causa da redução das taxas fotossintéticas sob estresse hídrico (WARREN et al., 2011; CANO et al., 2014); Outros autores indicam, que a inibição da atividade da ribulose-1,5-bisphosphate-carboxylase-oxygenase (Rubisco) e a redução da capacidade de regeneração da fotossíntese (TEZARA et al., 2002; THIMMANAIK et al., 2002).

Os resultados deste estudo também demonstram que ocorreu o aumento na atividade das enzimas APX, SOD e CAT, além de um aumento de CWSI e F0 e redução da massa seca total, Fv/Fm e área foliar sob condições de estresse hídrico. O aumento da atividade destas enzimas ocorreu em função do aumento da formação de EROS, como O₂⁻, H₂O₂ e OH⁻ (LI et al., 2017). A formação de EROS afetou negativamente o funcionamento da cadeia transportadora de elétron, uma vez que, a cadeia opera em ambientes aeróbicos, como pôde ser constatado em nossos resultados, através da redução do Fv/Fm e aumento do F₀.

4.4. Respostas de mudas de jaborandi ao efeito combinado de temperatura, UR e disponibilidade hídrica

O efeito combinado da temperatura, estresse hídrico e DPV, afetou a morfologia e os processos fisiológicos das mudas de jaborandi. Ocorreram alterações no rendimento quântico (Fv/Fm) e fluorescência mínima (F₀). De acordo com Murchie e Lawson (2013) e Zha et al. (2017), o Fv/Fm varia entre 0,77 e 0,81 para a maioria das espécies de plantas em condições sadias e não estressadas. Sob condições de baixas temperaturas e alto DPV (CD) às 04:00 horas, houve uma redução do Fv/Fm em mudas de jaborandi para 0,68, indicando que as mudas ao longo da noite não recuperaram seu fotossistema II (Figura 8). Ao meio dia esse efeito foi ainda maior, uma vez que houve uma redução do Fv/Fm para 0,54 e 0,39 em CH e CD, respectivamente. Em geral, a diminuição em Fv/Fm ocorre como resultado da inativação da fotoquímica de PSII e/ou do aumento na dissipação de energia térmica de antenas de clorofila associadas a PSII (ADAMS et al., 2013). Os resultados deste estudo também indicam um aumento na fluorescência mínima (Figura 8), que pode ter ocorrido devido a um dano irreversível no PSII, indicando que a dissipação de calor ocorreu de forma descontrolada como indicado pelo aumento do CWSI (Figura 7), produzindo um excesso de excitação dentro das folhas (THWE; KASEMSAP, 2014).

Os diferentes ambientes estudados influenciaram, também, nos processos bioquímicos das mudas de jaborandi. Em condições de alto DPV e estresse hídrico, ocorreu estresse oxidativo, observado pelo aumento da atividade enzimática das enzimas antioxidantes SOD, APX e CAT (Figura 10), resultados também encontrados por Tang et al. (2018). Estes resultados aceitam a hipótese de que com a baixa UR ocorrerá maior produção de espécies reativas de oxigênio (EROs), causando um desequilíbrio entre produção e remoção das EROs, limitando a crescimento vegetativo. Essa ativação do sistema antioxidante é uma regulação fisiológica interna em resposta aos estímulos ambientais (SALAZAR-PARRA et al., 2012). Diversos estudos mostram que em condições adversas, a planta é protegida contra o efeito de EROs pelo aumento das atividades de enzimas antioxidantes (SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ et al., 2012; LI et al., 2017; HE et al., 2014). A atividade das enzimas antioxidantes SOD, APX e CAT no sistema de defesa de por exemplo,

é uma resposta adaptativa da planta à tolerância à seca (AGHAIE et al., 2018), como se pode observar pelos nossos resultados.

A SOD é uma enzima que atua na conversão do radical superóxido (O2⁻⁻) a peróxido de hidrogênio (H₂O₂) e oxigênio (O₂). O controle do (O²⁻) em estado estacionário pela SOD é o principal fator para preservar as células dos danos oxidativos. Desta forma, a SOD é considerada a primeira defesa enzimática contra o estresse oxidativo (ALI et al., 2006), fornecendo a primeira linha de defesa contra lesões causadas por EROs (KAYIHAN et al., 2012). No entanto, o sistema antioxidante trabalha em conjunto, visto que o H₂O₂ em função de sua toxidade, é dismutado em H₂O e O₂ pelas enzimas CAT e APX, a fim de diminuir os efeitos citotóxicos no vegetal (SHEHAB et al., 2010). Em nosso estudo observamos que a produção de peróxido de hidrogênio (H₂O₂) pela atividade da SOD nos ambientes de baixas temperaturas (CH e CD) foi efetivamente combatida pelo aumento da atividade da APX. O estresse hídrico promoveu um aumento nas atividades das enzimas. Soni e Abdin (2017) estudando Artemisia annua L encontraram aumento da atividade da SOD e APX em condições de estresse hídrico, resultados também encontrados por Omidi et al (2018) em L. ibérica, e Wang et al. (2019) em Prunus persicae L.

A produção de metabolitos secundários é afetada negativamente quando as plantas são submetidas a ambientes estressantes, como altas e baixas temperaturas e estresse hídrico (VARELA et al., 2016). Esses metabolitos secundários contribuem para a manutenção das atividades das plantas quando expostas ao estresse oxidativo (VARELA et al., 2016). Assim, sabendo que a pilocarpina e a epiisopiloturina fazem parte do metabolismo secundário do jaborandi e são ativadas sob condições de estresse, sugerimos novos estudos com o objetivo de avaliar a concentração desses alcalóides nas folhas de plantas conduzidas em diferentes ambientes.

5. Conclusão

Os resultados deste estudo revelaram que as mudas de jaborandi diminuíram sua massa seca total quando submetidas a condições com disponibilidade limitada de água, independentemente do ambiente. Os efeitos da limitação hídrica foram mais proeminentes na massa seca das raízes. Quando submetidas a uma condição sem limitação hídrica, as mudas de jaborandi apresentaram maior massa seca

quando conduzidas em ambientes mais quentes, independentemente do DPV. Sob baixas temperaturas, houve redução no rendimento quântico, aumento da fluorescência mínima e da atividade enzimática, o que indica danos ao fotossistema II, limitando os processos fisiológicos e reduzindo o crescimento. Este estudo é o primeiro a mostrar a sensibilidade da ecofisiologia jaborandi a diferentes condições ambientais. Além disso, os resultados apontam que regiões com altas temperaturas e sem restrição hídrica são as mais adequadas para a expansão do cultivo de jaborandi no Brasil.

6. Referências

ABIQUIFI – Associação Brasileira da Indústria Farmoquímica e de Insumos Farmacêuticos, 2019. Disponível em: <http://abiquifi.org.br/publicacoes/abiquiflashes>; Acessado em: 19.11.2019.

ABREU, I. N.; MAZZAFERA, P.; EBERLIN, M. E.; ZULLO, T. M. A.; SAWAYA, A. C. H. F. Characterization of the variation of the imidazole alkaloid profile of *Pilocarpus microphyllus*in different seasons and parts of the plant by electrospray ionization mass spectrometry fingerprinting and identification of novel alkaloid sby tandem mass spectrometry. **Rapid Communications in Mass Spectrometry**, v. 21, p. 1205–1213, 2007.

ADAMS, W. W.; MULLER, O.; COHU, C. M.; DEMMING-ADAMS, B. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause of limited plant productivity? **Photosynthesis Research**, v.117, p. 31-44, 2013.

AGBAN Y.; LIAN J.; PRABAKAR S.; SEYFODDIN A.; RUPENTHAL I. D. Nanoparticle cross-linked collagen shields for sustained delivery of pilocarpine hydrochloride. **International Journal of Pharmaceutics**, v. 501, p. 96-101, 2016.

AGHAIE, P.; HOSSEINI TAFRESHI, S. A.; EBRAHIMI, M. A.; HAERINASAB, M. Tolerance evaluation and clustering of fourteen tomato cultivars grown under mild and severe drought conditions. **Sci. Hortic**., v. 232, p. 1-12, 2018.

ALI, M. B.; YU, K. W.; HAHN, E.J.; PAEK, K. Y. Methyl jasmonate and salicylic acid elicitation induces ginsenosides accumulation, enzymatic and non-enzymatic antioxidant in suspension culture *Panax ginseng* roots in bioreactors. **Plant Cell Rep.**, v. 25, p. 613-620, 2006.

ALMEIDA, A. **Application of a process-based model for predicting and explaining growth in** *Eucalyptus* **plantations**. Tese (Doctor of Philosophy) – The Australian National University, Canberra, 2003. 232 p.

ALVES, F. S. M.; FISCH, G.; VENDRAME, I. F. Modificações de microclima e regimento hidrológico devido ao desmatamento na Amazônia: estudo de um caso em Rondônia (RO), Brasil. **Acta Amazônica**, v. 29, p. 395-409, 1999.

ANDERSON M. D.; PRASAD, T. K.; STEWART C. R. Changes in isozyme profiles of catalase, peroxidase, and glutathione reductase during acclimation to chilling in mesocotyls of maize seedlings. **Plant Physiology**, v. 109, p. 1247-1257, 1995.

BEAUCHAMP, C.; FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assay applicable to acrylamide gels. **Analytical Biochemistry**, v. 44, p. 2762-2787, 1971.

BELLVERT, J., ZARCO-TEJADA, P.J., GIRONA, J., FERERES, E. Mapping crop water stress index in a 'Pinot-noir' vineyard: comparing ground measurements with thermal remote sensing imagery from an unmanned aerial vehicle. **Precis. Agric.**, v. 15, p. 361-376, 2014.

CALDEIRA, C. F.; GIANNINI, T. C.; RAMOS, S. J.; VASCONCELOS, S.; MITRE, S. K.; PIRES, J. P. DE A.; FERREIRA, G. C.; OHASHI, S.; MOTA, J. A.; CASTILHO, A.; SIQUEIRA, J. O.; FURTINI NETO, A. E. Sustainability of Jaborandi in the eastern Brazilian Amazon. **Perspectives in Ecology and Conservation**, v. 15, p. 161-171, 2017. doi.org/101016/j.pecon2017.08.002

CALZADILLA, P. I.; SIGNORELLI, S.; ESCARAYA, F. J.; MENÉNDEZ, A. B.; MONZA, J.; RUIZ, O. A.; MAIALEA, S. J. Photosynthetic responses mediate the adaptation of two *Lotus japonicus* ecotypes to low temperature. **Plant Science**, v. 250, p. 59-68, 2016.

CANO, F. J.; LÓPEZ, R.; WARREN, C. R. Implications of the mesophyll conductance to CO2for photosynthesis and water-use efficiency during long-term water stress and recovery in two contrasting *Eucalyptus* species. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, p. 2470-2490, 2014.

CHAVES, M.M.; FLEXAS, J.; PINHEIRO, C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. **Annals of Botany**, v. 103, p. 551-560, 2009.

CHEN, G.; POWERS, R.P.; CARVALHO, L.M.T.; MORA, B. Spatiotemporal patterns of tropical deforestation and forest degradation in response to the operation of the Tucuruí hydroelectric dam in the Amazon basin. **Appl. Geogr**, v. 63, p. 1-8, 2015. doi.org/10.1016/j.apgeog.2015.06.001

CNCFLORA. 2012. *Pilocarpus microphyllus* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Pilocarpus microphyllus. Acesso em 31 março 2019.

COELHO, M. F.; TEIXEIRA, V.; RAB; ALBUQUERQUE, M. C. Propagação da poaia (*Psychotria ipecacuanha*) em diferentes substratos e posicionamento das estacas. **Horticultura Brasileira**, v. 31, p. 467-471, 2013.

DEL LONGO, O. T.; GOINZ'ZLEZ, C. A.; PASTORI, G. M.; TRIPPI, V. S. Antioxidant defenses under hyperoxygenic and hyperosmotic conditions in leaves of two lines of maize with differential to drought. **Plant Cell Physiology**, v. 37, p. 1023-1028, 1993.

FREIRE, J.C.; RIBEIRO, M.A.V.; BAHIA, V.G.; LOPES, A.S.; AQUINO, L.H. Respostas do milho cultivado em casa de vegetação a níveis de água em solos da região de Lavras (MG). **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 4, p. 5-8, 1980.

GARCÍA-TEJERO, I. F.; COSTA, J. M.; EGIPTO, R.; DURAN-ZUAZO, V. H.; LIMA, R. S. N.; LOPES, C. M.; CHAVES, M. M. Thermal data to monitor crop-water status in irrigated Mediterranean viticulture. **Agric. Water Manag**, v. 176, p. 80-90, 2016.

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I., occurrence in higher plants. **Plant Physiology, Bethesda**, v. 59, p. 309-314, 1977.

GIL-MONTOYA, J. A.; SILVESTRE, F. J.; BARRIOS, R.; SILVESTRE-RANGIL. J. Treatment of xerostomia and hyposalivation in the elderly: A systematic review. **Medicina oral, patologia oral y cirugiabucal**, v. 21, p. 355-366, 2016.

GUO, W-L.; CHEN, R-G.; DU, X-H.; ZHANG, Z.; YIN, Y-X.; GONG, Z-H.; WANG, G-Y. Reduced tolerance to abiotic stress in transgenic Arabidopsis overexpressing a *Capsicum annuum* multiprotein bridging factor 1. **BMC Plant Biology**, v. 14, p. 125-138, 2014.

GUO, X. Y.; ZHANG, X. S.; HUANG, Z. Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, p. 79-87, 2010.

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. **Plant Physiology**, v. 84, p. 450-55, 1987.

HE, Y.; YANG, J.; ZHU, B.; ZHU, Z.-J. Low root zone temperature exacerbates the ion imbalance and photosynthesis inhibition and induces antioxidant responses in tomato plants under salinity. **J. Integr. Agric.**, v. 13, p. 89-99, 2014.

HIKOSAKA, K.; ISHIKAWA, K.; BORJIGIDAI, A.; MULLER, O.; ONODA, Y. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of experimental botany**, v. 57, p. 291-302, 2006.

IBAMA (Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis). Instrução Normativa do Ministério do Meio Ambiente (MMA) nº 06, de 26 de setembro de 2008. Estabelece a Lista Oficial de Espécies Brasileiras Ameaçadas de Extinção.

INPE. 2019. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. "A Estimativa Da Taxa de Desmatamento Por Corte Raso Para a Amazônia Legal Em 2019 é de 9.762 Km2." http://www.inpe.br/noticias/noticia.php?Cod_Noticia=5294 (November 19, 2019).

JACKSON, R. D.; IDSO, S. B.; REGINATO, R.J.; PINTER, P. J. Canopy temperature as a crop water stress indicator. **Water Resour. Res.**, v. 17, p. 1133-1138, 1981.

JONES, H. G. Use of infrared thermometry for estimation of stomatal conductance as a possible aid to irrigation scheduling. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 95, p. 139-149, 1999.

KAYIHAN, C.; EYIDOGAN, F.; AFSAR, N.; OKTEM, H.A.; YUCEL, M. Cu/Zn superoxide dismutase activity and respective gene expression during cold acclimation and freezing stress in barley cultivars. **Biol. Plant**, v. 56, p. 693-698, 2012.

KOSHIBA, T. Cytosolic ascorbate peroxidase in seedlings and leaves of maize (*Zea mays*). **Plant and Cell Physiology**, v. 34, p. 713-721, 1993.

LI, J.; CANG, Z.; JIAO, F.; BAI, X.; ZHANG, D.; ZHAI, R. Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. J. Saudi Soc. **Agric. Sci**, v. 16, n. 82-88, 2017.

LIMA, D. F.; LIMA, L. I.; ROCHA, J. A.; ANDRADE, I. M.; GRAZINA, L. G.; VILLA, C.; MEIRA, L.; VÉRAS, L. M. C.; AZEVEDO, I. F. S.; BIASE, A. G.; COSTA, J.; OLIVEIRA, M. B. P. P.; MAFRA, I.; LEITE, J. R. S. A. Seasonal change in main alkaloids of Jaborandi (*Pilocarpus microphyllus* Stapf ex Wardleworth), an economically important species from the Brazilian flora. **Plos One**, v. 12, p. 1-19, 2017.

MARENCO, R. A.; ANTEZANA-VERA, S. A.; GOUVÊA, P. R. DOS S.; CAMARGO, M. A. B.; OLIVEIRA, M. F. DE.; SANTOS, J. K. DA S. Fisiologia de espécies florestais da Amazônia: fotossíntese, respiração e relações hídricas. **Revista Ceres**, v. 61, p. 786-799, 2014

MATESE, A.; BARALDI, R.; BERTON, A.; CESARACCIO, C.; DI GENNARO, S.F.; DUCE, P.; FACINI, O.; MAMELI, M.G.; PIGA, A.; ZALDEI, A. Estimation of water stress in grapevines using proximal and remote sensing methods. **Rem. Sens**, v. 10, p. 114, 2018.

MENG, J. F.; XU, T. F.; WANG, Z. Z.; FANG, Y. L.; XI, Z. M.; ZHANG, Z. W. The ameliorative effects of exogenous melatonin on grape cuttings under water- eficient stress: antioxidant metabolites, leaf anatomy, and chloroplast morphology. **J. Pineal Res.**, v. 57, p. 200-212, 2014. doi.org/10.1111/jpi.12159.

MURCHIE, E.H., LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **J. Exp. Bot.**, v. 64, p. 3983-3998, 2013.

NAKANO, Y.; ASADA, K. Hidrogen peroxide is sacavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplast. **Plant Cell Physiology**, v. 22, p. 867-880, 1981.

NÓIA JÚNIOR, R. DE S.; AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; FONSECA, M. D. S.; CÂMARA DA SILVA, A. P.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. **Journal of Forestry Research**, v. 1, p. 1-10, 2019.

NÓIA JÚNIOR, R., DE, S.; AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; TOLEDO, J. V.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiology of C3 and C4 plants in terms of responses to extreme soil temperatures. **Theoretical Experimental Plant Physiology**, v. 30, p. 261-274, 2018b.

NÓIA JÚNIOR, R., DE, S.; PEZZOPANE, J. E. M.; VINCO, J. S.; XAVIER, T. M. T.; CECÍLIO, R. A.; PEZZOPANE, J. R. M. Characterization of photosynthesis and transpiration in two rubber tree clones exposed to thermal stress. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, p. 785-794, 2018a.

OMIDI, H.; SHAMS, H.; SAHANDI, M. S.; RAJABIAN, T.; MIRANSARI, M. Balangu (*Lallemantia* sp.) growth and physiology under field drought conditions affecting plant medicinal contente. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 130, p. 641-646, 2018.

PEIXOTO, P. H. P.; CAMBRAIA, J.; SANT'ANNA, R.; MOSQUIN, P. R.; MOREIRA, M. A. Aluminum effects on lipid peroxidation and on the activities of enzymes of oxidative metabolism in sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 3, p. 137-143, 1999.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas. Guaíba: Agropecuária, p. 247-267, 2002.

POU, A.; DIAGO, M.P.; MEDRANO, H.; BALUJA, J.; TARDAGUILA, J.; Validation of thermal indices for water status identification in grapevine. **Agric. Water Manag**, v. 134, p. 60-72, 2014.

RAY, D.; DEY, S. K.; DAS, G. Significance of the Leaf Area Ratio in *Hevea brasiliensis* Under High Irradiance and Low Temperature Stress. **Photosynthetica**, v. 42, p. 93-97, 2004.

RIBEIRO, F. N. S.; HÜTHER, C. M.; MACHADO, T. DE B.; LAMEIRA, O. A.; PEREIRA, C. R. Propagação de ipecacuanha por estacas de raiz em diferentes condições ambientais e substratos. **Enciclopédia biosfera**, v. 14, p. 1072-1083, 2017.

ROCHA, J. A.; VASCONCELOS, S.; SILVA, F. M. M.; MELO, A. J.; SILVA, M. F. S.; MIRANDA, J. A. L.; BENKO-ISEPPON, A. M.; ANDRADE, I. M. ISSR Primer selection for genetic variability analyses with Jaborandi (*Pilocarpus microphyllus* Stapf ex Wardlew., Rutaceae). **Forest Research**, v. 126, p. 01-05, 2014.

SALAZAR-PARRA, C.; AGUIRREOLEA, J.; SÁNCHEZ-DÍAZ, M.; IRIGOYEN, J. J.; MORALES, F. Climate change (elevated CO₂, elevated temperature and moderate drought) triggers the antioxidant enzymes' response of grapevine cv. Tempranillo, avoiding oxidative damage. **Physiol. Plantarum**, v. 144, p. 99-110, 2012. doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01524.x

SALES, C. R. G.; RIBEIRO, R. V.; MACHADO, D. F. S. P.; MACHADO, D. S.; DOVIS, V. L.; LAGÔA, A. M. M. A. Trocas gasosas e balanço de carboidratos em plantas de cana-de-açúcar sob condições de estresses radiculares. **Bragantina**, v. 71, p. 319-327, 2012.

SÁNCHEZ-RODRÍGUEZ, E.; RUBIO-WILHELMI, M.D.M.; BLASCO, B.; LEYVA, R.; ROMERO, L.; RUIZ, J.M. Antioxidant response resides in the shoot in reciprocal grafts of droughttolerant and drought-sensitive cultivars in tomato under water stress. **Plant Sci.**, v. 188-189, p. 89–96, 2012.

SANTOS, C.M.A.; RIBEIRO, R.V.; MAGALHÃES FILHO, J.R.; MACHADO, D.F.S.P.; MACHADO, E.C. Low substrate temperature imposes higher limitation to photosynthesis of orange plants as compared to atmospheric chilling. **Photosynthetica**, v. 49, p. 546-554, 2011.

SHEHAB, G. G.; AHMED, O. K.; EL-BELTAGI, H. S. Effects of Various Chemical Agents for Alleviation of Drought stress in rice plants (*Oryza sativa* L.). **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 38, p. 139-148, 2010.

SHIBASAKI, K.; UEMURA, M; TSURUMI, S.; RAHMAN, A. Auxin response in Arabidopsis under cold stress: underlying molecular mechanisms. **Plant Cell**, v. 21, p. 3823-3838, 2009.

SILVA, V. G.; SILVA, R. O.; DAMASCENO, S. R.; CARVALHO, N. S.; PRUDÊNCIO, R. S.; ARAGÃO, K. S.; GUIMARÃES, M. A.; CAMPOS, S. A. VÉRAS, L. M.; GODEJOHANN, M.; LEITE, J. R.; BARBOSA, A. L.; MEDEIROS, J. V. Antiinflammatory and antinociceptiva activity of epiisopiloturina, an imidazole alkaloid isolated from *Pilocarpus* microphyllus. **Journal of Natural Products**, v. 76, p. 1071-1077, 2013.

SONI, P.; ABDIN, Z. Water deficit-induced oxidative stress affects artemisinin content and expression of proline metabolic genes in *Artemisia annua* L. **FEBS Open Bio**, v.7, p. 367-381, 2017.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. Fisiologia vegetal. 5. ed. Porto Alegre: Artmed, 2013. 918 p.

