

SENSIBILIDADE DE RESPOSTAS DE FOTOSÍNTESE FOLIAR DE CAFEIROS APÓS O EXPERIMENTO FACE: EXISTE A MEMÓRIA?¹

Miroslava Rakocevic^{2,3}; Eunice Reis Batista³

¹ Trabalho financiado pelo Consórcio Brasileiro de Pesquisa e Desenvolvimento do Café – Consórcio Pesquisa Café

² Pesquisador, PhD, Bolsista Consórcio Pesquisa Café, Embrapa Informática, Campinas-SP, miroslava.rakocevic@colaborador.embrapa.br

³ Pesquisador, PhD, Embrapa Meio Ambiente, Jaguariúna-SP, eunice.reis@embrapa.br

RESUMO: A hipótese deste trabalho foi que as respostas de fotossíntese de folhas de cafeeiros serão maiores em plantas que foram previamente cultivadas sob elevada concentração de CO₂ (e[CO₂]) do que nestas que sempre foram cultivadas sob a concentração atual de CO₂ (a[CO₂]), especialmente em condições de irrigação. Para estudar a existência de ‘memória’ positiva de e[CO₂], o objetivo do estudo foi determinar variações de curvas de respostas de fotossíntese (A) na luz em folhas de café ao longo de perfil vertical de árvores, após um mês que o enriquecimento de CO₂ foi encerrado no experimento FACE. As plantas previamente cultivadas sob e[CO₂] apresentaram menor A comparadas com as que sempre foram cultivadas sob a[CO₂]. O período transitório de rustificação (aclimatização) às condições de a[CO₂] aumentou a sensibilidade das plantas cultivadas previamente sob e[CO₂], especialmente estas sob irrigação. Em plantas continuamente cultivadas sob regime hídrico de campo e sob a[CO₂], as folhas autossombreadas apresentaram maior resposta de A à concentração de CO₂ de 590 µL CO₂ L⁻¹ na câmara de medição na época de seca, como possível consequência de um "estado de alerta", para lidar com novos eventos de seca com sucesso. A hipótese de ‘memória’ em plantas previamente estimuladas com e[CO₂] foi provada, mas ela induziu diminuição de A, por causa do aparelho fotossintético construído previamente no experimento FACE.

PALAVRAS-CHAVE: curva de luz de fotossíntese, elevado CO₂, fotossíntese foliar, mudanças climáticas e seca.

SENSITIVITY IN LEAF PHOTOSYNTHESIS RESPONSES OF COFFEE AFTER THE FACE EXPERIMENT: DOES THE MEMORY EXIST?

ABSTRACT: The hypothesis of this work was that the photosynthetic responses of coffee leaves would be promoted in plants that were previously cultivated under the elevated concentration of CO₂ (e[CO₂]) compared to those that were always cultivated under the current concentration of CO₂ (a[CO₂]), especially under irrigation conditions. To study the existence of positive ‘memory’ of e[CO₂], the aim of this study was to determine variations in photosynthetic light-responses curves of coffee leaves, estimated along the vertical tree profile, one month after the CO₂ enrichment was terminated in the FACE experiment. Plants previously cultivated under e[CO₂] showed lower leaf photosynthesis (A) compared to those always cultivated under a[CO₂]. The transitional period of acclimatization (hardening) to the conditions of a[CO₂] increased the sensitivity of plants previously cultivated under e[CO₂], especially those ones under irrigation. In plants continuously cultivated under field water regime and under e[CO₂], the self-shaded leaves showed higher A response to CO₂ concentration of 590 µL CO₂ L⁻¹ in the chamber during the dry season, as a possible consequence of a "alertness" to successfully deal with new drought events. The hypothesis of 'memory' in plants previously stimulated with e[CO₂] was proved, but it induced the reduction in A due to the photosynthetic apparatus previously built during the FACE experiment.

KEY WORDS: climate change, drought, elevated CO₂, leaf photosynthesis and photosynthetic light curve.