TANG, Y.-Y.; YUAN, Y.-H.; SHU, S.; GUO, S.-R. Regulatory mechanism of NaCl stress on photosynthesis and antioxidant capacity mediated by transglutaminase in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. **Sci. Hortic**., v. 235, p. 294-306, 2018.

TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? Curr. Opin. **Plant Biol**., v. 14, p. 283-289, 2011.

TEZARA, W.; MITCHELL, V.; DRISCOLL, S. P.; LAWLOR, D. W. Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, p. 1781-1791, 2002.

THIMMANAIK, S.; KUMAR, S. G.; KUMARI, G. J.; SURYANARAYANA, N.; SUDHAKAR, C. Photosynthesis and the enzymes of photosynthetic carbon reduction cycle in mulberry during water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 40, p. 233-236. 2002.

THWE, A.; KASEMSAP, P. Quantification of OJIP fluorescence transient in tomato plants under acute ozone stress. **Nat. Sci**., v. 48, p. 665-675, 2014.

VARELA, M.C.; ARSLAN, I.; REGINATO, M.A.; CENZANO, A.M.; LUNA, M.V. Phenolic compounds as indicators of drought resistance in shrubs from Patagonian shrublands (Argentina). **Plant Physiol. Biochem**, v.104, p. 81-91, 2016.

VAZQUEZ, P. Comparación de índices de estrés hídrico, a partir de información captada por el sensor MODIS, en la región pampeana argentina. **Cuadernos Geográficos**, v. 52, p.46-68, 2013.

VÉRAS, L.; GUIMARAES, M.; CAMPELO, Y.; VIEIRA, M.; NASCIMENTO, C.; LIMA, D. F.; VASCONCELOS, L.; NAKANO, E.; KUCKELHAUS, S. S.; BATISTA, M. C.; LEITE, J. R.; MORAES, J. Activity of Epiisopiloturine Against Schistosoma mansoni. **Curr Med Chem**, v. 19: p. 2051-2058, 2012.

VÉRAS, L. M. C.; CUNHA, V. R. R; LIMA, F. C. D. A. GUIMARÃES, M. A.; VIEIRA, M. M.; CAMPELO, Y. D. M.; SAKAI, V. Y.; LIMA, D. F.; CARVALHO JR, P. S.; ELLENA, J. A.; SILVA, P. R. P.; VASCONCELOS, L. C.; GODEJOHANN, M.; PETRILLI, H. M.; CONSTANTINO, V. R. L.; MASCARENHAS, Y. P.; LEITE, J. R. S. A. Industrial Scale Isolation, Structural and Spectroscopic Characterization of Epiisopiloturine from *Pilocarpus microphyllus* Stapf Leaves: A Promising Alkaloid against Schistosomiasis. **PLos One**. V. 8, p. 1-11, 2013.

VILLAR, E., KLOPP, C., NOIROT, C., NOVAES, E., KIRST, M., PLOMION, C., GION, J. M. RNA-Seq reveals genotype-specific molecular responses to water deficit in eucalyptus. **BMC Genom**, v. 12, n.538, p.1-18, 2011.

WANG, X.; GAO, Y.; WANG. Q.; CHEN, M. YE, X.; LI, D.; CHEN, X.; LI, L.; GAO, D. 24-Epibrassinolide-alleviated drought stress damage influences antioxidant enzymes and autophagy changes in peach (*Prunus persicae* L.) leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 135, n.30-40, 2019.

WARREN, C. R.; ARANDA, I.; CANO, F. J. Responses to water stress of gas exchange and metabolites in Eucalyptus and Acacia spp. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, p. 1609-1629, 2011.

WU, Y. J.; REN, C.; TIAN, Y.; ZHA, T. S.; LIU, P.; BAI, Y. J.; MA, J. Y.; LAI, Z. R.; BOURQUEA, C. P.-A. Photosynthetic gas-exchange and PSII photochemical acclimation to drought in a native and non-native xerophytic species (*Artemisia ordosica* and *Salix psammophila*). **Ecological Indicators**, v. 94, p. 130-138, 2018.

XAVIER, T. M. T.; PEZZOPANE, J. E. M; PENCHEL, R. M.; PEZZOPANE, R. M. Crescimento inicial de eucalipto sob diferentes demandas atmosféricas e intervalos de reposição de água. **Irriga,** v. 23, p. 426-441, 2018.

XAVIER, T. M. T.; PEZZOPANE, J. E. M; PEREIRA, C. L.; NÓIA JUNIOR, R. S.; CRUZ, G. P. R. Crescimento de espécies florestais da mata atlântica sob diferentes condições microclimáticas. Eletrônica de Engenharia Florestal, v. 30, p. 1- 14. 2017. 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, p. 101-117, 2014.

ZHA, T. -S.; WU, Y. J.; JIA, X.; ZHANG, M. Y.; BAI, Y. J.; LIU, P.; MA, J. Y.; BOURQUE, C. P. -A.; PELTOLA, H. Diurnal response of effective quantum yield of PSII photochemistry to irradiance as an indicator of photosynthetic acclimation to stressed environments revealed in a xerophytic species. **Ecological Indicators**, v.74, p. 191-197, 2017. doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.027

ZLATEV, Z.; LIDON, F.C. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. **Emir. J. Food Agric**, v. 24, p. 57-72, 2012.

CAPÍTULO II

Ecofisiologia de mudas de *Pilocarpus microphyllus* em cenários de mudanças climáticas

Resumo: A mudança climática põe em risco muitas espécies da floresta Amazônica. Um exemplo, a espécie medicinal ameaçada de extinção, Pilocarpus microphyllus (popularmente conhecida como jaborandi). O jaborandi é uma fonte natural de alcalóides utilizados para doenças graves, essenciais para uso médico. No entanto, os possíveis impactos das mudanças climáticas nessa espécie ainda são desconhecidos. Assim, o objetivo do trabalho é avaliar o efeito das mudanças climáticas na ecofisiologia de mudas de jaborandi. Para isso, mudas de jaborandi foram conduzidas em três cenários climáticos diferentes, caracterizados como: Amazônia atual; RCP4.5 (temperatura média atual da Amazônia + 2,5°C e 538 ppm de [CO₂]) e RCP 8.5 (+4,5°C e 936 ppm de [CO₂]). Dentro de cada cenário climático foram aplicados dois níveis de irrigação: mudas mantidas com 90% (não estressadas) e 40% (estressadas) da capacidade de retenção de água do substrato. As variáveis de crescimento, estado da água da planta, parâmetros de fluorescência, atividade enzimática foram avaliadas. Os resultados mostraram que as mudas de jaborandi apresentaram maior produção de massa seca total quando cultivadas na Amazônia atual sem estresse hídrico. O crescimento das mudas foi afetado negativamente pelos cenários enriquecidos com CO₂, principalmente no RCP 8.5. Os cenários de mudança climática tiveram impacto negativo maior quando as mudas de jaborandi estavam sujeitas ao estresse hídrico. Sob esses cenários de mudanças climáticas e estresse hídrico, as mudas alocaram mais carboidratos no sistema radicular, indicando um mecanismo de sobrevivência ao estresse. O efeito negativo do estresse hídrico na fisiologia e crescimento do jaborandi foi atenuado pelo cenário RCP 8.5. Nossos resultados indicaram que as mudanças climáticas previstas impactam negativamente a ecofisiologia jaborandi, sendo uma ameaça à extinção dessa espécie.

Palavras-chave: Amazônia, cenários climáticos, jaborandi, estresse hídrico, planta medicinal.
Abstract: The climate change endangers many species of the Amazon forest. An example, in the endangered medicinal species *Pilocarpus microphyllus* (popularly known as jaborandi). The jaborandi is a natural source of alkaloids used for serious diseases, essential for medical use. However, the potential impacts of climate change on this species are still unknown. Thus, the objective was to evaluate the effect of climate change on the ecophysiology of jaborandi seedlings. For this, seedlings were exposed to three different climatic scenarios, characterized as: current Amazon; RCP4.5 (current Amazon average temperature + 2.5°C and 538 ppm of [CO₂]) and RCP 8.5 (+4.5°C and 936 ppm of [CO₂]). Within each climatic scenario, two levels of irrigation were applied: 90% (not stressed) and 40% (stressed) of the substrate water holding capacity. Growth variables, plant water status, fluorescence parameters, enzyme activity were evaluated. The results showed that the jaborandi seedlings showed greater total dry mass production when grown in the current Amazon with no water stress. The seedlings growth was negatively affected by the scenarios enriched with CO₂, especially RCP 8.5. Climate change scenarios had the greatest negative impact when the seedlings were subject to water stress. Under these scenarios of climate change and water stress, the seedlings allocated more carbohydrates to the root system. The negative effect of water stress on jaborandi physiology and growth was attenuated by the RCP 8.5 scenario. Our results indicated that the predicted climate changes negatively impact ecophysiology jaborandi, being a threat to the extinction of this species.

Keywords: Amazon, climatic scenario, jaborandi, water stress, medicinal plants

1. Introdução

A concentração de CO₂ atmosférico passou de 280 ppm, no período préindustrial, para 412 ppm nos dias atuais (NOOA, 2019), sendo indicada como a principal responsável pela elevação de 0,85°C na temperatura média do ar nos últimos 20 anos (FENG; LI; CHENG, 2014). Estudos preveem que a concentração de CO₂ pode chegar a 936 ppm até o final do século XXI (MEINSHAUSEN et al., 2011), o que resultaria em uma elevação de 1 a 3,7 °C da temperatura média do ar e mudanças nos padrões de distribuição da precipitação (IPCC, 2014). As mudanças climáticas terão importantes impactos na produção florestal. A estimativa é que a produção de madeira no mundo, por exemplo, cresça 30 % (TIAN et al., 2016), contudo, ao mesmo tempo haverá mudanças na estrutura e composição das florestas, o que aumenta o risco de extinção de diversas espécies (ALVES; FISCH; VENDRAM, 1999).

No Brasil, as emissões de gases do efeito estufa vêm ocorrendo em escala crescente, principalmente pela pressão constante do desmatamento e das queimadas, sobretudo na Amazônia (MOUTINHO et al., 2016; SEEG, 2016). A estimativa de desmatamento na Amazônia entre agosto de 2018 e julho de 2019 foi de 9.762 km², o que representa um aumento de 29,54% em relação ao mesmo período do ano anterior (INPE, 2019a). Ainda em 2019, dados do Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais (INPE) indicaram que os índices de queimadas na Amazônia aumentaram 40% da área em relação ao ano anterior (INPE, 2019b). Os efeitos associados das mudanças climáticas, queimadas e da supressão da floresta põem em risco muitas espécies florestais da Amazônia (GOMES et al., 2019). Um exemplo é a espécie medicinal *Pilocarpus microphyllus* (jaborandi), citada entre as principais espécies ameaçadas em extinção no Brasil (ROCHA et al., 2014).

O jaborandi é a única fonte natural dos alcaloides pilocarpina e uma das principais de epiisopiloturina (CNCFLORA, 2012), que são compostos usados nos tratamentos de importantes doenças como glaucoma, xerostomia (AGBAN et al., 2016; GIL-MONTOYA et al., 2016) e esquistossomose (VÉRAS et al., 2012). A importância destes compostos associada a ausência de respectivas alternativas de produção sintética, tornam o jaborandi uma espécie de grande relevância para as indústrias farmacêuticas (ABREU et al., 2007; VÉRAS et al., 2013). A exportação brasileira de pilocarpina, por exemplo, superou o valor de US\$ 3,3 milhões só no

primeiro semestre de 2019 (ABIQUIFI, 2019). Neste contexto, há uma preocupação sobre como as plantas de jaborandi responderão às elevadas concentrações atmosféricas de CO₂, aumento da temperatura do ar e maior frequência na ocorrência de déficit hídrico, como consequência das mudanças climáticas futuras.

A disponibilidade de elevada concentração de CO₂ para plantas promove uma menor perda de carbono via fotorrespiração, e consequentemente, ocorre aumento da eficiência fotossintética (LEAKEY et al., 2009). No entanto, esse aumento da eficiência fotossintética pode ser reduzido devido às altas temperaturas, já que as condições térmicas regulam a membrana celular e os ajustes enzimáticos (RAY et al., 2004). Além disso, as plantas tem os processos fisiológicos afetados pela disponibilidade de água no solo, e sob déficit hídrico, por exemplo, reduzem a condutância estomática para controlar a transpiração e a perda de água (GUO et al., 2010; NÓIA JÚNIOR et al., 2019).

Diante disso, essa pesquisa tem como hipótese que os aumentos previstos na concentração de CO₂, temperatura do ar, déficit de pressão de vapor e por conseguinte diminuição da disponibilidade hídrica no solo, causarão um desarranjo na homeostase dos processos fisiológicos, reduzindo o crescimento das mudas. Assim, o objetivo do trabalho foi avaliar o efeito das mudanças climáticas na ecofisiologia de mudas de jaborandi. Desta forma, considera-se que entender as respostas fisiológicas do jaborandi submetidos a diferentes cenários climáticos proporcionará vantagens como: (i) entender sobre o futuro da espécie diante das mudanças climáticas previstas e (ii) auxiliar na conservação da espécie.

2. Material e métodos

2.1. Local do estudo, material vegetal e condições experimentais

O estudo foi desenvolvido na área experimental da Universidade Federal do Espírito Santo, localizado em Jerônimo Monteiro, Espírito Santo, Brasil (latitude 20°47'25" S, longitude 41°23'48" W, e altitude de 120 m). A condução do experimento foi realizada em três casas de vegetação (Van der Hoeven®) com controle automatizado do ambiente (Figura 1).

Figura 1. Casa de vegetação (A) e painel de controle das variáveis climáticas (B) da casa de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.

76



Fonte: a autora.

O controle de temperatura do ar das casas de vegetação foi composto por um sistema de resfriamento evaporativo (pad cooling), ares-condicionados e aquecedores (Figura 2) que foram acionados por controladores de temperatura (Full Gauge®, MT-543Ri plus). A umidade relativa do ar das casas de vegetação foi controlada por meio de controladores de umidade (Full Gauge®, AHC-80 plus) que baseia-se na psicrometria (diferença entre bulbo seco e bulbo úmido) para medir a umidade relativa do ar, além de um sistema de nebulização de bicos tipo fogger (nevoeiro).

Figura 2. Sistema de resfriamento evaporativo (A e B), ar condicionado (C) aquecedor (D) da casa de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

A programação da variação da temperatura e da umidade relativa do ar dos sistemas de controle foi controlada e mantida através da utilização do software Sistrad®. Para manter as condições ambientais desejadas em cada casa de vegetação do estudo, o sistema de controle da temperatura era alterado a cada 30 minutos no período diurno e a cada uma hora no período noturno, já para a umidade desejada foi programada um valor fixo.

Mudas de *Pilocarpus microphyllus*, acesso Merck, com idade média de um ano e sete meses e altura média de 18,5 cm, foram conduzidas em vasos brancos, com capacidade de cinco litros e dimensões 17 x 21 x 17 cm. Os vasos foram preenchidos com cinco litros de substrato comercial (Figura 3A), adicionando-se 4,8 g/L de adubo de liberação controlada (liberação controlada em nove meses), com os seguintes percentuais dos elementos nutricionais: macronutrientes (nitrogênio 16%, fósforo 8%, potássio 12%, magnésio 2%, enxofre 5%), e os micronutrientes (ferro 0,4%, boro 0,02%, zinco 0,02%, cobre 0,05%, manganês 0,06% e molibdênio 0,015%).

Figura 3. Mudas de *Pilocarpus microphyllus* (A) e disposição das mudas conduzidas dentro de cada OTC (B) nos diferentes cenários de mudanças climáticas simulados em casas de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

A estrutura das casas de vegetação por serem automatizadas (temperatura e umidade do ar) e possuírem um sistema de injeção de dióxido de carbono (CO₂) permitiram a construção de diferentes cenários climáticos.

A definição do cenário Amazônia atual teve como base as normais climatológicas de Manaus, disponíveis no site¹ do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), onde os valores mínimos, médios e máximos da temperatura do ar (Tar), umidade relativa do ar (UR) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) permitiram a construção das curvas de variação da Tar e do DPV ao longo do dia no interior da casa-de-vegetação (Figura 4). A manutenção das condições microclimáticas deste cenário foi controlada pelo sistema de resfriamento evaporativo (pad cooling), arescondicionados e aquecedores. O DPV foi obtido por meio da diferença entre a pressão de saturação de vapor d'água (es) e a pressão parcial de vapor d'água (ea). A es foi calculada a partir da equação de Tetens, e o ea pelo produto entre a UR e es.

Os cenários de mudanças climáticas utilizados neste estudo, basearam-se nos cenários propostos pelo Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC) da ONU, que foram construídos pelas suas instituições integrantes (PINHEIRO et al., 2014), compondo a quinta fase do Projeto de Intercomparação de Modelos Acoplados (CMIP5) (TAYLOR et al., 2012). Para o Quinto Relatório de Avaliação (AR5) do IPCC foi utilizado um novo conjunto de cenários chamados Representative Concentration Pathways (RCPs), que servem como entrada para modelagem climática e química atmosférica nos experimentos numéricos do CMIP5. Os RCPs compreendem quatro cenários de emissões que levam a quatro níveis de forçamento radiativo em 2100 e o nome de cada cenário é dado conforme o valor do forçamento em W/m², 2,6; 4,5; 6,0 e 8,5 (IPCC, 2014). No presente estudo foram considerados os cenários RCP4.5 considerado intermediário, em que o forçamento se estabiliza, o RCP8.5 de alta emissão e um baixo nível tecnológico de mitigação, e o forçamento continua aumentando após 2100 (IPCC, 2014).

Nos cenários RCP4.5 e RCP8.5 as curvas de variação da Tar e DPV foram construídas a partir do incremento dos valores das projeções dos cenários climáticos futuros com base nos valores das normais climáticas de Manaus (Amazônia central). As projeções de mudanças climáticas para os cenários RCP4.5 e RCP8.5 apresentam um incremento na média anual da Tar de 2,5 °C e 4,5 °C, respectivamente, para a região de Manaus (Figura 4). Nestas projeções, os valores

¹<u>http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaisClimatologicas</u>

da concentração de CO₂ dos cenários foram de 538 ppm para o RCP4.5 e de 936 ppm para o RCP8.5 (IPCC, 2013).

Figura 4. Variação horária da temperatura do ar e déficit de pressão de vapor (DPV), durante todo o período experimental (23 de junho 2018 a 23 de setembro de 2018. Os dados são média ± erro padrão.



Fonte: a autora.

Dois níveis de disponibilidade hídrica foram estabelecidos para avaliar a tolerância das plantas ao estresse hídrico dentro de cada cenário, caracterizados como: mudas irrigadas (consideradas como controle: não estressada) e estressadas (40% da capacidade máxima de retenção de água do substrato: estressada).

A condução experimental ocorreu por um período de 90 dias, conduzido em delineamento inteiramente casualizado dentro de cada cenário climático (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) reproduzidos separadamente por uma casa de vegetação e contendo os dois níveis de disponibilidade hídrica, totalizando seis tratamentos, com seis repetições.

Para submeter as mudas de jaborandi a diferentes concentrações atmosférica de CO₂, nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5, os vasos foram dispostos dentro de câmaras de topo aberto (OTCs) (Figura 3B). As OTCs possuem formato cilíndrico, são compostas por duas partes (superior e inferior) e cada OTC possui um sistema de injeção forçada de mistura de ar com CO₂ (exaustor de ventilação) e reguladores de fluxo de CO₂ para o interior da mesma (Figura 5). O sistema de injeção de CO₂ foi ligado diariamente às 8:00 horas e desligado às 5:00 horas. Além disso, foi realizado o monitoramento da concentração de CO₂ dentro de cada OTC às 8:00 horas e às 12:00 horas através de um analisador de CO₂ (Sensor Testo, modelo 535) durante a condução do experimento.

Figura 5. Representação esquemática da estrutura das câmaras de topo aberto (OTCs) utilizadas no controle da concentração atmosférica de CO₂.



 cilindro de CO₂; 2: Regulador de CO₂; 3: mangueira pneumática; 4: exaustor de ventilação; 5: câmara de homogeneização; 6: peça inferior da câmara; 7: peça superior da câmara; 8: detalhamento de revestimento (duplo).
Fonte: a autora.

Para caracterização do microclima dos cenários (Tabela 1) foram instaladas estações meteorológicas automáticas, instaladas no interior das casas de vegetação. As estações foram compostas por sensores de temperatura e umidade relativa do ar modelo CS500 (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA). Os dados foram armazenados em um datalogger modelo CR-10x (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) cujas leituras de dados foram realizadas a cada dez segundos e o armazenamento dos valores médios a cada cinco minutos. Os dados de déficit de pressão de vapor do ar (DPV) foram obtidos pela diferença entre a pressão de saturação (es) e pressão parcial de vapor (ea) (PEREIRA; ANGELOCCI; SENTELHAS, 2002).

Para a avaliação da disponibilidade hídrica, a definição da máxima capacidade de retenção de água do substrato (MCRA) foi caracterizado da seguinte forma: coletou-se uma amostra de substrato antes de adicionar aos vasos (amostra controle). A amostra controle foi saturada com água e após a livre drenagem foi pesada para caracterizar o peso saturado. Após a pesagem, a amostra controle foi levada para estufa de circulação forçada com temperatura a 105 °C por 24 horas, para caracterização de seu peso seco. Posteriormente foi calculado o valor da MCRA através da equação abaixo.

MCRA = Pvs - Pv - [(Psv*Pas)/Pa]

Equação I.

Em que: Pvs = peso do vaso com substrato saturado (g); Pv = peso do vaso vazio (g); Psv = peso do substrato inserido no vaso (g); Pas = peso da amostra controle seca (g); Pa = peso da amostra controle saturada (g).

Tabela 1 – Caracterização microclimática dos Cenários simulados nas casas de vegetação climatizadas, no período de 23 de junho de 2018 a 23 de setembro de 2018. Em que: T =. T: temperatura do ar, UR: umidade relativa do ar; e DPV: déficit de pressão de vapor do ar (mínimas, médias e máximas).

Variáveis climáticas	Amazônia atual	RCP 4.5	RCP 8.5
	Temperatura do ar (°C)		
Tmín	23,9	24,5	26,7
Tmed	28,3	29,4	31,7
Tmáx	32,9	34,3	36,7
	Umidade relativa do ar (%)		
URmín	81	47	29
URmed	93	55	38
URmáx	98	62	46
	Déficit de pressão de vapor do ar (kPa)		
DPVmín	0,1	1,2	1,9
DPVméd	0,3	1,9	3,0
DPVmáx	0,9	2,8	4,3

Foi determinado a MCRA de todos os vasos usados no experimento através da equação I, utilizando o Pvs de cada vaso. Posteriormente realizou-se o transplantio das mudas para os vasos. Após o transplantio as mudas foram mantidas por 30 dias em condições semelhantes ao ambiente natural da espécie (Amazônia atual) e então foram distribuídas aleatoriamente para os cenários (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5).

O controle da irrigação foi realizado por pesagem diária das unidades experimentais e quando necessário era feito a reposição da água perdida por evapotranspiração (FREIRE et al., 1980). Diariamente o conteúdo de água do substrato foi avaliado para medir a capacidade de retenção de água (CRA) testada como tratamento, mudas irrigadas (não estressada) foram mantidas a umidade do substrato com 90% da CRA e mudas sob estresse hídrico (estressada) foram mantidas com 40% da CRA do substrato. As variáveis respostas de crescimento e parâmetros fisiológicos foram avaliadas ao final do experimento.

2.2. Crescimento das mudas

As variáveis de crescimento analisadas foram: altura, medida com o auxílio de uma régua milimetrada; diâmetro do colo, medido com o auxílio de um paquímetro digital com precisão de 0,01 mm; área foliar total (AF), mensurada por meio de um integrador de área foliar modelo LI-3100 (Li-Cor Inc, Lincoln, Nebraska, USA); massa seca de parte aérea (MSPA) e massa seca da raiz (MSR). As mudas foram seccionadas em parte aérea (folhas e caule) e raízes, sendo as raízes lavadas para remoção do substrato com auxílio de peneira de malha fina para reduzir as perdas de raízes. Posteriormente, a parte aérea e raízes foram acondicionadas separadamente em sacos de papel e levadas para estufa de circulação de ar forçado a 65 °C até obtenção peso constante. A massa seca total (MST) foi quantificada pelo somatório dos valores de MSPA e MSR.

2.3. Potencial hídrico e índice CWSI

O potencial hídrico das mudas foi avaliado em quatro horários diferentes: às 04:00, 10:00, 12:00 e às 15:00 horas (hora local) com o auxílio de uma câmara de pressão Scholander modelo 1505D-EXP (PMS Instrument Company, Albany, OR, USA). O potencial hídrico das mudas foi avaliado em folhas totalmente expandidas do terço superior de todas as mudas de cada tratamento.

O Crop Water Stress Index (CWSI) foi calculado de acordo com Jones (1999), como segue:

 $CWSI = \frac{(T \text{ leaf} - T \text{wet})}{(T \text{ dry} - T \text{wet})}$

Equação II.

Em que: Tleaf = a temperatura média da folha em condição ambiente; Twet = temperatura de uma folha saturada, pulverizada com água cinco minutos antes da leitura da temperatura; e Tdry = temperatura de uma folha sob condições não transpirante, revestidas com vaselina para fechamento estomático.

As imagens térmicas foram obtidas utilizando uma câmera termográfica modelo FLIR T430sc (FLIR Systems, Wilsonville, OR, EUA), com resolução de 320 × 240 pixels, às 10:00 am e às 12:00 pm horário local. A distância entre a câmera e as mudas foi ajustada em 0,4m e a emissividade utilizada foi de 0,96. As imagens foram processadas através do software FLIR tools, realizando-se dez amostragens em cada folha de cada repetição para obtenção da média da temperatura nos respectivos tratamentos.

2.4. Parâmetros da florescência da clorofila

Os parâmetros de fluorescência da clorofila medidos foram o rendimento quântico (F_v/F_m) e a fluorescência inicial (F_0), com o auxílio do FluorPen modelo FP 100 (Photon Systems Instruments, Brno, República Checa). As medidas foram realizadas em folhas do terço médio superior, sadias, completamente expandidas, adaptadas ao escuro por 30 minutos e pulso saturante de luz 1500 µmol m⁻² s⁻¹. Os dados foram coletados em três folhas de cada muda, em dois horários: às 04:00 horas e às 12:00 horas (hora local).

A caracterização da clorofila foi realizada através do índice de clorofila *a* e índice de clorofila *b*, medidos em folhas totalmente expandidas do terço superior e realizando duas leituras por muda. Cada muda foi considerada como uma repetição. As leituras dos índices de clorofila foram realizadas com o auxílio de um clorofilômetro (ClorofiLOG®, modelo CFL 1030, Falker). O ClorofiLOG® fornece resultados em unidades adimensionais, valores ICF (Índice de Clorofila Falker) (FALKER, 2008).

2.5. Determinação da atividade enzimática

Para as análises de enzimas ao final do experimento foram retiradas amostras de folhas totalmente expandidas do terço superior das mudas (entre 10:30 e 11:30 horas, horário local). Os extratos enzimáticos brutos foram obtidos seguindo a metodologia adaptada de Peixoto et al. (1999), caracterizada pela maceração de 0,3 g de amostra foliar em nitrogênio líquido e adicionando 2 mL de solução, composta por tampão de fosfato de potássio de concentração 0,1 M (pH 6,8), ácido etilenodiaminotetracético (0,1 mM), fluoreto de fenilmetilsufônico (1 mM) e polivinilpolipirrolidona (1%).

A atividade da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), foi determinada conforme metodologia de Del Longo et al. (1993), com mistura de reação (2,97 mL) composto por tampão de fosfato de potássio a 50 nM (pH 7,8), metionina a 13 mM, azul de p-nitro tetrazólio a 75 µM, ácido etilenodiaminotetracético 0,1 mM e riboflavina a 2 µM. A reação foi iniciada com a adição de 30 µL do extrato enzimático bruto. Posteriormente foi realizada a leitura no espectrofotômetro com absorbância de 560 nm, e conferida à atividade do composto formazana azul produzido pela reação de fotorredução do azul de p-nitro tetrazólio (GIANNOPOLOTIS; RIES,

1977). A atividade unitária da SOD foi definida como o conteúdo de enzima capaz de inibir 50% da reação de fotorredução do azul de p-nitro tetrazólio (BEAUCHAMP; FRIDOVICH, 1971).

A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6.) foi determinada conforme metodologia de Havir e Mchale (1987). A mistura de reação (2,9 mL), constituiu de tampão de fosfato de potássio a 50 mM (pH 7,0) e peróxido de hidrogênio a 12,5 mM. A reação foi iniciada a partir da adição de 100 µL do extrato enzimático. A reação do extrato foi avaliada em espectrofotômetro UV-Visivel modelo Multiskan Go (Thermo Scientific, Multiskan GO, Finlândia) à 25 °C em absorbância no comprimento de onda 240 nm em dois tempos, nos segundos iniciais e no primeiro minuto da reação. A atividade da CAT foi quantificada com base no coeficiente de extinção molar do peróxido de hidrogênio (36 mM cm⁻¹), conforme Anderson et al. (1995).

A avaliação da peroxidase do pirogalol (POX, EC 1.11.1.7) foi determinada com base na produção de purpurogalina a 420 nm à 25 °C (KAR; MISHRA, 1976). A mistura de reação (2,9 mL) foi composta de solução tampão de fosfato de potássio a 25 nM (pH 6,8), pirogalol a 20mM e peróxido de hidrogênio a 20 mM, a reação iniciou com adição de 100 µL do extrato enzimático. Para determinar a atividade da POX, foi realizada a leitura no primeiro minuto de reação e calculada levando-se em consideração um coeficiente de extinção molar de purpurogalina 2,47 (cm⁻¹ mM) (CHANCE; MAEHLEY, 1955).

2.6. Análises estatísticas

Todos os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) conjunta para avaliar a interação entre os cenários e níveis de disponibilidade hídrica (levando em consideração os efeitos fixos). A normalidade e a homogeneidade dos dados (p≤0,05) foram analisados pelos testes de Shapiro e Wilk (1965) e de F máximo proposto por Hartley (1950). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey (p≤0,05). A análise conjunta foi realizada em função da não repetição de cada cenário climático.

3. Resultados

3.1. Crescimento das mudas

O crescimento das mudas de jaborandi foi afetado pelos cenários climáticos e níveis de disponibilidade hídrica. Os diferentes cenários climáticos afetaram significativamente o crescimento em altura e diâmetro, e área foliar da mudas de jaborandi (p≤0,009, Figura 6). Mudas irrigadas conduzidas nos cenários enriquecidos com CO₂ apresentaram redução do crescimento, no cenário RCP 4.5 foi observado redução de 28% da altura das mudas em relação a Amazônia atual (Figura 6A). Por outro lado, o crescimento em altura das mudas submetidas ao estresse hídrico não se diferenciou estatisticamente entre os cenários. Na avaliação do estresse hídrico dentro de cada cenário, nota-se que o Amazônia atual apresentou maior impacto, sendo que mudas sob estresse hídrico dentro deste cenário apresentaram uma redução do crescimento em altura de 44% em relação as irrigadas. No entanto, nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 o efeito do estresse hídrico foi compensado pelo aumento do CO₂, e as mudas dentro destes cenários não se diferiram estatisticamente entre si quanto ao crescimento em altura.

Figura 6. Altura (A), diâmetro (B) e área foliar (C) de mudas de jaborandi conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de irrigação (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para mudas NS e maiúscula negrita/itálica para mudas S) e letras minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de irrigação por ambienteo. Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

A maior área foliar ocorreu no cenário RCP 4.5 (p<0,001 Figura 6C). Mudas irrigadas do cenário RCP 4.5 apresentaram área foliar 35% maior do que as conduzidas no RCP 8.5. O maior efeito da restrição hídrica ocorreu no cenário Amazônia atual, onde as mudas estressadas reduziram a área foliar em 33%. O aumento do CO₂ do RCP 8.5 beneficiou a produção de área foliar das mudas sob estresse hídrico, visto que neste cenário não houve diferença significativa entre as mudas irrigadas e estressadas.

A maior produção de massa seca total (MST) foi obtida em mudas irrigadas conduzidas no cenário Amazônia atual, sendo 25% maior que as mudas conduzidas no cenário RCP 8.5 (p<0,001, Figura 7A). Quando as mudas foram submetidas ao estresse hídrico, a MST não diferiu estatisticamente entre os cenários estudados. Contudo, avaliando o efeito do estresse hídrico dentro de cada cenário observa-se que o maior impacto na produção de MST ocorreu na Amazônia atual, com uma redução de 32% da produção de MST. No cenário RCP 8.5, diferentemente dos outros cenários estudados a produção de MST não foi afetada pelo estresse hídrico.

A maior produção de massa seca da parte aérea (MSPA) ocorreu em mudas irrigadas conduzidas no cenário Amazônia atual e RCP 4.5 (p<0,002, Figura 7B). Mudas do cenário Amazônia atual apresentaram produção de MSPA 12% maior que aquelas conduzias no RCP 8.5. Por outro lado, as mudas do cenário RCP 8.5 apresentaram menor efeito do estresse hídrico, mudas nesta condição apresentaram redução na produção de MSPA de 18%, enquanto as mudas do cenário Amazônia atual reduziram 35% em comparação as mudas irrigadas, nos respectivos cenários.

A maior produção de massa seca da raiz (MSR) ocorreu em mudas irrigadas do cenário Amazônia atual (p<0,001, Figura 7C). O cenário mais impactante para a produção de MSR foi o RCP 8.5. Ao comparar mudas irrigadas do cenário RCP 8.5 com as do Amazônia atual, nota-se uma redução de 25% da produção de MSR. Avaliando o efeito do estresse hídrico dentro de cada cenário, observa-se que na Amazônia atual as mudas irrigadas apresentaram uma produção de MSR 27% maior que as mudas submetidas ao estresse hídrico. Nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 mudas irrigadas apresentam menor produção de MSR que as mudas submetidas ao estresse hídrico. Nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 mudas irrigadas apresentam menor produção de MSR que as mudas submetidas ao estresse hídrico.

Figura 7. Massa seca total (A), massa seca da parte aérea (B) e massa seca de raízes (C) de mudas de jaborandi conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de irrigação (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para mudas NS e maiúscula negrita/itálica para mudas S) e letras minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de irrigação por ambiente. Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

3.2. Potencial hídrico e índice CWSI

Os cenários climáticos afetaram significativamente o potencial hídrico das mudas de jaborandi em todos os horários avaliados (p<0,001, Figura 8). Além disso, o potencial hídrico foi penalizado pelos níveis de disponibilidade hídrica (p≤0,001). Observa-se que ao longo do dia os horários mais estressantes para o status hídrico das mudas de jaborandi foram às 10:00 horas e às 12:00 horas, no horário das 15:00 horas ocorreu uma redução, ou seja, menos negativo. Além disso, observa-se que o potencial hídrico das mudas foi mais afetado no cenário RCP 8.5 em todos os horários avaliados (Figura 8).

Analisando o potencial hídrico às 4:00 horas as mudas do RCP 8.5 apresentaram-se 23% mais negativo que as conduzidas na Amazônia atual (Figura 8). Nos horários mais estressantes, o potencial hídrico das mudas conduzidas no cenário RCP 8.5 foi 19% mais negativo às 10:00 horas e 30% às 12:00 horas em relação aquelas do Amazônia atual (Figura 8). Além disso, às 12:00 horas ocorreu o efeito dos níveis de disponibilidade hídrica (p<0,01), onde mudas irrigadas e estressadas do cenário RCP 8.5 apresentaram potencial hídrico 28% e 32% mais negativo que na Amazônia atual, respectivamente. Ademais, o efeito dos níveis de disponibilidade hídrica foi mais acentuado às 12:00 horas no cenário RCP 4.5, onde as mudas estressadas apresentaram potencial hídrico 42% mais negativo que as mudas irrigadas. Na avaliação às 15:00 horas (Figura 8), observa-se que o cenário mais estressante para o potencial hídrico das mudas de jaborandi foi o RCP 8.5, 26% mais negativos que a Amazônia atual.

Figura 8. Potencial hídrico (às 04:00, 10:00, 12:00 e às 15:00 horas), de folhas de mudas de jaborandi conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de irrigação (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre os cenários climáticos (Tukey, p≤0,05). Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

O efeito dos diferentes cenários climáticos e níveis de disponibilidade hídrica sobre as mudas de jaborandi também foram observados pelo CWSI (Figura 9), sendo o horário de 12:00 horas o mais estressante (Figura 9B). O CWSI se diferenciou estatisticamente tanto entre os cenários como entre os níveis de disponibilidade hídrica (p≤0,05). O efeito dos cenários foi mais expressivo em mudas sob estresse hídrico. Mudas sob estresse hídrico às 10:00 horas nos cenários com aumento da concentração de CO₂, temperatura e DPV apresentaram CWSI maior. O RCP 8.5 obteve CWSI 23% maior que a Amazônia atual (Figura 9A). Por outro lado, às 12:00 horas este efeito foi reduzido, mudas do RCP 8.5 apresentaram CWSI 20% maior que a Amazônia atual (Figura 9B). Analisando o efeito dos níveis de disponibilidade hídrica dentro de cada cenário, observa-se maior efeito no RCP 8.5, mudas sob estresse hídrico deste cenário apresentaram CWSI de 48% e de 31% às 10:00 horas e às 12:00 horas, respectivamente, maior que o cenário Amazônia atual.

Figura 9. Crop water stress index (CWSI) medido às 10:00 horas (A) e 12:00 horas (B) de mudas de jaborandi conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de irrigação (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para mudas NS e maiúscula negrita/itálica para mudas S) e letras minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de irrigação por ambienteo. Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

3.3. Parâmetros da florescência da clorofila

A fluorescência da clorofila, apresentada na forma de rendimento guântico e fluorescência mínima, foi influenciada tanto pelas condições dos cenários climáticos como pelos níveis de disponibilidade hídrica (p<0,001, Figura 10A). O rendimento quântico (F_v/F_m) às 4:00 horas apenas se diferenciou no cenário RCP 4.5, os demais cenários apresentaram F_v/F_m médio de 0,64 (Figura 10A). Por outro lado, às 12:00 horas o efeito dos cenários sobre o F_v/F_m ocorreu somente em mudas submetidas ao estresse hídrico, sendo o RCP 4.5 o mais afetado, sendo que mudas sob estresse hídrico deste cenário reduziram o F_v/F_m em 56% em relação a Amazônia atual (Figura 10B). Avaliando o efeito dos níveis de disponibilidade hídrica sobre o F_v/F_m dentro de cada cenário, nota-se que no RCP 4.5 foi o mais afetado, mudas estressadas deste cenário reduziram 66% do rendimento quântico.

Figura 10. Rendimento quântico (F_v/F_m) e fluorescência mínima (F_0) às 04:00 horas (A) e às 12:00 horas (B), em folhas de mudas de jaborandi conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de irrigação (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para mudas NS e maiúscula negrita/itálica para mudas S) e letras minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de irrigação por ambienteo. Para Fv/Fm (A, 4:00 horas) letras minúsculas comparam a diferença estatística entre os cenários. Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

Quanto aos resultados da fluorescência mínima (F₀), nota-se que ocorreu uma maior limitação da eficiência na recuperação da fluorescência no RCP 4.5 e em mudas sob estresse hídrico. Às 4:00 horas as mudas submetidas ao estresse hídrico do cenário RCP 4.5 foram mais afetadas, ocorreu um aumento de F₀ em 14% em relação ao Amazônia atual (Figura 10C). Às 12:00 horas o cenário RCP 4.5 também foi o mais estressante, apresentou um F₀ 16% maior que a Amazônia atual (Figura 10D), além disso observa-se que o aumento da concentração de CO₂ beneficiou fluorescência mínima do RCP 8.5 às 12:00 horas em mudas irrigadas. Avaliando o efeito dos níveis de disponibilidade hídrica dentro de cada cenário, nota-se que às 4:00 horas somente o Amazônia atual não foi afetado significativamente, sendo o RCP 4.5 o mais influenciado, mudas sob estresse hídrico deste cenário apresentaram aumento 29% do F₀. Além disso, às 12:00 horas o efeito do estresse hídrico também foi mais forte no cenário RCP 4.5 com um aumento de F₀ em 37%,

diferentemente do RCP 8.5, que o estresse hídrico foi compensado pelo aumento da concentração de CO₂.

A clorofila das mudas de jaborandi também foi afetada pelos cenários climáticos (p≤0,03, Figura 11). Os cenários enriquecidos com CO₂ apresentaram uma leve redução da clorofila *a*, sobretudo no RCP 4.5 que diminuiu em 10% em relação ao Amazônia atual (Figura 11A). A mesma tendência ocorreu para a clorofila *b*, mudas conduzidas nos cenários enriquecidos com CO₂ apresentaram uma redução, sendo mais afetado no RCP 4.5 que diminuiu em 34% em relação a Amazônia atual (Figura 11B). As clorofilas *a* e *b* não foram penalizadas pelos níveis de disponibilidade hídrica.

Figura 11. Clorofila *a* (A) e clorofila *b* (B) de mudas de jaborandi conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de irrigação (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, $p \le 0.05$). Os dados são médias \pm desvio padrão.



Fonte: a autora.

3.4. Determinação da atividade enzimática

Os diferentes cenários climáticos e níveis de disponibilidade hídrica afetaram a atividade enzimática das mudas de jaborandi. Os resultados revelam que as enzimas superóxido dismutase (SOD) e peroxidase do pirogalol (POX) tiveram a produção afetada pelos cenários climáticos (p<0,001, Figura 12A e B). A atividade da enzima SOD decresceu à medida que aumentou a concentração de CO₂ dos cenários, houve uma redução de 55% no RCP 8.5 em relação a Amazônia atual, indicando que o enriquecimento com CO₂ favoreceu a atividade da SOD (Figura 12A). Por outro lado, a POX apresentou comportamento contrário ao da SOD, ou seja, à medida que aumentou a concentração de CO₂ dos cenários a atividade desta enzima também cresceu, obtendo uma atividade 44% maior no cenário RCP 8.5 que o Amazônia atual (Figura 12B). Além disso, o efeito dos tratamentos de níveis de

disponibilidade hídrica também diferiu entre si para as enzimas SOD e POX, mostrando que as mudas sob estresse hídrico aumentaram a atividade enzimática em 17 e 19% na SOD e POX, respectivamente.

Figura 12. Efeitos da atividade de enzimas antioxidantes, superóxido dismutase (A, SOD), Peroxidase (B, POX) e Catalase (C, CAT) em folhas de mudas de jaborandi conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de irrigação (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para mudas NS e maiúscula negrita/itálica para mudas S) e minúsculas representam diferença estatística significativas entre tratamentos estatística entre os níveis de irrigação por ambienteo. Os dados são médias ± desvio padrão.



A atividade da enzima catalase (CAT) foi afetada pelos cenários climáticos e níveis de disponibilidade hídrica (p≤0,01, Figura 12C). Mudas irrigadas apresentaram maior atividade da CAT no cenário RCP 4.5. Por outro lado, em mudas sob estresse hídrico a atividade desta enzima cresceu à medida que aumentou a concentração de CO₂, promovendo um aumento de 55% da atividade enzimática no RCP 8.5, indicando que o aumento a concentração de CO₂, temperatura do ar, DPV e o estresse hídrico promovem maior produção de EROs. Avaliando o efeito dos níveis de disponibilidade hídrica sobre a CAT dentro de cada cenário, percebe-se que o efeito mais expressivo ocorreu no RCP 8.5, onde mudas sob estresse hídrico obtiveram um aumento de 68% na atividade desta enzima.

4. Discussão

O crescimento e a produção de massa seca das mudas de jaborandi foram afetados pelos cenários climáticos (Figura 6 e 7). O cenário RCP 8.5 reduziu a produção de massa seca, o crescimento em altura, diâmetro e área foliar das mudas. O incremento de CO₂ estimula a fotossíntese por atuar como "fertilizante" nos processos fotossintéticos (MARTINEZ et al., 2015), no entanto associar o aumento da concentração de CO₂, da temperatura do ar e DPV, além do estresse hídrico em mudas de jaborandi, resultou em uma redução da produção de massa seca total (Figura 7). É importante destacar que a elevada concentração de CO₂ incrementa a taxa fotossintética e a biomassa (LEAKEY et al., 2009). Por outro lado, a elevação da temperatura aumenta a proporção entre perda fotorrespiratória de carbono e ganho fotossintético, tendo assim um efeito oposto ao do aumento da concentração CO₂ (LONG, 1991), levando a uma redução do crescimento das mudas.

Em todos os cenários climáticos estudados o estresse hídrico reduziu as variáveis de crescimento, exceto a massa seca da raiz nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 (Figura 7C). Este resultado mostra que as mudas de jaborandi dos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 conseguiram alocar mais carbono para as raízes quando submetidas a déficit hídrico. Em experimentos com demanda atmosférica e concentrações de CO₂ fixas, outros autores observaram que as plantas respondem ao déficit hídrico direcionando carboidratos para crescimento do sistema radicular (QUARESMA, 2016; NÓIA JÚNIOR et al., 2019). Os resultados deste estudo indicam que a alocação de carboidrato para raiz em condições de déficit hídrico depende, também, da concentração atmosférica de CO₂ e da temperatura. Resultados semelhantes aos deste estudo também foram encontrados para outras espécies da Amazônia, em estudos avaliando o estresse hídrico (SILVESTRE et al., 2017).

O estresse hídrico possui efeito inibidor sobre o crescimento de plantas (TARDIEU et al., 2011; ZLATEV; LIDON, 2012). Resultado de uma complexa interação entre os processos fisiológicos e o status hídrico da planta, a redução da condutância estomática e do mesofilo é a principal causa da atenuação das taxas fotossintéticas sob estresse hídrico (CANO et al., 2014; WARREN et al., 2011). Outros autores indicam que a inibição da atividade da ribulose-1,5-bisphosphate-carboxylase-oxygenase (Rubisco) e a redução da capacidade de regeneração da

ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) são, também, importantes inibidores da fotossíntese (TEZARA et al., 2002; THIMMANAIK et al., 2002).