INTRODUÇÃO

Vivemos em um mundo baseado em carbono, onde organismos autotróficos consomem o carbono e os heterotróficos, emitem o CO₂. Qualquer mudança na disponibilidade do "alimento" primário da biosfera deve ter consequências biológicas e ecológicas (Körner, 2003). As mudanças climáticas nas últimas décadas foram altamente impactadas pelo desenvolvimento industrial intensivo (Ewert et al., 2005). Tendências nas mudanças climáticas indicam que a concentração de CO₂ continuará a aumentar. A primeira resposta da planta à elevada concentração atmosférica de CO₂ (e[CO₂]) é o aumento de taxa fotossintética (A). Quantitativamente, o CO₂ é o “alimento” para espécies vegetais, pois a taxa de absorção fotossintética de CO₂ pelas folhas ainda não está saturada.

Respostas ao aumento de CO₂ atmosférico de numerosas espécies vegetais C3 e C4 foram estudadas e a sua resposta geral é aumento na fotossíntese foliar e aumento de biomassa (Song et al., 2009), diminuição ou insensibilidade de condutância estomática (Knapp et al., 1996) e aumento de produtividade (Jablonsky et al., 2002), mesmo de espécies frutíferas (Kizildeniz et al. 2015; Ghini et al., 2015). A intensidade de respostas na e[CO₂] no tempo e a combinação de respostas fisiológicas e produtivas são altamente relacionadas com espécies e formas vegetativas (Ainsforth & Long, 2005) ou grau de invasão de espécies (Song et al., 2009). Os fatores limitantes de ambientes, tais como nitrogênio (Norby et al., 2010), luz (Granados & Körner, 2010) ou seca (Centritto, 2005) modificam as respostas a e[CO₂] e vigor de plantas.

Sob $e[\text{CO}_2]$, os cafeeiros juvenis aumentam A foliar, especialmente na época seca (Ghini et al., 2015), enquanto os adultos apresentam elevada A foliar, mas apresentam menor área foliar do que plantas cultivadas sob CO_2 atual ($a[\text{CO}_2]$) resultando na fotossíntese de plantas inteiras mais alta sob $e[\text{CO}_2]$ do que $a[\text{CO}_2]$ (Rakocevic et al., 2018). A hipótese deste trabalho foi que as respostas de fotossíntese de folhas de cafeeiros serão maiores em plantas que foram previamente cultivadas sob $e[\text{CO}_2]$ do que nestas que sempre foram cultivadas sob $a[\text{CO}_2]$, especialmente em condições de irrigação. Para estudar a existência de ‘memória’ positiva de $e[\text{CO}_2]$, o objetivo do estudo foi determinar variações de curvas de respostas de fotossíntese na luz em folhas de café ao longo de perfil vertical, após um mês que o enriquecimento de CO_2 foi encerrado no experimento FACE.

MATERIAL E MÉTODOS

O sistema Free-Air- CO_2 -Enrichment (FACE) foi construído na Embrapa Meio Ambiente, Jaguariúna, SP, Brasil (22 ° 43'S, 47 ° 01'W, 570 m de altitude). Mudanças de 'Catuaí Vermelho IAC 144', um cultivar comum de *Coffea arabica* L. sensível ao estresse hídrico, foram transplantadas para o campo em março de 2011, no delineamento espacial de 3,5 m entre linhas e 0,6 m entre troncos na linha (Ghini et al., 2015). Cada octógono de FACE continha quatro linhas orientadas norte-sul, somando 44 plantas. A adição de CO_2 ao ar começou em 25 de agosto de 2011 e parou em 30 de junho de 2016 (Rakocevic & Matsunaga, 2018). A concentração de CO_2 no início do experimento foi de $390 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$. A injeção direta de CO_2 puro no ar permitia a elevação do $[\text{CO}_2]$ para $150\text{-}200 \mu\text{L de CO}_2 \text{ L}^{-1}$ acima da concentração atual ($a[\text{CO}_2]$) durante o dia. O CO_2 foi emitido fora das parcelas através de micro-furos dos tubos instalados nas alturas de 0,9 e 1,4 m acima do nível do solo. A injeção de CO_2 seguia a direção do vento e foi realizada somente quando a velocidade mínima foi de $0,5 \text{ m s}^{-1}$, para permitir a mistura de gases no interior de octógonos.