O status hídrico das mudas de jaborandi, avaliado através do potencial hídrico e do índice CWSI, foi afetado pelos cenários climáticos e pelo estresse hídrico. Avaliado ao longo do dia, o potencial hídrico, foi afetado principalmente no cenário RCP 8.5, onde mesmo as mudas irrigadas apresentaram resultados crescente até as 12 pm (de -0,66 MPa às 4:00 horas até 2,31 MPa às 12:00 horas, Figura 8). Na avaliação realizada às 4am, houve efeito dos cenários, o RCP 8.5 apresentou potencial hídrico mais negativo que o da Amazônia atual, evidenciando o efeito estressante do aumento de temperatura e DPV sobre o status hídrico das mudas. Durante a noite, quando a transpiração é baixa e a planta se reidrata, o potencial hídrico tende a ser menos negativo (LACERDA, 2007), mostrando que se as condições do RCP 8.5 não fossem estressantes os valores do potencial hídrico analisados às 4:00 horas seriam estatisticamente iguais ao da Amazônia atual. Além disso, este efeito foi ainda mais pronunciado às 12:00 horas, quando a transpiração é máxima e a pressão negativa no xilema alcança um valor mais negativo, onde as mudas sob estresse hídrico do cenário RCP 8.5 apresentaram potencial hídrico de -2,5 MPa (Figura 8). Este efeito sobre o potencial hídrico também foi encontrado em espécies amazônicas em estudos avaliando o efeito do aumento da temperatura, DPV e estresse hídrico no substrato (OLIVEIRA et al., 2019; SILVESTRE et al., 2017).

O índice CWSI também foi afetado pelos cenários climáticos e principalmente pelo estresse hídrico, sendo o horário mais estressante às 12:00 horas. O CWSI varia de 0 a 1, onde 0 representa uma condição em que a planta está bem hidratada e o 1 uma condição não transpirante, ou seja, totalmente estressante (JACKSON et al., 1981; VAZQUEZ, 2013). O indicativo limiar de estresse é de 0,7 (BELLVERT et al., 2014; MATESE et al., 2018), contudo pode variar entre espécies. Por exemplo, Bellvert et al. (2014) relata que valores de CWSI para videira entre 0,3 e 0,5 é considerado moderadamente estressada e igual ou acima de 0,7 observa-se um estresse severo. Assim, os resultados deste estudo mostram, por meio do CWSI, que a limitação causada pelo estresse hídrico, bem como as condições estressantes do cenário RCP 8.5, causaram alterações nos processos de dissipação de calor e resfriamento foliar das mudas de jaborandi, levando ao aumento da temperatura foliar (Figura 9). Segundo García-Tejero et al. (2016) e Pou et al. (2014), existe uma

forte correlação entre temperatura foliar e a abertura estomática, o que indica que o fechamento estomático sob condições de alto DPV e/ou baixa disponibilidade hídrica podem ter ocasionado o aumento do CWSI.

A fluorescência da clorofila das mudas de jaborandi também foram sensíveis aos cenários climáticos e ao estresse hídrico, promovendo um efeito negativo no PSII do jaborandi, sobretudo ao meio dia (Figura 10). Este resultado indica que o aumento da concentração de CO₂, temperatura, DPV e o estresse hídrico reduz o fluxo de elétrons no processo fotossintético levando a uma menor eficiência do fotossistema II, consequentemente uma redução do crescimento das mudas. O rendimento quântico (F_v/F_m), variável que mede a eficiência da cadeia de transferência de elétrons do PSII (WU et al., 2018), apresentou às 4:00 horas diferença entre os cenários climáticos, indicando que ocorreu um leve dano ao fotossitema II (PSII), visto que as mudas não recuperaram o PSII totalmente durante a noite, no cenário RCP 8.5 por exemplo obteve F_v/F_m de 0,64 uma faixa abaixo do normal, que no geral varia entre 0,77 e 0,81 para maioria das espécies de plantas sob condições não estressantes (MURCHIE; LAWSON, 2013; ZHA et al., 2017). Às 12:00 horas o efeito conjunto do aumento de CO₂, temperatura e DPV reduziu o F_v/F_m, chegando a 0,51 no cenário RCP 8.5 em mudas irrigadas e de 0,20 no RCP 4.5 nas mudas sob estresse hídrico, mostrando que ocorreu uma inativação da fotoquímica do PSII e/ou do aumento na dissipação de energia térmica de antenas de clorofila associadas a PSII (ADAMS et al., 2013).

Nos dois horários avaliados as mudas sob estresse hídrico apresentaram maior fluorescência mínima (F₀), principalmente no RCP 4.5, mostrando que a dissipação de calor ocorreu de forma descontrolada, causado pelo fechamento estomático, pelo aumento do potencial hídrico e CWSI, produzindo um excesso de excitação dentro das folhas (THWE; KASEMSAP, 2014). Este aumento de F₀ pode indicar alterações estruturais nos pigmentos das antenas, como dissociação dos pigmentos das antenas coletoras de luz do complexo principal do PSII (MISHRA; TERASHIMA, 2003; MISHRA et al., 2007).

Os cenários climáticos também afetaram as clorofilas (*a* e *b*), sobretudo no RCP 4.5, promovendo uma redução na clorofila das mudas de jaborandi. A elevada concentração de CO₂, o aumento da temperatura e o déficit hídrico, são fatores que reduzem o conteúdo de clorofila nas folhas, como indicado por diversos autores (CEULEMANS; MOUSSEAU, 1994; WULLSCHLEGER et al., 1992; JORDAN, et al.,

2016; ŠPRTOVÁ et al., 2003; KALINA et al., 2001; HASANUZZAMAN et al., 2013; MATHUR et al., 2014; PERDOMO et al., 2017). Além disso, a elevada concentração de CO₂ aumenta a formação de centros de reação inativos ou danificados do fotossistema II, modifica proteínas da membrana tilacóide envolvidas no transporte de elétrons (HIDEG; STRID, 2017). Estes fatores podem ter causado da redução a absorção de fótons pelas folhas (Figura 11).

Os parâmetros de fluorescência da clorofila F_v/F_m e F₀ indicam que houve alterações das reações fotoquímicas, apontando que a redução da cadeia de transporte de elétrons pode promover danos fotoinibidores e/ou foto-oxidativos nos dois fotossistemas, como indicado pelos resultados deste estudo (Figura 10). Estes danos geram um desequilíbrio subsequente entre as reações fotoquímicas e bioquímicas na fotossíntese, induzindo a superprodução de espécies reativas de oxigênio (ERO), especialmente nos cloroplastos, resultando em estresse oxidativo que pode danificar os lipídios da membrana e o fotossistema (DEMIDCHIK, 2015; MATHUR et al., 2014; CHOUDHURY et al., 2017), como também indicado nesta pesquisa (Figura 12).

A atividade enzimática foi influenciada pelos cenários climáticos, especialmente para mudas sob estresse hídrico. Os diferentes mecanismos relacionados à tolerância das plantas ao estresse abiótico, o sistema de defesa antioxidante, que consiste em diferentes enzimas (POX, SOD, APX) e compostos antioxidantes (ascorbato, glutationa, tocoferol, etc.) realizam um importante papel protetor contra efeitos deletérios da ERO (MITTLER, 2002). O estresse causado pelos cenários e restrição hídrica mostram que houve estresse oxidativo nas enzimas, evidenciando que o aumento da atividade enzimática ocorreu em função da maior produção de EROs, como O_2^- , H_2O_2 e OH⁻ (LI et al., 2017).

Os resultados deste estudo também indicam que a formação de EROs afetou negativamente o funcionamento da cadeia transportadora de elétron, uma vez que, a cadeia opera em ambientes aeróbicos, como pôde ser observado pelos parâmetros de fluorescência F_v/F_m , F_0 e clorofila *a* e *b* (Figura 10 e 11). A ativação do sistema antioxidante é uma regulação fisiológica interna em resposta aos estímulos ambientais (SALAZAR-PARRA et al., 2012). Estudos revelam que em condições adversas, a planta é protegida contra o efeito de EROs pelo aumento das atividades de enzimas antioxidantes (Li et al., 2017; He et al., 2014). Vale a pena ressaltar que o sistema antioxidante age em conjunto, o H₂O₂ em função de sua toxidade é

dismutado em H₂O e O₂ pela enzima CAT, que atua para reduzir os efeitos citotóxicos no vegetal (SHEHAB et al., 2010). O aumento da atividade enzimática causado pelo estresse hídrico, também encontrado por TANG et al. (2018) avaliando Cucumis sativus L, SONI; ABDIN (2017) estudando Artemisia annua L, OMIDI et al. (2018) em L. ibérica, e (WANG et al., 2019) em Prunus persicae L.

5. Conclusão

Os resultados encontrados neste estudo mostram que os cenários climáticos RCP 4.5 e RCP 8.5 reduzem o crescimento do jaborandi e que o estresse hídrico é um dos efeitos mais limitantes e proeminentes. As mudas de jaborandi apresentaram maior produção de massa seca total quando conduzidas na Amazônia atual. O efeito combinado do aumento da concentração de CO₂, da temperatura do ar e DPV limitou o potencial hídrico foliar, parâmetros de fluorescência e a atividade enzimática, resultando em uma limitação da produção massa seca total. Além disso, o estresse hídrico atuou sobretudo no status hídrico, fluorescência da clorofila e principalmente no crescimento em altura e na massa seca da parte aérea das mudas de jaborandi.

6. Referências

ABIQUIFI, 2019. Associação Brasileira da Indústria Farmoquímica e de Insumos Farmacêuticos. Disponível em: http://abiquifi.org.br/publicacoes/abiquiflashes. Acesso em: 12 dez. 2019.

ABREU, I. N.; MAZZAFERA, P.; EBERLIN, M. N.; ZULLO, M. A. T.; SAWAYA, A. C. H. F. Characterization of the variation in the imidazole alkaloid profile of *Pilocarpus microphyllus* in different seasons and parts of the plant by electrospray ionization mass spectrometry fingerprinting and identification of novel alkaloids by tandem mass spe. **Rapid Communications in Mass Spectrometry**, v. 21, n. 7, p. 1205–1213, 2007. doi: 10.1002 / rcm.2942

ADAMS, W. W.; MULLER, O.; COHU, C. M.; DEMMIG-ADAMS, B. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? **Photosynthesis Research**, v. 117, n. 1–3, p. 31–44, 2013. doi: 10.1007 / s11120-013-9849-7

AGBAN, Y.; LIAN, J.; PRABAKAR, S.; SEYFODDIN, A.; RUPENTHAL, I. D. Nanoparticle cross-linked collagen shields for sustained delivery of pilocarpine hydrochloride. **International Journal of Pharmaceutics**, v. 501, n. 1–2, p. 96–101, 2016. doi:10.1016/j.ijpharm.2016.01.069 ALLEN JR, L. H., PRASAD, P.V.V. Crop responses to ecarbon dioxide. **Encyclopedia of Plant and Crop Science**, p. 346–348, 2004.

CANO, F. JAVIER; LÓPEZ, ROSANA; WARREN, CHARLES R. Implications of the mesophyll conductance to CO₂ for photosynthesis and water-use efficiency during long-term water stress and recovery in two contrasting *Eucalyptus* species. **Plant, Cell & Environment**, v. 37, n. 11, p. 2470–2490, nov. 2014. Disponível em: http://doi.wiley.com/10.1111/pce.12325>.

CEULEMANS, B. R., MOUSSEAU, M. Effects of elevated atmospheric _{CO2} on woody plants. **New Phytologist Trust**, v. 127, n. 3, p. 425–446, 1994.

CHOUDHURY, F.K.; RIVERO, R.M.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, v. 90, n. 5, p. 856–867, 2017. doi: 10.1111 / tpj.13299

CNCFLORA, 2012. *Pilocarpus microphyllus* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2012.2 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em: http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/pt-br/profile/Pilocarpus microphyllus>. Acesso em: 12 dez. 2019.

DE OLIVEIRA, H.O; DE CASTRO, G.L.S.; CORREA, L.O.; SILVESTRE, W.V.D.; DO NASCIMENTO, S.V.; DA SILVA VALADARES, R.B.; OLIVEIRA, G. C.; SANTOS, R.I.N.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H.A. Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of young *Euterpe oleracea* palms to drought. **Photosynthesis Research**, v. 140, n. 2, p. 189–205, 24 maio 2019. doi: 10.1007 / s11120-018-0597-6

DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 109, p. 212–228, jan. 2015. Disponível em:

https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0098847214001750.

DIKŠAITYTĖ, A.; VIRŠILĖ, A.; ŽALTAUSKAITĖ, J.; JANUŠKAITIENĖ, I.; JUOZAPAITIENĖ, G. Growth and photosynthetic responses in *Brassica napus* differ during stress and recovery periods when exposed to combined heat, drought and elevated CO2. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 142, p. 59–72, 2019. doi:10.1016/j.plaphy.2019.06.026

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. **Sustain. Agric.** Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. p. 153–188. Disponível em: http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-2666-8_12>.

FAUSET, S.; OLIVEIRA, L.; BUCKERIDGE, M.; FOYER, C. H.; GALBRAITH, D.; TIWARI, R.; GLOOR, M. 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, p. 28–39, 2019. doi:10.1016/j.envexpbot.2018.10.030 FENG, GUAN-QIAO; LI, YI; CHENG, ZONG-MING (Max). Plant Molecular and Genomic Responses to Stresses in Projected Future CO₂ Environment. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 33, n. 2–3, p. 238–249, 2014. Disponível em: http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/07352689.2014.870421.

GIL-MONTOYA, J.; SILVESTRE, F.; BARRIOS, R.; SILVESTRE-RANGIL, J. Treatment of xerostomia and hyposalivation in the elderly: A systematic review. **Medicina Oral Patologia Oral y Cirugia Bucal**, e355 – e366. doi:10.4317/medoral.20969

GOLDSTEIN, A.; TURNER, W.R.; GLADSTONE, J.; HOLE, D.G. The private sector's climate change risk and adaptation blind spots. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 1, p. 18–25, 2019. doi: 10.1038 / s41558-018-0340-5

GOMES, V. H. F.; VIEIRA, I. C. G.; SALOMÃO, R. P.; TER STEEGE, H. Amazonian tree species threatened by deforestation and climate change. **Nature Climate Change**, v. 9, n. 7, p. 547–553, 2019. doi:10.1038/s41558-019-0500-2

GUO, X.-Y.; ZHANG, X.-S.; HUANG, Z.-Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, n. 2, p. 79–87, 2010. Disponível em: https://academic.oup.com/jpe/article-lookup/doi/10.1093/jpe/rtq007>.

HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; ALAM, M.; ROYCHOWDHURY, R.; FUJITA, M. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 5, p. 9643–9684, 2013. doi:10.3390/ijms14059643

HE, Y.; YANG, J.; ZHU, B.; ZHU, Z. Low Root Zone Temperature Exacerbates the Ion Imbalance and Photosynthesis Inhibition and Induces Antioxidant Responses in Tomato Plants Under Salinity. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 13, n. 1, p. 89–99, 2014. doi:10.1016/s2095-3119(13)60586-9

HIDEG, É.; STRID, A. The effects of UV-B on the biochemistry and metabolism of plants. **UV-B Radiat. plant life Mol. Biol. to Ecol.** Wallingford: CABI, 2017. p. 90–110. Disponível em: http://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20173304605>.

HIKOSAKA, K.; ISHIKAWA, K.; BORJIGIDAI, A.; MULLER, O.; ONODA, Y.Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 291–302, 1 jan. 2006. doi:10.1093/jxb/erj049

Hubbell, S. P.; He, F.; Condit, R.; Borda-de-Agua, L.; Kellner, J.; ter Steege, H. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. Supplement 1, p. 11498–11504, 2008. doi:10.1073/pnas.0801915105

INPE. 2019A. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. A estimativa da taxa de desmatamento por corte raso para a Amazônia Legal em 2019 é de 9.762 km². Disponível em: http://www.inpe.br/noticias/noticia.php?Cod_Noticia=5294. Acesso

em: 19 nov. 2019.

INPE.2019b. **Programa Queimadas Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais**. Disponível em:

<http://queimadas.dgi.inpe.br/queimadas/aq1km/?fbclid=IwAR082UkVVIZQZLL1ArLh mQzIAuQQg9QqqZdCfMMtlrjGnIx5nLOmfGy7RD0>. Acesso em: 12 dez. 2019.

IPCC. INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. Climate change 2014: synthesis report. In: PACHAURI, R.K., MEYER, L.A (Org.). . Contrib. Work. Groups I, II III to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang. Pachauri, ed. [S.I: s.n.], 2014. p. 151 p.

______. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). In: [EDENHOFER, O., R. PICHS-MADRUGA, Y. SOKONA, E. FARAHANI, S. KADNER, K.; SEYBOTH, A. ADLER, I. BAUM, S. BRUNNER, P. EICKEMEIER, B. KRIEMANN, J. SAVOLAINEN, S. SCHLÖMER, C. VON STECHOW, T. Zwickel and J.C.; (EDS.)]., Minx (Org.). . **Clim. Chang. 2014 Mitig. Clim. Chang. Contrib. Work. Gr. III to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang.** Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.: [s.n.], [s.d.]. . Disponível em: <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/ipcc_wg3_ar5_full.pdf>.

JORDAN, B. R.; STRID, Å; WARGENT, J. J. What Role Does UVB Play in Determining Photosynthesis? in: Pessarakli, M. (ed.) Handbook of Photosynthesis, 3rd edition. CRC Press, Boca Raton, Florid , 2016, p. 275–286. Disponível em: <http://www.crcnetbase.com/doi/10.1201/b19498-21>.

KALINA, J., URBAN, O., ČAJÁNEK, M., KURASOVÁ, I., ŠPUNDA, V., & MAREK, M. V. Different Responses of Norway Spruce Needles from Shaded and Exposed Crown Layers to the Prolonged Exposure to Elevated CO₂ Studied by Various Chlorophyll a Fluorescence Techniques. **Photosynthetica**, v. 39, n. 3, p. 369–376, 2001.

LEAKEY, A. D. B.; AINSWORTH, E. A.; BERNACCHI, C. J.; ROGERS, A.; LONG, S. P.; ORT, D. R. 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. doi:10.1093/jxb/erp096

LEAKEY, ANDREW D.B.; URIBELARREA, M.; AINSWORTH, E. A.; NAIDU, S. L.; ROGERS, A.; ORT, D. R.; LONG, S. P. Photosynthesis, Productivity, and Yield of Maize Are Not Affected by Open-Air Elevation of CO₂ Concentration in the Absence of Drought. **Plant Physiology**, v. 140, n. 2, p. 779–790, 2006. doi:10.1104/pp.105.073957

LEE, JUNG-EUN; BOYCE, KEVIN. Impact of the hydraulic capacity of plants on water and carbon fluxes in tropical South America. **Journal of Geophysical Research**, v. 115, n. D23, p. D23123, 2010. Disponível em: http://doi.wiley.com/10.1029/2010JD014568>.

LI, J.; CANG, Z.; JIAO, F.; BAI, X.; ZHANG, D.; ZHAI, R. Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, v. 16, n. 1, p. 82–88, 2017. doi:10.1016/j.jssas.2015.03.001

LONG, S. P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? **Plant, Cell and Environment**, v. 14, n. 8, p. 729–739, out. 1991. Disponível em: ">http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01439.x>

VERAS, L.M.; GUIMARÃES, M.A.; CAMPELO, Y.D.; VIEIRA, M.M.; NASCIMENTO, C.; LIMA, D. F.; VASCONCELOS, L.; NAKANO, E.; KUCKELHAUS, S.S.; BATISTA, M.C.; LEITE, J.R.; MORAES. J. Activity of Epiisopiloturine against Schistosoma mansoni. **Current Medicinal Chemistry**, v.19, p. 2051-2058, 2012. doi:10.2174/092986712800167347

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral. [S.I: s.n.], 2005.

MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Photosynthesis: Response to high temperature stress. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 137, p. 116–126, 2014. Disponível em: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1011134414000190>.

MEINSHAUSEN, M.; SMITH, S. J.; CALVIN, K.; DANIEL, J. S.; KAINUMA, M. L. T.; LAMARQUE, J.-F.; MATSUMOTO, K.; MONTZKA, S. A.; RAPER, S. C. B.; RIAHI, K.; THOMSON, A.; VELDERS, G. J. M.; VAN VUUREN, D. P. P. The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. **Climatic Change**, v. 109, n. 1-2, p. 213-241, 2011. doi:10.1007/s10584-011-0156-z

MISHRA, A.N., SRIVASTAVA, A., STRASSER, R.J. Elastic and plastic responses of Viciafaba leaves to high temperature and high light stress. In: Gordon Conference onTemperature stress in plants. p. **Ventura**, USA, 25–30 Jan., 2007.

MISHRA, A.N., TERASHIMA, I. Changes in photosystem activities during adapta-tion of *Vicia faba* seedlings to low, moderate and high temperature. **Plant Cell Physiology**, v. Abstract, p. Annual Symposium JSPP, Nara. Japan 27-29 March, 2003.

MITTLER, Ron. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 9, p. 405–410, set. 2002. Disponível em: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138502023129.

MOUTINHO, Paulo; GUERRA, Raissa; AZEVEDO-RAMOS, Claudia. Achieving zero deforestation in the Brazilian Amazon: What is missing? **Elementa: Science of the Anthropocene**, v. 4, p. 000125, 16 set. 2016. Disponível em: http://www.elementascience.org/articles/10.12952/journal.elementa.000125.

MURCHIE, E.H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 3983–3998, out. 2013. Disponível em: https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/ert208>.

NOAA. **National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)**. Disponível em: http://co2now.org/Current-CO2/CO2-Now/noaa-mauna-loa-CO2-data.html%0Ahttps://www.co2.earth/monthly-co2. Acesso em: 24 mar. 2019.

NÓIA JÚNIOR, R., DE, S.; PEZZOPANE, J. E. M.; VINCO, J. S.; XAVIER, T. M. T.; CECÍLIO, R. A.; PEZZOPANE, J. R. M. Characterization of photosynthesis and transpiration in two rubber tree clones exposed to thermal stress. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, p. 785-794. 2018.

NÓIA JÚNIOR, R. DE S.; AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; FONSECA, M. D. S.; CÂMARA DA SILVA, A. P.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. **Journal of Forestry Research**, v. 1, p. 1-10, 2019.

OMIDI, H.; SHAMS, H.; SAHANDI, M. S.; RAJABIAN, T.; MIRANSARI, M. Balangu (*Lallemantia* sp.) growth and physiology under field drought conditions affecting plant medicinal contente. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 130, p. 641-646, 2018.

PERDOMO, J.A.; CAPÓ-BAUÇÀ, S.; CARMO-SILVA, S.; GALMÉS, J. "Rubisco and Rubisco Activase Play an Important Role in the Biochemical Limitations of Photosynthesis in Rice, Wheat, and Maize under High Temperature and Water Deficit." **Frontiers in Plant Science,** v. 8, p.13, 2017. http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2017.00490/full.

QIAO, Y.; MIAO, S.; LI, Q.; JIN, J.; LUO, X.; TANG, C. Elevated CO2 and temperature increase grain oil concentration but their impacts on grain yield differ between soybean and maize grown in a temperate region. **Science of The Total Environment**, v. 666, p. 405–413, 2019. doi:10.1016/j.scitotenv.2019.02.149

RAY, D.; DEY, S.K.; DAS, G. Significance of the Leaf Area Ratio in Hevea brasiliensis Under High Irradiance and Low Temperature Stress. **Photosynthetica**, v. 42, n. 1, p. 93–97, 2004. Disponível em: http://link.springer.com/10.1023/B:PHOT.0000040575.92512.ab>.

ROCHA, J. A.; VASCONCELOS, S.; SILVA, F. M. M.; MELO, A. J.; SILVA, M. F. S.; MIRANDA, J. A. L.; BENKO-ISEPPON, A. M.; ANDRADE, I. M. ISSR Primer Selection for Genetic Variability Analyses with Jaborandi (*Pilocarpus microphyllus* Stapf ex Wardlew., Rutaceae). **Forest Research: Open Access**, v. 126, p. 01-05, 2014. doi: 10.4172/2168-9776.1000126

SALAZAR-PARRA, C.; AGUIRREOLEA, J.; SÁNCHEZ-DÍAZ, M.; IRIGOYEN, J. J.; MORALES, F. Climate change (elevated CO₂, elevated temperature and moderate drought) triggers the antioxidant enzymes' response of grapevine cv. *Tempranillo*, avoiding oxidative damage. **Physiologia Plantarum**, v. 144, n. 2, p. 99–110, fev. 2012. doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01524.x.

SAMPAIO, G.; NOBRE, C.; COSTA, M. H.; SATYAMURTY, P.; SOARES-FILHO, B. S.; CARDOSO, M. Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion. **Geophysical Research Letters**, v. 34, n. 17, p. L17709, 13 set. 2007. doi:10.1029/2007gl030612

SEEG BRASIL. System Study Greenhouse Gas Emissions Estimates (SEEG). Disponível em: http://plataforma.seeg.eco.br/total_emission>. Acesso em: 6 out. 2019.

SHEHAB, G. G., AHMED, O. K., EL-BELTAGI, H. S. Effects of Various Chemical Agents for Alleviation of Drought stress in rice plants (*Oryza sativa* L.). **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 38, p. 139–148, 2010.

SILVA, V. G.; SILVA, R. O.; DAMASCENO, S. R.; CARVALHO, N. S.; PRUDÊNCIO, R. S.; ARAGÃO, K. S.; GUIMARÃES, M. A.; CAMPOS, S. A. VÉRAS, L. M.; GODEJOHANN, M.; LEITE, J. R.; BARBOSA, A. L.; MEDEIROS, J. V. Antiinflammatory and Antinociceptive Activity of Epiisopiloturine, an Imidazole Alkaloid Isolated from *Pilocarpus microphyllus*. **Journal of Natural Products**, v. 76, n. 6, p. 1071–1077, 28 jun. 2013. Disponível em: <https://pubs.acs.org/doi/10.1021/np400099m>.

SILVESTRE, W. V. D.; SILVA, P. A.; PALHETA, L. F.; DE OLIVEIRA NETO, C. F.; SOUZA, R. O. R. M.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Differential tolerance to water deficit in two açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) plant materials. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 1, p. 4, 21 jan. 2017. doi:10.1007/s11738-016-2301-9

SONI, PRIYANKA; ABDIN, MALIK Z. Water deficit-induced oxidative stress affects artemisinin content and expression of proline metabolic genes in *Artemisia annua* L. **FEBS Open Bio**, v. 7, n. 3, p. 367–381, mar. 2017. Disponível em: http://doi.wiley.com/10.1002/2211-5463.12184>.

ŠPRTOVÁ, M.; ŠPUNDA, V.; KALINA, J.; MAREK, M.V. Photosynthetic UV-B Response of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Saplings. **Photosynthetica**, v. 41, n. 4, p. 533–543, 2003. doi:10.1023/b:phot.0000027517.80915.1b

STITT, M. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. **Plant, Cell and Environment**, v. 14, n. 8, p. 741–762, out. 1991. Disponível em: ">http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01440.x>.

SUN, Q.; MIAO, C.; HANEL, M.; BORTHWICK, A. G. L.; DUAN, Q.; JI, D.; LI, H. Global heat stress on health, wildfires, and agricultural crops under different levels of climate warming. **Environment International**, v. 128, p. 125-136. 2019. doi:10.1016/j.envint.2019.04.025

TANG, Y.-Y.; YUAN, Y.-H.; SHU, S.; GUO, S.-R. Regulatory mechanism of NaCl stress on photosynthesis and antioxidant capacity mediated by transglutaminase in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. **Scientia Horticulturae**, v. 235, p. 294–306, 2018. doi:10.1016/j.scienta.2018.02.045

TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 3, p. 283–289, jun. 2011. Disponível em:

https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1369526611000070>.

TEZARA, W.; MITCHELL, V.; DRISCOLL, S. P.; LAWLOR, D. W. Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 375, p. 1781–1791, 1 ago. 2002. Disponível em: https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erf021>.

THIMMANAIK, S.; KUMAR, S. G.; KUMARI, G. J.; SURYANARAYANA, N.; SUDHAKAR, C.; Photosynthesis and the enzymes of photosynthetic carbon reduction cycle in mulberry during water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 40, p. 233–236, 2002.

THWE, A. A., KASEMSAP, P. Quantification of OJIP Fluorescence Transient in Tomato Plants Under Acute Ozone Stress. **Natural Science**, v. 48, p. 665–675, 2014.

URBAN, O.; HRSTKA, M.; HOLUB, P.; VESELÁ, B.; VEČEŘOVÁ, K.; NOVOTNÁ, K.; GRACE, J.; KLEM, K. Interactive effects of ultraviolet radiation and elevated CO₂ concentration on photosynthetic characteristics of European beech saplings during the vegetation season. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 134, p. 20–30, 2019. doi:10.1016/j.plaphy.2018.08.026

VÉRAS, L. M. C.; CUNHA, V. R. R; LIMA, F. C. D. A. GUIMARÃES, M. A.; VIEIRA, M. M.; CAMPELO, Y. D. M.; SAKAI, V. Y.; LIMA, D. F.; CARVALHO JR, P. S.; ELLENA, J. A.; SILVA, P. R. P.; VASCONCELOS, L. C.; GODEJOHANN, M.; PETRILLI, H. M.; CONSTANTINO, V. R. L.; MASCARENHAS, Y. P.; LEITE, J. R. S. A. Industrial Scale Isolation, Structural and Spectroscopic Characterization of Epiisopiloturine from *Pilocarpus microphyllus* Stapf Leaves: A Promising Alkaloid against Schistosomiasis. **PLos One**, v. 8, p.1-11, 2013.

WANG, X.; GAO, Y.; WANG. Q.; CHEN, M. YE, X.; LI, D.; CHEN, X.; LI, L.; GAO, D. 24-Epibrassinolide-alleviated drought stress damage influences antioxidant enzymes and autophagy changes in peach (*Prunus persicae* L.) leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 135, n. October 2018, p. 30–40, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.026>.

WARREN, CHARLES R.; ARANDA, ISMAEL; CANO, F. JAVIER. Responses to water stress of gas exchange and metabolites in Eucalyptus and Acacia spp. **Plant, Cell & Environment**, v. 34, n. 10, p. 1609–1629, out. 2011. Disponível em: ">http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.2011.02357.x>.

WULLSCHLEGER, S. D.; NORBY, R. J.; HENDRIX, D. L. Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. **Tree Physiology**, v. 10, n. 1, p. 21–31, 1 jan. 1992. Disponível em: https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/10.1.21.

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. Disponível em: http://link.springer.com/10.1007/s11120-013-9874-6>.

ZHA, T. -S.; WU, Y. J.; JIA, X.; ZHANG, M. Y.; BAI, Y. J.; LIU, P.; MA, J. Y.; BOURQUE, C. P. -A.; PELTOLA, H. Diurnal response of effective quantum yield of PSII photochemistry to irradiance as an indicator of photosynthetic acclimation to stressed environments revealed in a xerophytic species. **Ecological Indicators**, v. 74, p. 191–197, mar. 2017. doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.027

ZLATKO ZLATEV;FERNANDO CEBOLA LIDON. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 24, n. 1, p. 57–72, 2012. Disponível em: http://www.ejfa.me/index.php/journal/article/view/731.

CAPITULO III

Crescimento de mudas de espécie amazônica sob cenários de mudanças climáticas: uma abordagem ecofisiológica para *Euterpe oleracea*

Resumo: O açaí é uma palmeira nativa da região amazônica de grande interesse nacional e internacional, sobretudo pelos benefícios nutricionais e propriedades medicinais de seus frutos. No entanto, ainda não há informações sobre as respostas ecofisiológicas do açaí frente as mudanças climáticas. Assim, o objetivo deste trabalho foi avaliar o efeito das mudanças climáticas na ecofisiologia de mudas de açaí. Para isso, mudas de açaí foram conduzidas em três cenários climáticos diferentes: Amazônia atual; RCP4.5 (temperatura média atual na Amazônia + 2,5 ° C e 538 ppm de [CO₂]) e RCP 8,5 (+ 4,5 ° C e 936 ppm de [CO₂]). Dentro de cada cenário climático foram aplicados dois níveis de irrigação: mudas mantidas com 90% (não estressadas) e 40% (estressadas) da capacidade de retenção de água do substrato. Avaliou-se as trocas gasosas, status hídrico, parâmetros de fluorescência, atividade enzimática e produção de massa seca. Os resultados mostram que as variáveis de trocas gasosas foram beneficiadas pelo aumento da concentração atmosférica de CO₂ dos cenários RCP4.5 e RCP 8.5 mesmo quando submetidas ao estresse hídrico. As condições do RCP 8.5 foram as mais estressantes para o potencial hídrico. Além disso, as condições do cenário RCP 8.5 reduziu o rendimento quântico, aumentou a fluorescência mínima e atividade enzimática, principalmente sob estresse hídrico, indicando que a condição estressante deste cenário levou a produção de espécies reativas de oxigênio. O aumento da concentração de CO₂ embora tenha beneficiado as trocas gasosas, as mudas não converteram o carbono assimilado em biomassa. Assim os cenários climáticos RCP4.5 e RCP 8.5 apresentaram o menor crescimento e produção de massa seca.

Palavras-chave: Amazônia, açaí, cenários climáticos, estresse hídrico, trocas gasosas

Abstract: Açaí is a palm tree native to the Amazon region of great national and international interest, especially for the nutritional benefits and medicinal properties of its fruits. However, there is still no information on the ecophysiological responses of açaí to climate change. Thus, the objective of this work was to evaluate the effect of climate change on the ecophysiology of açaí seedlings. For that, açaí seedlings were conducted in three different climatic scenarios: current Amazon; RCP4.5 (current average temperature in the Amazon + 2.5 ° C and 538 ppm [CO2]) and RCP 8.5 (+ 4.5 ° C and 936 ppm [CO2]). Within each climatic scenario, two levels of irrigation were applied: seedlings kept at 90% (not stressed) and 40% (stressed) of the water holding capacity of the substrate. Gas exchange, water status, fluorescence parameters, enzyme activity and dry matter production were evaluated. The results show that the gas exchange variables were benefited by the increase in the atmospheric CO2 concentration of the scenarios RCP4.5 and RCP 8.5 even when subjected to water stress. The conditions of RCP 8.5 were the most stressful for water potential. In addition, the conditions of the RCP 8.5 scenario reduced the quantum yield, increased the minimum fluorescence and enzymatic activity, mainly under water stress, indicating that the stressful condition of this scenario led to the production of reactive oxygen species. The increase in CO2 concentration, although it benefited gas exchange, the seedlings did not convert the assimilated carbon into biomass. Thus, the climate scenarios RCP4.5 and RCP 8.5 showed the lowest growth and dry mass production.

Keyword: Amazon, açaí, climatic scenarios, water stress, gas exchange.

1. Introdução

As mudanças climáticas têm sido tema central nas políticas públicas e econômicas de todo o mundo. O aumento da concentração atmosférica de dióxido de carbono (CO₂) que vem ocorrendo gradativamente, atingindo 412 ppm nos dias atuais (NOAA, 2019), tem causado também o aumento da temperatura do ar e a alteração da frequência e intensidade das chuvas (IPCC, 2014). Estudos mostram um aumento de 0,85 °C da temperatura média do ar nos últimos 20 anos (HUANG et al., 2017; CAI et al., 2018; IPCC, 2018; SUN et al., 2019). Previsões para o final do século XXI mostram que a concentração de CO2 pode chegar a 936 ppm (MEINSHAUSEN et al., 2011), o que pode gerar um aumento de 1,0 a 3,7 °C da temperatura. Nas últimas três décadas muitos estudos têm sido relacionado as mudanças no clima em escala global com o desmatamento, indicando os riscos sobre a biodiversidade, serviços ecossistêmicos e na saúde humana (SHUKLA et al., 1990; BETTS et al., 2004; MALHI et al., 2008; OCHOA-QUINTERO et al., 2015; BARLOW et al., 2016; BRONDÍZIO et al., 2016 ; PARRY et al., 2018; ZEMP et al., 2017; RAO et al., 2019).

No Brasil, uma das principais fontes de emissão de gases do efeito estufa é a conversão das florestas em pastagens e terras agrícolas, principalmente na região da floresta amazônica (SEEG-BRASIL, 2016; MOUTINHO et al., 2016). A estimativa do desmatamento médio no período de agosto de 2018 a julho de 2019 na floresta amazônica foi de 9.762 km2, 29,54% maior que o ano anterior (INPE, 2019a). Além disso, a Amazônia também tem sido constantemente atingida por queimadas. Em 2019, por exemplo, o balanço de dados até agosto indica que as queimadas na Amazônia apresentaram altos índices em comparação aos últimos 15 anos e um aumento de 34% em relação ao anterior (INPE, 2019b). As queimadas e o desmatamento têm contribuído para o aquecimento global e ameaçam a conservação da biodiversidade mundial (SAMPAIO et al., 2007), visto que os ecossistemas amazônicos abrigam cerca de 10 a 15% da biodiversidade terrestre (HUBBELL et al., 2008). Um exemplo é o *Euterpe oleracea* (açaí), espécie de grande interesse comercial devido a suas propriedades alimentícias e antioxidantes de seus frutos (OLIVEIRA et al., 2019).

O açaizeiro é uma palmeira nativa da região amazônica (YAMAGUCHI et al., 2015) de grande interesse nacional e internacional (OLIVEIRA et al., 2016),
sobretudo pelos benefícios nutricionais (CANTU-JUNGLES et al., 2017) e propriedades medicinais (OLIVEIRA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2015). A maior produção de açaí ocorre no estado do Pará e destaca o Brasil como maior produtor mundial (IBGE, 2017). O consumo crescente do açaí estimulou a mudança do sistema de produção extrativista para plantios comerciais, dando início ao processo de expansão da espécie para grandes áreas comerciais (RUFINO et al., 2011). Contudo, há uma preocupação sobre como as plantas de açaí responderão às mudanças climáticas.

Plantas submetidas a elevadas concentrações de CO2 atmosférico reduzem a perda de carbono via fotorrespiração e consequentemente aumentam a eficiência fotossintética (LEAKEY et al., 2009). Esse incremento deve-se especialmente à atividade da Rubisco que é principal catalizadora nas reações de assimilação de CO₂ atmosférico pelas plantas na carboxilação da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) (STITT, 1991). Por outro lado, esse aumento da eficiência pode ser reduzido devido às altas temperaturas, uma vez que estas regulam a membrana celular e ajustes enzimáticos (RAY et al., 2004). Em condições de temperaturas mais elevadas ocorre aumento do processo de respiração e redução na eficiência fotossintética das espécies vegetais (YAMORI et al., 2014; NÓIA JÚNIOR et al., 2018). As altas temperaturas também causam alterações na condutância estomática e na difusão do mesofilo, causando abscisão foliar (HIKOSAKA et al., 2006). Além disso, os processos fisiológicos das plantas também são afetados pela disponibilidade de água no solo. Plantas sob condição de déficit hídrica apresentam redução da condutância estomática para controlar a transpiração e manter o potencial hídrico (GUO et al., 2010; NÓIA JÚNIOR et al., 2019). Também, o déficit hídrico promove decréscimo na fotossíntese pela limitação estomática e pode inibir ou reduzir a atividade de enzimas relacionadas com a fixação de CO2, como a Ribulose-1,5bisfosfato carboxilase/oxigenasse (Rubisco), além de causar redução no transporte de elétrons entre os fotossistemas (FAROOQ et al., 2009).

Diante disso, o objetivo do estudo foi avaliar o efeito das mudanças climáticas, simulando três cenários climáticos (Amazônia atual, Representative Concentration Pathway de 4.5 -RCP4.5- e RCP 8.5) na ecofisiologia de mudas de açaí. Assim, têmse as hipóteses que: i) os aumentos previstos na concentração de CO₂, temperatura do ar, déficit de pressão de vapor e estresse hídrico, causarão um desarranjo na homeostase dos processos fisiológicos; ii) embora o processo de fotossíntese seja beneficiado pela maior concentração de CO₂, o aumento da temperatura, do déficit de pressão de vapor (DPV) e do estresse hídrico promoverão danos oxidativos e diminuirá a eficiência do fotossistema II, resultando em uma redução do crescimento das mudas. Desta forma, consideramos que conhecer as respostas fisiológicas do açaí conduzidos em diferentes cenários climáticos proporcionará vantagens como: (i) entender sobre o futuro da espécie em diferentes cenários de mudanças climáticas e ii) auxiliar na conservação da espécie.

- 2. Material e métodos
- 2.1. Local do estudo, condição e condução experimentais

Local do estudo

A pesquisa foi realizada na área experimental da Universidade Federal do Espírito Santo, Brasil (latitude 20°47'25" S, longitude 41°23'48" W, e altitude de 120 m), sendo o experimento conduzido em três casas de vegetação (Van der Hoeven®) com controle ambiental automatizado (Figura 1), no período de 23 de junho 2018 a 23 de setembro de 2018.

Figura 1. Casa de vegetação (A) e painel de controle das variáveis climáticas (B) da casa de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

A temperatura do ar das casas de vegetação foi controlada por um sistema de resfriamento evaporativo (pad cooling), ares-condicionados e aquecedores que eram acionados por controladores de temperatura (Full Gauge®, MT-543Ri plus) (Figura 2). Já a manutenção dos valores da umidade relativa do ar foi realizado por meio de controladores de umidade (Full Gauge®, AHC-80 plus) que baseia-se na psicrometria (diferença entre bulbo seco e bulbo úmido) para medir a umidade relativa do ar, além de um sistema de nebulização de bicos tipo fogger (nevoeiro).

A variação dos valores da temperatura e da umidade relativa do ar dos sistemas foi controlado e mantido através da utilização do software Sistrad®. Para simular as condições ambientais diárias em cada casa de vegetação do estudo, o sistema da temperatura era alterado a cada 30 minutos no período diurno e a cada uma hora no período noturno, já para a umidade desejada foi programada um valor fixo.

Figura 2. Sistema de resfriamento evaporativo (A e B), ar condicionado (C) e aquecedor (D) da casa de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

Condições experimentais

Três diferentes cenários climáticos foram simulados nas casas de vegetação automatizadas com controle da temperatura e umidade do ar, de injeção de dióxido de carbono (CO₂).

Um cenário Amazônia atual, simulado com base as normais climatológicas de Manaus, disponíveis no site² do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), onde os valores mínimos, médios e máximos da temperatura do ar (Tar), umidade relativa (UR) e déficit de pressão de vapor do ar (DPV) permitiram a construção das curvas

² <u>http://www.inmet.gov.br/portal/index.php?r=clima/normaisClimatologicas</u>

de variação da Tar e do DPV ao longo do dia no interior da casa-de-vegetação. A manutenção das condições microclimáticas deste cenário foi controlada pelo sistema de resfriamento evaporativo (pad cooling), ares-condicionados e aquecedores (Figura 2). O DPV foi obtido por meio da diferença entre a pressão de saturação de vapor d'água (es) e a pressão parcial de vapor d'água (ea). A es foi calculada a partir da equação de Tetens, e o ea pelo produto entre a UR e es.

Os outros dois cenários simulam as mudanças climáticas e basearam-se nos cenários propostos pelo Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas (Intergovernmental Panel on Climate Change - IPCC) da ONU, construídos pelas suas instituições integrantes (PINHEIRO et al., 2014), compondo a quinta fase do Projeto de Intercomparação de Modelos Acoplados (CMIP5) (TAYLOR et al., 2012). Para o Quinto Relatório de Avaliação (AR5) do IPCC foi utilizado um novo conjunto de cenários chamados de Representative Concentration Pathways - RCPs, que servem como entrada para modelagem climática e química atmosférica nos experimentos numéricos do CMIP5. Os RCPs compreendem quatro cenários de emissões que levam a quatro níveis de forçamento radiativo em 2100 e o nome de cada cenário é dado conforme o valor do forçamento em W/m², 2,6; 4,5; 6,0 e 8,5 (IPCC, 2014a). Nesse estudo foram utilizados os cenários RCP4.5, considerado intermediário, em que o forçamento se estabiliza, e o RCP8.5 de alta emissão e um baixo nível tecnológico de mitigação, onde o forçamento continua aumentando após 2100 (IPCC, 2014a).

As curvas de variação da Tar e DPV nos cenários RCP4.5 e RCP8.5 foram simuladas a partir do incremento dos valores das projeções dos cenários climáticos futuros com base nos valores das normais climáticas de Manaus (Amazônia central). As projeções de mudanças climáticas para os cenários RCP4.5 e RCP8.5 apresentam um incremento na média anual da Tar de 2,5 °C e 4,5 °C, respectivamente, para a região de Manaus (Figura 3). Nestas projeções, os valores da concentração de CO₂ dos cenários foram de 538 ppm para o RCP4.5 e de 936 ppm para o RCP8.5 (IPCC, 2013).

Figura 3. Variação horária da temperatura do ar e déficit de pressão de vapor (DPV) dos três cenários estudados nas casas de vegetação, Jerônimo Monteiro – ES, Brasil., durante todo o período experimental (23 de junho 2018 a 23 de setembro de 2018. Os dados são média ± erro padrão.



Fonte: a autora.

Para submeter as mudas de açaí a diferentes concentrações atmosférica de CO₂, os vasos foram dispostos dentro de câmaras de topo aberto (OTCs). As OTCs possuem formato cilíndrico, são compostas por duas partes (superior e inferior) e cada OTC possui um sistema de injeção forçada de mistura de ar com CO₂ e reguladores de fluxo de CO₂ para o interior da OTC (Figura 4). O sistema de injeção de CO₂ foi ligado diariamente às 8:00 am e desligado às 17:00 horas (hora local). Além disso, foi realizado o monitoramento da concentração de CO₂ dentro de cada OTC às 8:00 e às 12:00 horas (hora local) através de um analisador de CO₂ (Sensor Testo, modelo 535) durante a condução do experimento.

Foram instaladas estações meteorológicas automáticas no interior das casas de vegetação para caracterizar o microclima em cada um dos cenários (Tabela 1). As estações foram compostas por sensores de temperatura e umidade relativa do ar modelo CS500 (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA). Os dados foram armazenados em um datalogger modelo CR-10x (Campbell Scientific, Inc., Logan, UT, USA) cujas leituras de dados foram realizadas a cada dez segundos e o armazenamento dos valores médios a cada cinco minutos. Os dados de déficit de pressão de vapor do ar (DPV) foram obtidos a partir do cálculo da pressão de saturação de vapor de água (es) e pressão parcial de vapor (ea) (PEREIRA et al., 2002), sendo o DPV obtido pela diferença entre es e ea.

Figura 4. Representação esquemática da estrutura das câmaras de topo aberto (OTCs) utilizadas no controle da concentração atmosférica de CO₂.



1: cilindro de CO₂; 2: Regulador de CO₂; 3: mangueira pneumática; 4: exaustor de ventilação; 5: câmara de homogeneização; 6: peça inferior da câmara; 7: peça superior da câmara; 8: detalhamento de revestimento (duplo).

Fonte: a autora.

Para avaliar a tolerância das plantas ao estresse hídrico dentro de cada cenário foram estabelecidos dois níveis de disponibilidade hídrica, caracterizados como: mudas irrigadas (consideradas como controle: Not stressed) e estressadas (40% da capacidade máxima de retenção de água do substrato: Stressed).

Tabela 1. Caracterização microclimática dos cenários simulados nas casas de vegetação climatizadas, no período de 23 de junho de 2018 a 23 de setembro de 2018. Em que: T é temperatura do ar, UR é umidade relativa do ar e DPV é déficit de pressão de vapor do ar (mínimas, médias e máximas).

Variáveis climáticas	Amazônia atual	RCP 4.5	RCP 8.5
	Temperatura do ar (°C)		
Tmín	23,8	24,5	26,7
Tmed	28,3	29,4	31,7
Tmáx	32,9	34,3	36,7
	Umidade relativa do ar (%)		
URmín	81	47	29
URmed	93	55	38
URmáx	98	62	46
	Déficit de pressão de vapor do ar (kPa)		
DPVmín	0,1	1,2	1,9
DPVméd	0,3	1,9	3,0
DPVmáx	0,9	2,8	4,3

Para caracterização dos dois níveis de disponibilidade hídrica, foi calculada a máxima capacidade de retenção de água do substrato (MCRA) da seguinte forma: coletou-se uma amostra de substrato antes de adicionar aos vasos (amostra controle). A amostra controle foi saturada com água e após a livre drenagem pesada para caracterizar o peso saturado. Após a pesagem, a amostra controle foi levada

para estufa de circulação forçada com temperatura a 105 °C por 24 horas, para caracterização de seu peso seco. Posteriormente calculou-se o valor da MCRA através da equação abaixo.

MCRA = Pvs - Pv - [(Psv*Pas)/Pa] Equação I.

Onde, Pvs é o peso do vaso com substrato saturado (g); Pv é o peso do vaso vazio (g); Psv é o peso do substrato inserido no vaso (g); Pas é o peso da amostra controle seca (g); Pa é o peso da amostra controle saturada (g).

Foi determinado a MCRA de todos os vasos usados no experimento através da equação I, utilizando o Pvs de cada vaso. O controle da irrigação foi realizado por pesagem diária das unidades experimentais e quando necessário foi reposto a água perdida por evapotranspiração (Freire et al., 1980). Diariamente o conteúdo de água do substrato foi avaliado para medir a capacidade de retenção de água (CRA) testada como tratamento, mudas irrigadas (não estressada) foram mantidas com umidade do substrato com 90% da CRA e mudas submetidas a estresse hídrico (estressada) foram mantidas com 40% da CRA do substrato.

Condução experimental

O experimento foi conduzido por um período de 90 dias, em delineamento inteiramente casualizado dentro de cada cenário climático (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) reproduzidos separadamente por uma casa de vegetação e contendo os dois níveis de disponibilidade hídrica, totalizando seis tratamentos, com seis repetições.

Mudas de *Euterpe oleracea* (Figura 5A), com idade de quatro meses e altura média de 19 cm, foram transplantadas para vasos brancos, com capacidade de cinco litros e dimensões 17 x 22 x 17 cm, preenchidos com substrato comercial e adicionado ao substrato 4,8 g/L de adubo de liberação controlada (liberação controlada em nove meses), com os seguintes elementos nutricionais: macronutrientes (nitrogênio 15%, fósforo 8%, potássio 12%, magnésio 1,2%, enxofre 4%), e os micronutrientes (ferro 0,4%, boro 0,02%, zinco 0,02%, cobre 0,05%, manganês 0,06% e molibdênio 0,015%).

Após o transplantio, as mudas foram mantidas por 30 dias em condições semelhantes ao ambiente natural da espécie (Amazônia atual) e então foram distribuídas aleatoriamente dentro das OTCs (Figura 5B) de cada cenários (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5). Após 90 dias sob condução nos diferentes tratamentos foram realizadas as determinações das variáveis respostas de parâmetros fisiológicos e crescimento.

Figura 5. Mudas de *Euterpe oleracea* (A) e disposição das mudas conduzidas dentro de cada OTC (B) nos diferentes cenários de mudanças climáticas simulados em casas de vegetação, pertencente ao Departamento de Ciências Florestais e da Madeira (DCFM) da Universidade Federal do Espírito Santo no município de Jerônimo Monteiro, ES.



Fonte: a autora.

2.2. Determinação de trocas gasosas e status hídrico

Foram medidas a taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*, µmol m⁻² s⁻¹), taxa de transpiração (*E*, mmol H₂O m⁻² s⁻¹ de H₂O), condutância estomática (*g*_s, mol m⁻² s⁻¹ de H₂O) e concentração intracelular de CO₂ (*C*i, µmol mol⁻¹). As medições foram feitas usando um analisador de gás infravermelho portátil (IRGA, modelo Li COR 6400, LI-COR Inc., Lincoln, NE, EUA), a uma intensidade luminosa de 1500 µmol m⁻² s⁻¹ e uma concentração de CO₂ de 400 ppm, 538ppm e 936 ppm nos cenários, Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5, respectivamente. As avaliações foram feitas às 08:00 horas, às 10:00 horas, às 12:00 horas e às 03:00 horas (hora local) em folhas totalmente expandidas do terço superior da planta, utilizando seis repetições por tratamento. Cada muda foi considerada como uma repetição. A eficiência instantânea da carboxilação (*A*/*C*_{*i*}) foi estabelecido através da relação entre a taxa de assimilação líquida de CO₂ e a concentração intercelular de CO₂, e a eficiência

intrínseca do uso da água (A/g_s) foi estabelecida através da relação entre taxa de assimilação líquida de CO₂ e condutância estomática.

O status hídrico das plantas foi avaliado antemanhã e ao meio dia com auxílio de uma câmara de pressão Scholander modelo 1505D-EXP (PMS Instrument Co., Albany, OR, USA). O status hídrico das mudas foi avaliado em folhas totalmente expandidas do terço superior de todas as plantas de cada tratamento.

2.3. Parâmetros de fluorescência e de clorofila

Os parâmetros de fluorescência da clorofila medidos foram o rendimento quântico (Fv/Fm) e fluorescência inicial (F₀), com o auxílio do FluorPen modelo FP 100 (Photon Systems Instruments, Brno, República Checa). As medidas foram realizadas em folhas do terço médio superior, sadias, completamente expandidas, adaptadas ao escuro por 30 minutos e pulso saturante de luz 1500 µmol m⁻² s⁻¹. Os dados foram coletados em dois horários: às 04:00 horas e às 12:00 horas (hora local).

A caracterização da clorofila foi realizada através do índice de clorofila *a* e índice de clorofila *b*, medidos em folhas totalmente expandidas do terço superior da planta, utilizando seis plantas por tratamento e realizando duas leituras por cada planta. As leituras dos índices de clorofila foram realizadas com o auxílio de um clorofilômetro (ClorofiLOG®, modelo CFL 1030, Falker). O ClorofiLOG® fornece resultados em unidades adimensionais, valores ICF (Índice de Clorofila Falker) (FALKER, 2008).

2.4. Determinação da atividade enzimática

Para as análises da atividade das enzimas foram retiradas amostras de folhas totalmente expandidas do terço superior da planta (entre 10:30 e 11:30 horas). Os extratos enzimáticos brutos foram obtidos seguindo metodologia adaptada de Peixoto et al. (1999), caracterizada pela maceração de 0,3 g de amostra foliar em nitrogênio líquido e adicionando 2 mL de solução, composta por tampão de fosfato de potássio de concentração 0,1 M (pH 6,8), ácido etilenodiaminotetracético (0,1 mM), fluoreto de fenilmetilsufônico (1 mM) e polivinilpolipirrolidona (1%).

A atividade da superóxido dismutase (SOD, EC 1.15.1.1), foi determinada conforme metodologia de Del Longo, et al. (1993), com mistura de reação (2,97 mL) composto por tampão de fosfato de potássio a 50 nM (pH 7,8), metionina a 13 mM,

azul de p-nitro tetrazólio a 75 µM, ácido etilenodiaminotetracético 0,1 mM e riboflavina a 2 µM. A reação foi iniciada com a adição de 30µL do extrato enzimático bruto. Posteriormente, foi realizada a leitura no espectrofotômetro com absorbância de 560 nm, e conferida à atividade do composto formazana azul produzido pela reação de fotorredução do azul de p-nitro tetrazólio (GIANNOPOLITIS; RIES, 1977). A atividade unitária da SOD foi definida como o conteúdo de enzima capaz de inibir 50% da reação de fotorredução do azul de azul de p-nitro tetrazólio (BEAUCHAMP; FRIDOVICH, 1971).

A atividade da catalase (CAT, EC 1.11.1.6.) foi determinada conforme metodologia de (HAVIR; MCHALE, 1987). A mistura de reação (2,9 mL), constituiuse de tampão de fosfato de potássio a 50 mM (pH 7,0) e peróxido de hidrogênio a 12,5 mM. A reação foi iniciada a partir da adição de 100 µL do extrato enzimático. A reação do extrato foi avaliada em espectrofotômetro UV-Visivel modelo Multiskan Go (Thermo Scientific, Multiskan GO, Finlândia) a 25 °C em absorbância no comprimento de onda 240 nm em dois tempos, nos segundos iniciais e no primeiro minuto da reação. A atividade da CAT foi quantificada com base no coeficiente de extinção molar do peróxido de hidrogênio (36 mM cm⁻¹), conforme (ANDERSON et al., 1995).

A avaliação da peroxidase do pirogalol (POX, EC 1.11.1.7) foi determinada com base na produção de purpurogalina a 420 nm a 25 °C (Kar: Mishra, 1976). A mistura de reação (2,9 mL) foi composta de solução tampão de fosfato de potássio a 25 nM (pH 6,8), pirogalol a 20mM e peróxido de hidrogênio a 20 mM, a reação iniciou com adição de 100 μL do extrato enzimático. Para determinar a atividade da POX, foi realizada a leitura no primeiro minuto de reação e calculada levando-se em consideração um coeficiente de extinção molar de purpurogalina 2,47 (cm⁻¹ mM) (CHANCE; MAEHLY, 1955).

2.5. Avaliação de crescimento

Ao final do experimento as variáveis de crescimento analisadas foram: área foliar total (AF), mensurada por meio de um integrador de área foliar modelo LI-3100 (Li-Cor Inc, Lincoln, Nebraska, USA), massa seca de parte aérea (MSPA), massa seca da raiz (MSR) e massa seca total (MST).

A fim de medir a produção de massa seca, as mudas foram seccionadas em parte aérea (folhas e caule) e raízes. As raízes foram lavadas para remoção do substrato com auxílio de peneira de malha fina para reduzir as perdas. Em seguida, a parte aérea e raízes foram acondicionadas separadamente em sacos de papel e levadas para estufa de circulação de ar forçado a 65 °C até obtenção peso constante. A massa seca total (MST) foi quantificada pelo somatório dos valores de MSPA e MSR.

2.6. Análises estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) conjunta para avaliar a interação entre os cenários e níveis de disponibilidade hídrica (levando em consideração os efeitos fixos). A normalidade e a homogeneidade dos dados (p≤0,05) foram analisados pelos testes de Shapiro e Wilk (1965) e de F máximo proposto por Hartley (1950). As médias foram comparadas pelo teste de Tukey (p≤0,05). A análise conjunta foi realizada em função da não repetição de cada cenário climático.

3. Resultados

3.1. Trocas gasosas e potencial hídrico foliar

As trocas gasosas das mudas de açaí foram influenciadas pelos diferentes cenários climáticos e pelos diferentes níveis de disponibilidade hídrica ($p \le 0,05$) (Figura 6). Maiores taxas de assimilação líquida de CO₂ (*A*) ao longo do dia foram observadas nos cenários enriquecidos com CO₂ em mudas sem restrição hídrica, sobretudo no RCP 8.5. Às 08:00 horas, horário de maior atividade de *A*, mudas do RCP 8.5 irrigadas e sob déficit hídrico apresentaram *A* 38% e 46% maior que o cenário Amazônia atual, respectivamente. Ao longo do dia mudas do cenário RCP 8.5 mantiveram maior atividade de *A*, mesmo quando conduzidas sob déficit hídrico. Mudas conduzidas no cenário RCP 4.5 sob déficit hídrico reduziram em 48% a atividade de *A* entre os horários de 08:00 horas e 10:00 horas (Figura 6A, B).

As mudas que cresceram nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 apresentaram menores valores de abertura estomática (g_s) ao longo do dia, independente da disponibilidade hídrica. No cenário Amazônia atual foram observados os maiores valores de g_s .

A concentração intracelular de CO₂ (C_i) assim como a *A* foi favorecida pelos cenários enriquecidos com CO₂. Os resultados mostram que os valores de Ci foram,

em média 54% maiores em mudas conduzidas no cenário RCP 8.5 (Figura 6E, F),

quando comparadas com aquelas conduzidas no cenário Amazônia atual.

Figura 6. Taxa de assimilação líquida de CO₂ (*A*, A, B), condutância estomática (*gs*, C, D), concentração intracelular de CO₂ (*Ci*, E, F), taxa de transpiração (*E*, G, H), eficiência intrínseca do uso da água (*A/Gs*, I, J) e eficiência instantânea da carboxilação (*A/Ci*, L, M) de mudas de açaí conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada e Estressada) simulados em casas de vegetação climatizadas. Os dados são médias \pm desvio padrão. ^{ns}: não significativo, *: significativo (Tukey, p≤0,05).



Fonte: a autora.

A redução da abertura estomática observada pela *gs* resultou também em uma menor taxa de transpiração (*E*). Os resultados indicam que nos horários mais quentes do dia, às 12:00 horas e às 15:00 horas (Figura 6G, H), independentemente dos níveis de disponibilidade hídrica, as taxas de transpiração das mudas de açaí foram reduzidas nos ambientes enriquecidos com CO₂ (RCP 4.5 e RCP 8.5). A *E* ao longo do dia para as mudas irrigadas, apresentou uma variação nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5, além de apresentarem os menores valores. Enquanto no cenário Amazônia atual, houve um aumento da *E* em mudas sem restrição hídrica. Quando submetido ao estresse hídrico as taxas de *E* das mudas nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 foram reduzidas. O efeito do estresse hídrico sobre os cenários estudados causou uma redução de 77% na *E* às 10:00 horas, horário de alta atividade fisiológica das mudas.

A eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) aumentou à medida que o ambiente foi enriquecido com CO₂ (Figura 6I, J). Mudas de açaí conduzidas no

cenário RCP 8.5 em condições irrigadas e com estresse hídrico apresentaram às 08:00 horas A/g_s , respectivamente, 70% e 65% maior que as mudas nas mesmas condições de irrigação no cenário Amazônia atual. A eficiência instantânea da carboxilação (A/Ci) foi reduzida no cenário RCP 8.5 (Figura 6L, M). Mudas em condições de estresse hídrico conduzidas na Amazônia atual obteve maior A/Ci ao longo do dia.

O efeito dos diferentes cenários e níveis de disponibilidade hídrica influenciaram o potencial hídrico das mudas de açaí (p≤0,05, Figura 7). No horário de 04:00 horas o potencial hídrico das mudas de açaí conduzidas nos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 foi mais negativo que aquele observado nas mudas do cenário Amazônia atual. No horário de 12:00 horas, o cenário RCP 8.5 foi o mais estressante para as mudas de açaí.

Figura 7. Potencial hídrico (às 4:00 e às 12:00 horas), de folhas de açaí conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Para potencial hídrico 12:00 horas (B) letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica por ambienteo. Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

3.2. Parâmetros de florescência e de clorofila

Analisando o rendimento quântico (Fv/Fm) às 04:00 horas, observa-se que não houve diferença entre os cenários estudados (Figura 8A), indicando que em todos os cenários as mudas de açaí recuperaram a noite os danos causados ao fotossistema II durante o dia. Por outro lado, ao meio dia as condições ambientais do cenário RCP 8.5 afetou negativamente as mudas de açaí, apresentando uma redução de 17% no Fv/Fm em relação a Amazônia atual (Figura 8B). Os valores de Fv/Fm foram menores, em ambos os horários avaliados quando as mudas foram submetidas ao estresse hídrico, principalmente às 12:00 horas quando mudas sob estresse hídrico apresentaram uma redução média dos cenários de 10% em relação à média das mudas irrigadas.

Os resultados de fluorescência mínima (F₀) foram afetados pelos cenários em ambos os horários avaliados. No horário de 4:00 horas observa-se que as mudas conduzidas no cenário RCP 8.5 apresentaram maior limitação da eficiência na recuperação da fluorescência (Figura 8C), pois apresentou maiores valores de F₀ (Figura 8D). Nota-se também que o cenário RCP 4.5 não influenciou a fluorescência do açaí, tendo em vista que não apresentou diferença quando comparado a Amazônia atual. Para os níveis de disponibilidade hídrica, F₀ somente obteve efeito significativo no horário do meio dia, onde mudas irrigadas apresentaram os menores resultados.

Figura 8. Rendimento quântico (Fv/Fm) e fluorescência mínima (F₀) às 4:00 horas (A) e às 12:00 horas (B), em folhas de açaí conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Os dados são médias ± desvio padrão.



A clorofila das mudas de açaí também foi afetada pelos cenários estudados (p<0,001, Figura 9). Nas condições do cenário RCP 8.5 clorofila *a* foi atenuada (Figura 9A), apresentando uma redução de 17% dos pigmentos foliares. Além da clorofila *a*, a clorofila *b* também apresentou uma redução nas condições do cenário

RCP 8.5 (Figura 9B), diferentemente do que ocorreu no cenário RCP 4.5, onde a clorofila *b* apresentou o maior resultado. Neste cenário a clorofila *b* das mudas foi 56% maior que as mudas conduzidas no cenário RCP 8.5.

Figura 9. Clorofila *a* (A) e clorofila *b* (B) de mudas de açaí conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

3.3. Determinação da atividade enzimática

A atividade enzimática das mudas de açaí foi avaliada através das enzimas superóxido dismutase (SOD), catalase (CAT) e peroxidase do pirogalol (POX). Os resultados mostram que a produção das enzimas superóxido dismutase (SOD) e catalase (CAT) foi afetada pelos cenários climáticos avaliados e níveis de disponibilidade hídrica (p≤0,02, Figura 10A e B). A atividade da enzima peroxidase do pirogalol (POX) não se diferenciou entre os cenários climáticos e apresentou uma atividade média de 1595 mmol min⁻¹ g MS. A menor atividade enzimática da SOD ocorreu no RCP 8.5 para mudas irrigadas, havendo redução de 53% em relação a condição de maior produção, RCP 4.5.

Dentro de cada cenário climático os níveis de disponibilidade hídrica afetaram a atividade das três enzimas estudadas. Na atividade da SOD (Figura 10A) o efeito do estresse hídrico foi menos acentuado em mudas conduzidas no cenário RCP 4.5, afetando em 15% a atividade da enzima em relação as mudas sob condições normais de irrigação. O cenário climático com maior efeito da irrigação foi o RCP 8.5, onde mudas sob estresse hídrico promoveram um aumento de 68% da produção de SOD em relação as mudas irrigadas.

Os níveis de disponibilidade hídrica afetaram a atividade da CAT, de forma mais acentuada no cenário RCP 4.5 (Figura 10B). Neste cenário, mudas conduzidas

sob estresse hídrico obtiveram um aumento da produção da atividade da CAT em 97%. Por outro lado, a atividade desta enzima foi menos penalizada pelo estresse hídrico quando as mudas foram conduzidas no cenário RCP 8.5. Os níveis de disponibilidade hídrica também afetaram a atividade da POX, mudas de açaí sob estresse hídrico obtiveram atividade 25% maior do que as mudas sob condições normais de irrigação.

Figura 10. Efeitos da atividade de enzimas antioxidantes, superóxido dismutase (A, SOD) e Catalase (B, CAT), em folhas de açaí conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada).



Fonte: a autora.

3.4. Crescimento de mudas

As condições dos diferentes cenários climáticos afetaram significativamente o crescimento em altura e área foliar das mudas de açaí (p<0,001, Figura 11). Mudas conduzidas no cenário climático RCP 4.5 apresentaram o maior crescimento em altura e área foliar (Figura 11A e B). No RCP 8.5, as mudas de açaí tiveram redução de 13% e 29% para altura e área foliar, respectivamente. Além dos diferentes cenários climáticos, o crescimento em altura e área foliar das mudas de açaí também foram afetados pelos níveis de disponibilidade hídrica, que se diferenciaram estatisticamente entre si (p<0,001). O estresse reduziu o crescimento em altura em 10% e a área foliar em 35%.

Os maiores valores de produção de massa total (MST) foram observados nos cenários Amazônia atual e RCP 4.5 em mudas irrigadas (p≤0,03, Figura 12). Quando as mudas foram submetidas ao estresse hídrico a produção de MST nas condições

do cenário RCP 4.5 e RCP 8.5 foi, em média, 11% superior as mudas da Amazônia atual (Figura 12A). Nota-se que o efeito do estresse hídrico foi mais acentuado no cenário climático Amazônia atual, apresentando uma redução de 53% na produção de MST em relação às mudas irrigadas. Por outro lado, mudas sob estresse hídrico conduzidas no RCP 8.5 apresentaram redução de 28% da produção de MST em relação as mudas irrigadas, sendo o cenário onde as mudas foram menos penalizadas pelo estresse hídrico.

Figura 11. Altura (A) e área foliar (B) de mudas de açaí conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Os dados são médias ± desvio padrão.



Fonte: a autora.

A produção de massa seca da parte aérea (MSPA) das mudas irrigadas foi maior nos cenários Amazônia atual e RCP 4.5 (p<0,01, Figura 12B). Mudas do cenário climático RCP 8.5 tiveram uma redução de 39% da produção de MSPA em relação a Amazônia atual. No RCP 8.5 as mudas com restrição hídrica apresentaram redução de 21% da MSPA.

A massa seca da raiz (MSR) apresentou a mesma tendência das variáveis MST e MSPA (p≤0,01, Figura 12C). As condições de aumento da concentração de CO₂, aumento da temperatura do ar e do DPV do cenário RCP 8.5 foram estressantes para o crescimento do sistema radicular das mudas de açaí, mesmo sob condições sem restrição hídrica. O sistema radicular foi negativamente afetado em condições de estresse hídrico, em todos os cenários estudados. Na Amazônia atual o estresse hídrico apresentou um efeito mais acentuado, o crescimento do sistema radicular do açaí neste cenário reduziu 58% em relação as mudas irrigadas.

Figura 12. Massa seca total (A), massa seca da parte aérea (B) e massa seca da raiz (C) de mudas de açaí conduzidas em diferentes cenários climáticos (Amazônia atual, RCP 4.5 e RCP 8.5) e níveis de disponibilidade hídrica (Não estressada e Estressada). Diferentes letras representam diferenças estatística significativas entre tratamentos (Tukey, p≤0,05). Letras maiúsculas comparam a diferença estatística por cenários (maiúscula para não estressada e maiúscula negrita/itálica para estressada) e letras minúsculas representam diferença estatística entre os níveis de disponibilidade hídrica por ambienteo. Os dados são médias ± desvio padrão.



4. Discussão

Os resultados obtidos neste estudo são os primeiros a mostrar como o efeito associado do aumento da concentração CO₂, temperatura do ar e DPV associado ao estresse hídrico, afetam as trocas gasosas, fluorescência, atividade enzimática e crescimento de mudas de açaí. Revelando a susceptibilidade do açaí frente às mudanças climáticas e mostrando como a espécie será afetada, o que torna este estudo extremamente relevante.

O efeito do aumento da concentração CO₂ atmosférico afeta o crescimento e o metabolismo das plantas de acordo com sua via metabólica (WELLER et al., 2019). Neste estudo com a palmeira açaí, observamos que os resultados mostraram um efeito benéfico para trocas gasosas pelo aumento da concentração de CO₂ dos cenários climáticos RCP 4.5 e RCP 8.5 (Figura 6). Porém, a produção de biomassa seca total das mudas reduziu significativamente (Figura 12), principalmente sob estresse hídrico. Estes resultados indicam que o efeito conjunto do aumento da

concentração de CO₂, temperatura do ar e DPV atenua o crescimento das mudas de açaí.

As trocas gasosas das mudas de açaí revelaram o estímulo causado pelo enriquecimento da concentração de CO2 atmosférico dos cenários RCP 4.5 e RCP 8.5, tanto para mudas irrigadas como mudas sob estresse hídrico. A taxa de assimilação de CO₂ (A) e consequentemente a concentração intracelular de CO₂ (Ci), foram intensificadas nos cenários enriquecidos com CO₂, principalmente no RCP 8.5. Em condições de elevada concentração atmosférica de CO2 há um aumento da fotossíntese, visto que o CO2 é ativador da enzima Rubisco que é o substrato do ciclo de Calvin (URBAN et al., 2019). Assim, os resultados mostram que as mudas de açaí superaram a atividade da Rubisco em condições estressantes de elevada temperatura do ar (NEVES et al., 2019), alto DPV (JIAO et al., 2019) e elevado CO₂ (ZINTA et al., 2014). O efeito benéfico da alta concentração de CO₂ sobre A, está de acordo com diversos autores (Dikšaityte et al., 2019; Urban et al. 2019; Jiao et al., 2019). Apesar do aumentado do A, houve redução da condutância estomática (gs), levando a um declínio da transpiração (E), sobretudo nas mudas sob estresse hídrico. A redução da abertura estomática foi causada pelo efeito do aumento do CO₂ (LEAKEY et al., 2009), temperatura do ar (Neves et al., 2019) e alto DPV (JIAO et al., 2019), e resultou em um aumento da eficiência intrínseca do uso da água (A/gs). O aumento de A/gs é uma resposta esperada para condições de gs e E reduzidos (Prior et al., 2010). Além disso, a eficiência instantânea da carboxilação (A/Ci) reduziu, indicando limitações da atividade da Rubisco sob condições estressantes (NIINEMETS et al., 2009).

Mudas sob condição de estresse hídrico apresentaram uma redução de *gs* e *A* ao longo do dia. Resultados semelhantes também foram relatados por outros autores para o açaí (Oliveira et al., 2019) e para outras palmeiras (OLIVEIRA et al., 2016; SURESH et al., 2010; SILVA et al., 2017).

Os cenários e mudanças climáticas e o estresse hídrico também atuaram sobre o potencial hídrico das mudas (Figura 7). Na avaliação às 04:00 horas (antemanhã) nota-se apenas o efeito dos cenários, onde os cenários RCP 4.5 e RCP 8.5 apresentaram potencial hídrico embora baixo, mais negativo que a Amazônia atual, revelando o efeito estressante do aumento de temperatura do ar e DPV sobre o status hídrico das mudas (Figura 7). Durante a noite, quando a transpiração é baixa e a planta se reidrata o valor de potencial hídrico tende a ser menos negativo, isso indica que se as condições do RCP 4.5 e RCP 8.5 não fossem estressantes o potencial hídrico às 04:00 horas seria estatisticamente igual ao da Amazônia atual. Este efeito foi ainda mais pronunciado às 12:00 horas, quando a transpiração é máxima e a pressão negativa no xilema alcança um valor mais negativo. Neste horário, o cenário RCP 8.5 foi mais estressante para as mudas, sobretudo quando as submetidas ao estresse hídrico (-2,0 MPa). Neste estudo os resultados mostraram o status hídrico do açaí frente ao estresse causado pelo aumento da temperatura do ar, DPV e sobretudo o estresse hídrico no substrato, corroborando com a literatura, onde mudas de açaí sob estresse hídrico apresentam potencial hídrico mais negativo (OLIVEIRA et al., 2019; SILVESTRE et al., 2017).

Os cenários climáticos e o estresse hídrico também afetaram os parâmetros de fluorescência. O aumento do CO₂, da temperatura do ar e do DPV promoveu características de estresses, principalmente sob restrição hídrica, causando redução do rendimento quântico (Fv/Fm), aumento da fluorescência mínima (Fo), além de reduzir as clorofilas (a e b), indicando que ocorreu um efeito negativo sob a fluorescência das mudas de açaí. Os resultados de Fv/Fm às 04:00 horas (antemanhã) indicaram que não houve danos ao fotossitema II (PSII), visto que as mudas recuperaram o PSII durante a noite, obtendo um Fv/Fm dentro da faixa normal, que varia entre 0,77 e 0,81 para maioria das espécies de plantas sob condições não estressantes (MURCHIE; LAWSON, 2013; ZHA et al., 2017). Considerando que o Fv/Fm é uma medida da eficiência da cadeia de transferência de elétrons do PSII (WU et al., 2018), a redução desta variável ao meio dia devido as condições do cenário RCP 8.5, indica que ocorreu uma inativação da fotoquímica do PSII e/ou do aumento na dissipação de energia térmica de antenas de clorofila associadas a PSII (ADAMS et al., 2013). Os resultados também mostram um aumento de F₀ (Figura 8), indicando que a dissipação de calor ocorreu de forma descontrolada, causado pelo fechamento estomático e aumento do potencial hídrico (Figura 6 e 7), produzindo um excesso de excitação dentro das folhas (THWE; KASEMSAP, 2014). Além disso, este aumento de Fo pode indicar alterações estruturais nos pigmentos das antenas, como dissociação dos pigmentos das antenas coletoras de luz do complexo principal do PSII (MISHRA; TERASHIMA, 2003; MISHRA et al., 2007).

As clorofilas *a* e *b* reduziram significativamente no cenário RCP 8.5, mostrando que o aumento da concentração de CO₂, da temperatura do ar e do DPV reduziram

a absorção de fótons pelas folhas (Figura 9). A elevada concentração CO2 reduz o conteúdo de clorofilas (CEULEMANS; MOUSSEAU, 1994) (WULLSCHLEGER et al., 1992), aumenta a acumulação de centros de reação inativos ou danificados do fotossistema II (JORDAN et al., 2016; SPRTOVA et al., 2003; KALINA et al., 2001) e/ou modifica proteínas da membrana tilacóide envolvidas no transporte de elétrons (HIDEG; STRID, 2017). O aumento da temperatura reduz o teor de clorofila (HASANUZZAMAN et al., 2013; MATHUR et al., 2014; PERDOMO et al., 2017), bem como o estresse hídrico, que por exemplo reduziu o teor de clorofila de açaí em estudo realizado por Silvestre et al. (2017). Os resultados dos parâmetros de fluorescência indicam que houve alterações das reações fotoquímicas (Figura 8 e 9), evidenciando que a redução da cadeia de transporte de elétrons pode promover danos fotoinibidores e/ou foto-oxidativos nos dois fotossistemas. Portanto, o desequilíbrio subsequente entre as reações fotoquímicas e bioquímicas na fotossíntese pode induzir a superprodução de espécies reativas de oxigênio (ERO), especialmente nos cloroplastos, e o estresse oxidativo resultante pode danificar os lipídios da membrana e o fotossistema (DEMIDCHIK, 2015; MATHUR et al., 2014; CHOUDHURY et al., 2017).

Os resultados de atividade enzimática demonstraram que ocorreu aumento nas enzimas POX, SOD e CAT, principalmente para as mudas conduzidas sob estresse hídrico (Figura 10). Os diferentes mecanismos relacionados à tolerância das plantas ao estresse abiótico, o sistema de defesa antioxidante, que consiste em diferentes enzimas (POX, SOD, APX) e compostos antioxidantes (ascorbato, glutationa, tocoferol, etc.) desempenha um importante papel protetor contra efeitos deletérios da ERO (MITTLER, 2002). Observou-se que o estresse hídrico promoveu estresse oxidativo nas enzimas estudadas, evidenciando que o aumento da atividade destas enzimas ocorreu em função da maior produção de EROs, como O2⁻, H2O2 e OH⁻ (LI et al., 2017). A formação de EROs afetou negativamente o funcionamento da cadeia transportadora de elétron, uma vez que, a cadeia opera em ambientes aeróbicos, como pôde ser constatado em nossos resultados, através da redução do Fv/Fm, clorofila a e b e aumento do F₀ (Figura 8 e 9). Essa ativação do sistema antioxidante é uma regulação fisiológica interna em resposta aos estímulos ambientais (SALAZAR-PARRA et al., 2012). Diversos estudos mostram que em condições adversas, a planta é protegida contra o efeito de EROs pelo aumento das atividades de enzimas antioxidantes (LI et al. 2017; HE et al., 2014)

A enzima SOD atua na conversão do radical superóxido ($O_2 \cdot -$) a peróxido de hidrogênio (H_2O_2) e oxigênio (O_2). O controle do ($O_2 \cdot -$) em estado estacionário pela SOD é o principal fator para preservar as células dos danos oxidativos. Assim, a SOD é considerada a primeira defesa enzimática contra o estresse oxidativo (ALI et al., 2006), sendo a primeira enzima ativada contra lesões causadas por EROs (KAYIHAN et al., 2012). No entanto, o sistema antioxidante age em conjunto, visto que o H_2O_2 em função de sua toxidade, é dismutado em H_2O e O_2 pela enzima CAT, buscando reduzir os efeitos citotóxicos no vegetal (Shehab et al., 2010). Os resultados mostram o aumento da atividade enzimática causado pelo estresse hídrico, efeitos também relatados por Tang et al. (2018) avaliando *Cucumis sativus* L, Soni e Abdin (2017) estudando *Artemisia annua* L, Omidi et al. (2018) em L. ibérica, e Wang et al. (2019) em *Prunus persicae* L.

Os cenários climáticos e o estresse hídrico também afetaram o crescimento das mudas de açaí. Os resultados de trocas gasosas, status hídrico, fluorescência e atividade enzimáticas, auxiliam o entendimento dos cenários climáticos na produção de massa seca total, principal resposta ecofisiológica. Os resultados indicaram um efeito benéfico nas trocas gasosas causado pelo aumento de CO₂, porém a produção de massa seca total foi reduzida. Além disso, o estresse hídrico reduziu significativamente as variáveis de massa seca (Figura 12), principalmente a massa seca total, visto o estresse hídrico possui efeito inibidor sobre o crescimento de plantas (TARDIEU et al., 2011; ZLATEV; LIDON, 2012). Essa redução do crescimento promovido pelo estresse hídrico também foi relatado por Silvestre et al. (2017) trabalhando com duas espécies de açaí.

A produção de massa seca foi reduzida principalmente no cenário RCP 8.5, visto que atenuou o crescimento em altura, área foliar e produção de massa seca total, indicando que o crescimento de uma espécie não é determinado apenas pela capacidade de assimilação de carbono, mas por uma série de outros fatores como por exemplo a taxa de respiração, a eficiência na translocação de assimilados e a superfície foliar da planta, que interagem de forma complexa, cujo resultado final é o acumulo de biomassa (MARENCO; LOPES, 2005). Além disso, o aumento da concentração de CO₂, da temperatura do ar, do DPV e deficiência hídrica causa alterações fisiológicas e bioquímicas, bem como, afeta na captura e alocação de compostos de carbono e utilização da água (Allen; Prasad, 2004; Leakey et al., 2006).

5. Conclusão

Os resultados deste estudo revelam que os cenários de mudanças climáticas reduzem o crescimento do açaí e que a limitação hídrica é o efeito mais limitante. Mesmo com o efeito benéfico gerado pelo aumento da concentração de CO2 sobre as trocas gasosas o aumento de temperatura do ar e DPV limitou o status hídrico, parâmetros de fluorescência e massa seca total. Além disso, o estresse hídrico prejudicou a atividade enzimática e o acúmulo de massa seca das mudas de açaí. Quando submetidas a uma condição sem estresse hídrico, as mudas de açaí apresentaram maior massa seca total quando conduzidas no cenário Amazônia atual.

6. Referências

ADAMS, W. W.; MULLER, O.; COHU, C. M.; DEMMING-ADAMS, B. May photoinhibition be a consequence, rather than a cause, of limited plant productivity? Photosynthesis Research, v. 117, n. 1–3, p. 31–44, 22 nov. 2013. Disponível em: <a>http://link.springer.com/10.1007/s11120-013-9849-7>.

ALI, M. B.; YU, K.-W.; HAHN, E.-J.; PAEK, K.-Y. Methyl jasmonate and salicylic acid elicitation induces ginsenosides accumulation, enzymatic and non-enzymatic antioxidant in suspension culture Panax ginseng roots in bioreactors. Plant Cell Reports, v. 25, n. 6, p. 613–620, 19 maio 2006. doi:10.1007/s00299-005-0065-6

ALLEN JR, L. H., PRASAD, P.V.V. Crop responses to ecarbon dioxide. Encyclopedia of Plant and Crop Science, p. 346–348, 2004.

ANDERSON, M. D.; PRASAD, T. K.; STEWART, C. R. Changes in Isozyme Profiles of Catalase, Peroxidase, and Glutathione Reductase during Acclimation to Chilling in Mesocotyls of Maize Seedlings. Plant Physiology, v. 109, n. 4, p. 1247-1257, 1 dez. 1995. Disponível em:

http://www.plantphysiol.org/lookup/doi/10.1104/pp.109.4.1247>

BARLOW, J.; LENNOX, G. D.; FERREIRA, J.; BERENGUER, E.; LEES, A. C.; NALLY, R. M.; ... GARDNER, T. A. Anthropogenic disturbance in tropical forests can double biodiversity loss from deforestation. Nature, v. 535, n. 7610, p. 144-147, 29 jul. 2016. doi:10.1038/nature18326

BEAUCHAMP, C., FRIDOVICH, I. Superoxide dismutase: improved assay applicable to acrylamide gels. Analytical Biochemistry, v. 44, p. 276–287, 1971.

BETTS, R. A.; COX, P. M.; COLLINS, M.; HARRIS, P. P.; HUNTINGFORD, C.; JONES, C. D. The role of ecosystem-atmosphere interactions in simulated Amazonian precipitation decrease and forest dieback under global climate warming. Theoretical and Applied Climatology, v. 78, n. 1–3, 6 jun. 2004.

doi:10.1007/s00704-004-0050-y

BRONDÍZIO, E. S.; DE LIMA, A. C. B.; SCHRAMSKI, S.; ADAMS, C. Social and health dimensions of climate change in the Amazon. **Annals of Human Biology**, v. 43, n. 4, p. 405–414, 3 jul. 2016. doi:10.1080/03014460.2016.1193222

CAI, W.; WANG, G.; GAN, B.; WU, L.; SANTOSO, A.; LIN, X.; CHEN, Z.; FAN JIA, F.; YAMAGATA, T. Stabilised frequency of extreme positive Indian Ocean Dipole under 1.5 °C warming. **Nature Communications**, v. 9, n. 1, p. 1419, 12 dez. 2018. doi:10.1038/s41467-018-03789-6

CANTU-JUNGLES, T.M,; IACOMINI, M.; CIPRIANI, T.R.; CORDEIRO, L.M.C. Extraction and characterization of pectins from primary cell walls of edible açaí (*Euterpe oleraceae*) berries, fruits of a monocotyledon palm. **Carbohydrate Polymers**, v. 158, p. 37–43, fev. 2017. doi: 10.1016 / j.carbpol.2016.11.090

CEULEMANS, B. R., MOUSSEAU, M. Effects of elevated atmospheric CO2 on woody plants. **New Phytologist Trust**, v. 127, n. 3, p. 425–446, 1994.

CHANCE, B., MAEHLY, A. C. Assay of catalases and peroxidases:Methods in Enzymology. **Academic Press**, v. 2, p. 764–775, 1955.

CHOUDHURY, F.K.; RIVERO, R.M.; BLUMWALD, E.; MITTLER, R. Reactive oxygen species, abiotic stress and stress combination. **The Plant Journal**, v. 90, n. 5, p. 856–867, jun. 2017. doi: 10.1111 / tpj.13299

OLIVEIRA, H. O.; DE CASTRO, G. L. S.; CORREA, L. O.; SILVESTRE, W. V. D.; DO NASCIMENTO, S. V.; DA SILVA VALADARES, R. B.; OLIVEIRA, G. C.; SANTOS, R. I. N.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Coupling physiological analysis with proteomic profile to understand the photosynthetic responses of young *Euterpe oleracea* palms to drought. **Photosynthesis Research,** 140, 189–205, 2019. doi:10.1007/s11120-018-0597-6

OLIVEIRA, P. R. B.; DA COSTA, C. A.; DE BEM, G. F.; CORDEIRO, V. S. C.; SANTOS, I. B.; DE CARVALHO, L. C. R. M.; CONCEIÇÃO, E. P. S.; LISBOA, P. C.; OGNIBENE, D. T.; SOUSA, P. J. C.; MARTINS, G. R.; SILVA, A. J. R.; MOURA, R. S.; RESENDE, A. C. *Euterpe oleracea* Mart.-Derived Polyphenols Protect Mice from Diet-Induced Obesity and Fatty Liver by Regulating Hepatic Lipogenesis and Cholesterol Excretion. **PLOS ONE**, v. 10, n. 12, p. e0143721, 2015. doi:10.1371/journal.pone.0143721

OLIVEIRA, P. R. B.; DA COSTA, C. A.; DE BEM, G. F.; CAVALHO, L. C. R. M; DE SOUZA, M. A. V.; DE LEMOS NETO, M.; SOUSA, P. J. C.; MOURA, R. S.; RESENDE, A. C. Effects of an Extract Obtained From Fruits of *Euterpe oleracea* Mart. in the Components of Metabolic Syndrome Induced in C57BL/6J Mice Fed a High-fat Diet. Journal of Cardiovascular Pharmacology, v. 56, n. 6, p. 619–626, dez. 2010. doi:10.1097/fjc.0b013e3181f78da4

DEL LONGO, O. T., GONZALEZ, C. A., PASTORI, G. M., TRIPPI, V. S. Antioxidant Defences under Hyperoxygenic and Hyperosmotic Conditions in Leaves of Two

Lines of Maize with Differential Sensitivity to Drought. **Plant and Cell Physiology**, v. 34, n. 7, p. 1023–1028, out. 1993. Disponível em: https://academic.oup.com/pcp/article/34/7/1023/1810685/Antioxidant-Defences-under-Hyperoxygenic-and.

DEMIDCHIK, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. **Environmental and Experimental Botany**, v. 109, p. 212–228, jan. 2015. Disponível em:

https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0098847214001750.

DIKŠAITYTĖ, A.; VIRŠILĖ, A.; ŽALTAUSKAITĖ, J.; JANUŠKAITIENĖ, I.; JUOZAPAITIENĖ, G. Growth and photosynthetic responses in Brassica napus differ during stress and recovery periods when exposed to combined heat, drought and elevated CO₂. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 142, p. 59–72, set. 2019. doi:10.1016/j.plaphy.2019.06.026

FAROOQ, M.; WAHID, A.; KOBAYASHI, N.; FUJITA, D.; BASRA, S. M. A. Plant Drought Stress: Effects, Mechanisms and Management. **Sustain. Agric.** Dordrecht: Springer Netherlands, 2009. p. 153–188. doi:10.1007/978-90-481-2666-8_12

GIANNOPOLITIS, C. N.; RIES, S. K. Superoxide dismutases: I., occurrence in higher plants. **Plant Physiology**, v. 59, p. 309–314, 1977.

GUO, X.-Y.; ZHANG, X.-S.; HUANG, Z.-Y. Drought tolerance in three hybrid poplar clones submitted to different watering regimes. **Journal of Plant Ecology**, v. 3, n. 2, p. 79–87, 1 jun. 2010. Disponível em: https://academic.oup.com/jpe/article-lookup/doi/10.1093/jpe/rtq007.

HASANUZZAMAN, M.; NAHAR, K.; ALAM, M.; ROYCHOWDHURY, R.; FUJITA, M. Physiological, Biochemical, and Molecular Mechanisms of Heat Stress Tolerance in Plants. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 14, n. 5, p. 9643–9684, 3 maio 2013. doi:10.3390/ijms14059643

HAVIR, E. A.; MCHALE, N. A. Biochemical and developmental characterization of multiple forms of catalase in tobacco leaves. v. 84, p. 450–455, 1987.

HE, Y.; YANG, J.; ZHU, B.; ZHU, Z. Low Root Zone Temperature Exacerbates the Ion Imbalance and Photosynthesis Inhibition and Induces Antioxidant Responses in Tomato Plants Under Salinity. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 13, n. 1, p. 89–99, jan. 2014. doi:10.1016/s2095-3119(13)60586-9

HIDEG, É.; STRID, A. The effects of UV-B on the biochemistry and metabolism of plants. **UV-B Radiat. plant life Mol. Biol. to Ecol.** Wallingford: CABI, 2017. p. 90–110. Disponível em: http://www.cabi.org/cabebooks/ebook/20173304605>.

HIKOSAKA, K.; ISHIKAWA, K.; BORJIGIDAI, A.; MULLER, O.; ONODA, Y. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 291–302, 1 jan. 2006. Disponível em:

http://academic.oup.com/jxb/article/57/2/291/489984/Temperature-acclimation-of-

photosynthesis>.

HUANG, J.; YU, H.; DAI, A.; WEI, Y.; KANG, L. Drylands face potential threat under 2°C global warming target. **Nature Climate Change**, v. 7, n. 6, p. 417–422, 24 jun. 2017. doi:10.1038/nclimate3275

HUBBELL, S. P.; HE, F.; CONDIT, R.; BORDA-DE-AGUA, L.; KELLNER, J.; TER STEEGE, H. How many tree species are there in the Amazon and how many of them will go extinct? **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. Supplement 1, p. 11498–11504, 12 ago. 2008. doi:10.1073/pnas.0801915105

HÚRSULA, N. L.; SANTOS, R. I.N.; TEIXEIRA, G. I. S.; ARAUJO, D. G.; SILVESTRE, W. V. D.; PINHEIRO, H. A. Leaf gas exchange, photochemical responses and oxidative damages in assai (*Euterpe oleracea* Mart.) seedlings subjected to high temperature stress. **Scientia Horticulturae**, v. 257, p. 108733, nov. 2019. doi:10.1016/j.scienta.2019.108733

IBGE. **Safra de açaí foi de 1,1 milhão de toneladas em 2016**. Disponível em: https://agenciadenoticias.ibge.gov.br/agencia-noticias/2012-agencia-de-noticias/noticias/16821-safra-de-acai-foi-de-1-1-milhao-de-toneladas-em-2016>. Acesso em: 26 jul. 2019.

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS. A estimativa da taxa de desmatamento por corte raso para a Amazônia Legal em 2019 é de 9.762 km². Disponível em: http://www.inpe.br/noticias/noticia.php?Cod_Noticia=5294>. Acesso em: 19 nov. 2019.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (IPCC). Climate change 2014: synthesis report. In: PACHAURI, R.K., MEYER, L.A (Org.). . Contrib. Work. Groups I, II III to Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Chang. Pachauri, ed. [S.I: s.n.], 2014. p. 151 p.

______. Global Warming of 1.5°C.An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, . In: MASSON-DELMOTTE, V., ZHAI, P., PORTNER, H.O., ROBERTS, D., SKEA, J., SHUKLA, P.R., PIRANI, A., MOUFOUMA-OKIA, W., PEAN, C., PIDCOCK, R., CONNORS, S., MATTHEWS, J.B.R., CHEN, Y., ZHOU, X., GOMIS, M.I., LONNOY, E., MAYCOCK, T., TIGNOR, M., WATERFIELD, T. (Org.). . [S.I: s.n.], 2018. .

JIAO, X.-C.; SONG, X.-M.; ZHANG, D.-L.; DU, Q.-J.; LI, J.-M. Coordination between vapor pressure deficit and CO₂ on the regulation of photosynthesis and productivity in greenhouse tomato production. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 8700, 18 dez. 2019. doi:10.1038/s41598-019-45232-w

JORDAN, B.; STRID, Å; WARGENT, J. What Role Does UVB Play in Determining Photosynthesis? [S.I: s.n.], 2016. p. 275–286. Disponível em: http://www.crcnetbase.com/doi/10.1201/b19498-21.

KALINA, J.; URBAN, O.; ČAJÁNEK, M.; KURASOVÁ, I.; ŠPUNDA, V.; MAREK, M. V. Different Responses of Norway Spruce Needles from Shaded and Exposed Crown Layers to the Prolonged Exposure to Elevated CO₂ Studied by Various Chlorophyll a Fluorescence Techniques. **Photosynthetica**, v. 39, n. 3, p. 369–376, 2001.

KAR, M., MISHRA, D. Catalase, peroxidase, and polyphenoloxidase activities during rice leaf senescence. **Plant Physiology**, v. 57, p. 315–319, 1976.

KAYIHAN, C.; EYIDOGAN, F.; AFSAR, N.; OKTEM, H.A.; YUCEL, M. Cu/Zn superoxide dismutase activity and respective gene expression during cold acclimation and freezing stress in barley cultivars. **Biologia Plantarum**, v. 56, n. 4, p. 693–698, 29 dez. 2012. Disponível em: ">http://link.springer.com/10.1007/s10535-012-0143-x>.

LEAKEY, A. D. B.; AINSWORTH, E. A.; BERNACCHI, C. J.; ROGERS, A.; LONG, S. P.; ORT, D. R. 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, jul. 2009. Disponível em: https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/erp096>.

LEAKEY, ANDREW D.B.; URIBELARREA, M.; AINSWORTH, E. A.; NAIDU, S. L.; ROGERS, A.; ORT, D. R.; LONG, S. P. Photosynthesis, Productivity, and Yield of Maize Are Not Affected by Open-Air Elevation of CO₂ Concentration in the Absence of Drought. **Plant Physiology**, v. 140, n. 2, p. 779–790, fev. 2006. doi:10.1104/pp.105.073957

LEE, J.E.; BOYCE, K. Impact of the hydraulic capacity of plants on water and carbon fluxes in tropical South America. **Journal of Geophysical Research**, v. 115, n. D23, p. D23123, 14 dez. 2010. Disponível em: .

LI, J.; CANG, Z.; JIAO, F.; BAI, X.; ZHANG, D.; ZHAI, R. Influence of drought stress on photosynthetic characteristics and protective enzymes of potato at seedling stage. **Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences**, v. 16, n. 1, p. 82–88, jan. 2017. doi:10.1016/j.jssas.2015.03.001

MALHI, Y.; ROBERTS, J. T.; BETTS, R. A.; KILLEEN, T. J.; LI, W.; NOBRE, C. A. Climate Change, Deforestation, and the Fate of the Amazon. **Science**, v. 319, n. 5860, p. 169–172, 11 jan. 2008. doi:10.1126/science.1146961

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral. [S.I: s.n.], 2005.

MATHUR, S.; AGRAWAL, D.; JAJOO, A. Photosynthesis: Response to high temperature stress. **Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology**, v. 137, p. 116–126, ago. 2014. Disponível em: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1011134414000190>.

MEINSHAUSEN, M.; SMITH, S. J.; CALVIN, K.; DANIEL, J. S.; KAINUMA, M. L. T.; LAMARQUE, J.-F.; MATSUMOTO, K.; MONTZKA, S. A.; RAPER, S. C. B.; RIAHI, K.; THOMSON, A.; VELDERS, G. J. M.; VAN VUUREN, D. P. P. The RCP greenhouse gas concentrations and their extensions from 1765 to 2300. **Climatic Change**, v. 109, n. 1–2, p. 213–241, 9 nov. 2011. doi:10.1007/s10584-011-0156-z

MISHRA, A.N.; SRIVASTAVA, A.; STRASSER, R.J. Elastic and plastic responses of Viciafaba leaves to high temperature and high light stress. In: Gordon Conference onTemperature stress in plants. p. Ventura, USA, 25–30 Jan., 2007.

MISHRA, A.N.; TERASHIMA, I. Changes in photosystem activities during adapta-tion of Vicia faba seedlings to low, moderate and high temperature. **Plant Cell Physiology**, v. Abstract, p. Annual Symposium JSPP, Nara. Japan 27-29 March, 2003.

MITTLER, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. **Trends in Plant Science**, v. 7, n. 9, p. 405–410, set. 2002. Disponível em: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138502023129.

MOUTINHO, P.; GUERRA, R.; AZEVEDO-RAMOS, C. Achieving zero deforestation in the Brazilian Amazon: What is missing? **Elementa: Science of the Anthropocene**, v. 4, p. 000125, 16 set. 2016. Disponível em: http://www.elementascience.org/articles/10.12952/journal.elementa.000125.

MURCHIE, E.H.; LAWSON, T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications. **Journal of Experimental Botany**, v. 64, n. 13, p. 3983–3998, out. 2013. Disponível em: https://academic.oup.com/jxb/article-lookup/doi/10.1093/jxb/ert208>.

NIINEMETS, Ü.; DÍAZ-ESPEJO, A.; FLEXAS, J.; GALMÉS, J.; WARREN, C. R. Importance of mesophyll diffusion conductance in estimation of plant photosynthesis in the field. **Journal of Experimental Botany**, v. 60, n. 8, p. 2271–2282, maio 2009. doi:10.1093/jxb/erp063

NOAA. **National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA)**. Disponível em: http://co2now.org/Current-CO2/CO2-Now/noaa-mauna-loa-CO2-data.html%0Ahttps://www.co2.earth/monthly-co2. Acesso em: 24 mar. 2019.

NÓIA JÚNIOR, R. DE S.; PEZZOPANE, J. E. M.; VINCO, J. S.; XAVIER, T. M. T.; CECÍLIO, R. A.; PEZZOPANE, J. R. M. Characterization of photosynthesis and transpiration in two rubber tree clones exposed to thermal stress. **Brazilian Journal of Botany**, v. 41, n. 4, p. 785–794, 17 dez. 2018. doi:10.1007/s40415-018-0495-3

NÓIA JÚNIOR, R. DE S.; AMARAL, G. C.; PEZZOPANE, J. E. M.; FONSECA, M. D. S.; SILVA, A. P. C.; XAVIER, T. M. T. Ecophysiological acclimatization to cyclic water stress in *Eucalyptus*. **Journal of Forestry Research**, 27 mar. 2019. doi:10.1007/s11676-019-00926-9

OCHOA-QUINTERO, J. M.; GARDNER, T. A.; ROSA, I.; FERRAZ, S. F. B.; SUTHERLAND, W. J. Thresholds of species loss in Amazonian deforestation frontier landscapes. **Conservation Biology**, v. 29, n. 2, p. 440–451, abr. 2015. doi:10.1111/cobi.12446 OLIVEIRA, L. C.; OLIVEIRA, M. S. P.; DAVIDE, L. C.; TORRES, G. A. Karyotype and genome size in *Euterpe* Mart. (Arecaceae) species. **Comparative Cytogenetics**, v. 10, n. 1, p. 17–25, 22 jan. 2016. doi:10.3897/CompCytogen.v10i1.5522

OMIDI, H.; SHAMS, H.; SAHANDI, M. S.; RAJABIAN, T.; MIRANSARI, M. Balangu (*Lallemantia* sp.) growth and physiology under field drought conditions affecting plant medicinal content. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 130, n. August, p. 641–646, 2018. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.08.014>.

PARRY, L.; DAVIES, G.; ALMEIDA, O.; FRAUSIN, G.; DE MORAÉS, A.; RIVERO, S.; O FILIZOLA, N. TORRES, P. Social Vulnerability to Climatic Shocks Is Shaped by Urban Accessibility. **Annals of the American Association of Geographers**, v. 108, n. 1, p. 125–143, 2 jan. 2018. doi:10.1080/24694452.2017.1325726

PEIXOTO, P. H. P.; CAMBRAIA, J.; SANT'ANNA, R.; MOSQUIM, P. R.; MOREIRA, M. A. Aluminum Effects On Lipid Peroxidation And On The Activities Of Enzymes Of Oxidative Metabolism In Sorghum. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, v. 11, n. 3, p. 137–143, 1999.

PERDOMO, J.A.; CAPÓ-BAUÇÀ, S.; CARMO-SILVA, S.; GALMÉS, J. Rubisco and Rubisco Activase Play an Important Role in the Biochemical Limitations of Photosynthesis in Rice, Wheat, and Maize under High Temperature and Water Deficit. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 13 abr. 2017. Disponível em: <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2017.00490/full>.

PEREIRA, A. R.; ANGELOCCI, L. R.; SENTELHAS, P. C. Agrometeorologia: fundamentos e aplicações práticas. Guaíba: Agropecuária, 2002. p. 247–267.

PRIOR, S. A.; RUNION, G. B.; ROGERS, H. H.; ARRIAGA, F. J. Elevated Atmospheric Carbon Dioxide Effects on Soybean and Sorghum Gas Exchange in Conventional and No-Tillage Systems. **Journal of Environment Quality**, v. 39, n. 2, p. 596, 2010. Disponível em:

https://www.agronomy.org/publications/jeq/abstracts/39/2/596>.

RAO, V. B.; MANEESHA, K.; SRAVYA, P.; FRANCHITO, S. H.; DASARI, H.; GAN, M. A. Future increase in extreme El Nino events under greenhouse warming increases Zika virus incidence in South America. **npj Climate and Atmospheric Science**, v. 2, n. 1, p. 4, 29 dez. 2019. doi:10.1038/s41612-019-0061-0

RAY, D.; DEY, S.K.; DAS, G. Significance of the Leaf Area Ratio in Hevea brasiliensis Under High Irradiance and Low Temperature Stress. **Photosynthetica**, v. 42, n. 1, p. 93–97, 2004. Disponível em: http://link.springer.com/10.1023/B:PHOT.0000040575.92512.ab>.

RUFINO, M. DO S. M.; PÉREZ-JIMÉNEZ, J.; ARRANZ, S.; ALVES, R. E.; DE BRITO, E. S.; OLIVEIRA, M. S. P.; SAURA-CALIXTO, F. Açaí (*Euterpe oleraceae*) 'BRS Pará': A tropical fruit source of antioxidant dietary fiber and high antioxidant capacity oil. **Food Research International**, v. 44, n. 7, p. 2100–2106, ago. 2011. doi:10.1016/j.foodres.2010.09.011 SALAZAR-PARRA, C.; AGUIRREOLEA, J.; SÁNCHEZ-DÍAZ, M.; IRIGOYEN, J. J.; MORALES, F. Climate change (elevated CO₂, elevated temperature and moderate drought) triggers the antioxidant enzymes' response of grapevine cv. Tempranillo, avoiding oxidative damage. **Physiologia Plantarum**, v. 144, n. 2, p. 99–110, fev. 2012. doi.org/10.1111/j.1399-3054.2011.01524.x

SAMPAIO, G.; NOBRE, C.; COSTA, M. H.; SATYAMURTY, P.; SOARES-FILHO, B. S.; CARDOSO, M. Regional climate change over eastern Amazonia caused by pasture and soybean cropland expansion. **Geophysical Research Letters**, v. 34, n. 17, p. L17709, 13 set. 2007. doi:10.1029/2007gl030612

SEEG-BRASIL. System Study Greenhouse Gas Emissions Estimates (SEEG). Disponível em: http://plataforma.seeg.eco.br/total_emission>. Acesso em: 6 out. 2019.

SHEHAB, G. G., AHMED, O. K., EL-BELTAGI, H. S. Effects of Various Chemical Agents for Alleviation of Drought stress in rice plants (*Oryza sativa* L.). **Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca**, v. 38, p. 139–148, 2010.

SHUKLA, J.; NOBRE, C.; SELLERS, P. Amazon Deforestation and Climate Change. **Science**, v. 247, n. 4948, p. 1322–1325, 16 mar. 1990. Disponível em: http://www.sciencemag.org/cgi/doi/10.1126/science.247.4948.1322>.

SILVA, P. A.; COSME, V. S.; RODRIGUES, K. C. B.; DETMANN, K. S. C.; LEÃO, F. M.; CUNHA, R. L.; BUSELLI, R. A.F.; DAMATTA, F. M.; PINHEIRO, H. A. Drought tolerance in two oil palm hybrids as related to adjustments in carbon metabolism and vegetative growth. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 2, p. 58, 27 fev. 2017. doi:10.1007/s11738-017-2354-4

SILVESTRE, W. V. D.; SILVA, P. A.; PALHETA, L. F.; DE OLIVEIRA NETO, C. F.; SOUZA, R. O. R. M.; FESTUCCI-BUSELLI, R. A.; PINHEIRO, H. A. Differential tolerance to water deficit in two açaí (*Euterpe oleracea* Mart.) plant materials. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 39, n. 1, p. 4, 21 jan. 2017. doi:10.1007/s11738-016-2301-9

SONI, P.; ABDIN, M.Z. Water deficit-induced oxidative stress affects artemisinin content and expression of proline metabolic genes in Artemisia annua L. **FEBS Open Bio**, v. 7, n. 3, p. 367–381, mar. 2017. Disponível em: http://doi.wiley.com/10.1002/2211-5463.12184>.

ŠPRTOVÁ, M.; ŠPUNDA, V.; KALINA, J.; MAREK, M.V. Photosynthetic UV-B Response of Beech (*Fagus sylvatica* L.) Saplings. **Photosynthetica**, v. 41, n. 4, p. 533–543, 2003. doi:10.1023/b:phot.0000027517.80915.1b

STITT, M. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. **Plant, Cell and Environment**, v. 14, n. 8, p. 741–762, out. 1991. Disponível em: ">http://doi.wiley.com/10.1111/j.1365-3040.1991.tb01440.x>.

SUN, Q.; MIAO, C.; HANEL, M.; BORTHWICK, A. G. L.; DUAN, Q.; JI, D.; LI, H.

Global heat stress on health, wildfires, and agricultural crops under different levels of climate warming. **Environment International**, v. 128, p. 125–136, jul. 2019. doi:10.1016/j.envint.2019.04.025

SURESH, K.; NAGAMANI, C.; RAMACHANDRUDU, K.; MATHUR, R. K. Gasexchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. **Photosynthetica**, v. 48, n. 3, p. 430–436, 13 set. 2010. Disponível em: ">http://link.springer.com/10.1007/s11099-010-0056-x>.

TANG, Y.-Y.; YUAN, Y.-H.; SHU, S.; GUO, S.-R. Regulatory mechanism of NaCl stress on photosynthesis and antioxidant capacity mediated by transglutaminase in cucumber (*Cucumis sativus* L.) seedlings. **Scientia Horticulturae**, v. 235, p. 294–306, maio 2018. Disponível em:

">https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304423818301201>.

TARDIEU, F.; GRANIER, C.; MULLER, B. Water deficit and growth. Co-ordinating processes without an orchestrator? **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 3, p. 283–289, 2011. Disponível em:

https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1369526611000070>.

THWE, A. A.; KASEMSAP, P. Quantification of OJIP Fluorescence Transient in Tomato Plants Under Acute Ozone Stress. **Natural Science**, v. 48, p. 665–675, 2014.

URBAN, O.; HRSTKA, M.; HOLUB, P.; VESELÁ, B.; VEČEŘOVÁ, K.; NOVOTNÁ, K.; GRACE, J.; KLEM, K. Interactive effects of ultraviolet radiation and elevated CO2 concentration on photosynthetic characteristics of European beech saplings during the vegetation season. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 134, p. 20–30, jan. 2019. doi:10.1016/j.plaphy.2018.08.026

WANG, X.; GAO, Y.; WANG. Q.; CHEN, M. YE, X.; LI, D.; CHEN, X.; LI, L.; GAO, D. 24-Epibrassinolide-alleviated drought stress damage influences antioxidant enzymes and autophagy changes in peach (*Prunus persicae* L.) leaves. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 135, n. October 2018, p. 30–40, 2019. Disponível em: https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.11.026>.

WELLER, S. L.; FLORENTINE, S. K.; MUTTI, N. K.; JHA, P.; CHAUHAN, B. S. Response of Chloris truncata to moisture stress, elevated carbon dioxide and herbicide application. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, p. 10721, 2019. doi:10.1038/s41598-019-47237-x

WU, Y. J.; REN, C.; TIAN, Y.; ZHA, T. S.; LIU, P.; BAI, Y. J.; MA, J. Y.; LAI, Z. R.; BOURQUEA, C. P.-A. Photosynthetic gas-exchange and PSII photochemical acclimation to drought in a native and non-native xerophytic species (*Artemisia ordosica* and *Salix psammophila*). **Ecological Indicators**, v. 94, p. 130–138, 2018. Disponível em: https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1470160X18304801>.

WULLSCHLEGER, S. D.; NORBY, R. J.; HENDRIX, D. L. Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to

carbon dioxide enrichment. **Tree Physiology**, v. 10, n. 1, p. 21–31, 1 jan. 1992. Disponível em: https://academic.oup.com/treephys/article-lookup/doi/10.1093/treephys/10.1.21.

YAMAGUCHI, K.K.L.; PEREIRA, L.F.R.; LAMARÃO, C.V.; LIMA, E.S. Amazon acai: Chemistry and biological activities: A review. **Food Chemistry**, v. 179, p. 137–151, 2015. Disponível em:

https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0308814615000576>.

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. Disponível em: http://link.springer.com/10.1007/s11120-013-9874-6>.

ZEMP, D. C.; SCHLEUSSNER, C.-F; BARBOSA, H. M. J.; RAMMIG, A. Deforestation effects on Amazon forest resilience. **Geophysical Research Letters**, v. 44, n. 12, p. 6182–6190, 28 jun. 2017. Disponível em: http://doi.wiley.com/10.1002/2017GL072955>.

ZHA, T. -S.; WU, Y. J.; JIA, X.; ZHANG, M. Y.; BAI, Y. J.; LIU, P.; MA, J. Y.; BOURQUE, C. P. -A.; PELTOLA, H. Diurnal response of effective quantum yield of PSII photochemistry to irradiance as an indicator of photosynthetic acclimation to stressed environments revealed in a xerophytic species. **Ecological Indicators**, v. 74, p. 191–197, mar. 2017. doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.11.027

ZINTA, G.; ABDELGAWAD, H.; DOMAGALSKA, M. A.; VERGAUWEN, L.; KNAPEN, D.; NIJS, I.; JANSSENS, I. A.; BEEMSTER, G. T. S.; ASARD, H. Physiological, biochemical, and genome-wide transcriptional analysis reveals that elevated CO₂ mitigates the impact of combined heat wave and drought stress in Arabidopsis thaliana at multiple organizational levels. **Global Change Biology**, v. 20, n. 12, p. 3670–3685, 2014. doi:10.1111/gcb.12626

ZLATKO, Z.; FERNANDO, C. L. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis. **Emirates Journal of Food and Agriculture**, v. 24, n. 1, p. 57–72, 2012. Disponível em: http://www.ejfa.me/index.php/journal/article/view/731>.

5. CONCLUSÕES GERAIS

As condições ambientais afetaram os processos ecofisiológicos das mudas de jaborandi. Condições de temperaturas mais baixas independente do DPV ocorreu redução no crescimento e na produção de massa seca total. Além disso, independentemente do ambiente quando as mudas foram submetidas a condições com disponibilidade limitada de água reduziu massa seca total. Os resultados apontam que regiões com altas temperaturas e sem restrição hídrica são as mais adequadas para a expansão do cultivo de jaborandi no Brasil.

Os cenários climáticos influenciaram a ecofisiologia do jaborandi, mudas conduzidas nos cenários climáticos RCP 4.5 e RCP 8.5 reduziram o crescimento, principalmente quando submetidas ao estresse hídrico. O melhor crescimento e produção de massa seca total ocorreu em mudas conduzidas na Amazônia atual. O efeito combinado do aumento da concentração de CO₂, da temperatura do ar e DPV limitou o potencial hídrico foliar, parâmetros de fluorescência e a atividade enzimática das mudas de jaborandi.

As mudas de açaí também foram afetadas pelos cenários de mudanças climáticas. Os resultados do estudo mostraram uma redução no crescimento do açaí e que a limitação hídrica é o efeito mais limitante. O aumento da concentração de CO₂ nos cenários climáticos RCP 4.5 e RCP 8.5 embora tenham beneficiado as trocas gasosas o aumento de temperatura do ar e DPV limitou o status hídrico, parâmetros de fluorescência e massa seca total. A maior produção de massa seca total ocorreu em mudas sem estresse hídrico do cenário Amazônia atual.

6. AGRADECIMENTOS

Este trabalho é apoiado pela FAPES (Fundação de Amparo à Pesquisa do Espírito Santo) com o financiamento da pesquisa e concessão de bolsas de doutorado ao primeiro autor (Edital PROCAP 2016).