O clima na área experimental é tropical, tipo Cwa pela classificação de Köppen, com verões quentes e chuvosos e invernos secos. Os sensores meteorológicos, modelo WXT520 (Vaisala, Vantaa, Finlândia), foram usados para monitorar a velocidade e direção do vento, precipitação, pressão atmosférica, temperatura e umidade relativa. A concentração de CO_2 no ar foi medida no centro dos octógonos com analisadores de gás infravermelho e a sua dinâmica está apresentada para período de agosto de 2011 a junho 2016, adicionando um mês após o encerramento da injeção do gás, ou seja, julho de 2016 (Fig. 1).

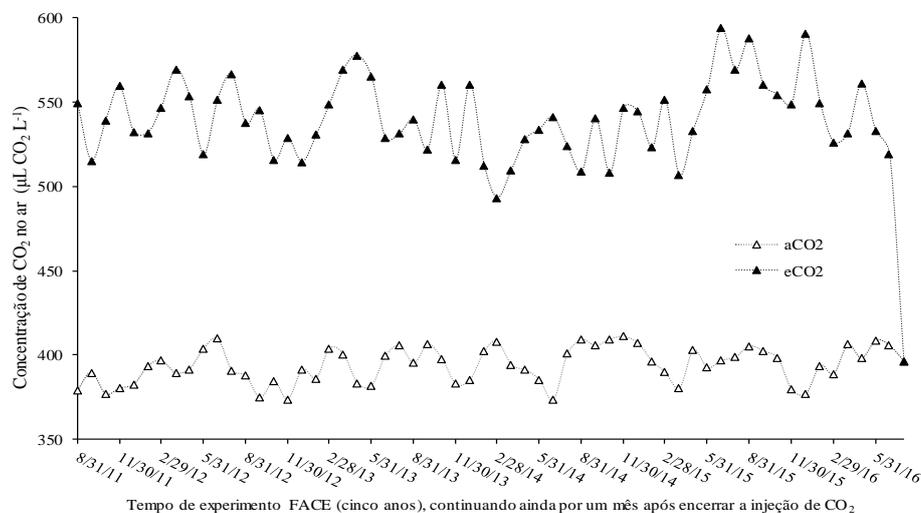


Figura 1. Concentração de CO_2 média mensal durante cinco anos de experimento FACE continuando com mais um mês sem a injeção adicional. Os cafeeiros foram cultivados sob elevada ($e[\text{CO}_2]$) e atual ($a[\text{CO}_2]$) concentração de CO_2 no experimento FACE.

O solo da área experimental do tipo latossolo vermelho distroferico. As plantas foram irrigadas apenas o ano de plantio (2011). Os octógonos de FACE, contendo plantas submetidas a tratamentos, tiveram um sistema de irrigação, mas este não foi operado durante quatro anos. A irrigação começou no início de outubro de 2015. A necessidade de irrigação foi calculada usando o método de balanço hídrico do solo, calculando a capacidade de armazenamento de água no solo para cafeeiros, usando necessidade de zona radicular de cerca de $130 \text{ mm m}^{-2} \text{ mês}^{-1}$. A metade de cafeeiros sob experimento FACE recebeu a irrigação por gotejamento (IRR) e metade não (NI). A irrigação continuou durante todo o ano 2016.

No FACE as plantas foram expostas às duas condições de CO_2 , atual ($a[\text{CO}_2]$, $\sim 390 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$) e elevado ($e[\text{CO}_2]$, $\sim 590 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$), além de dois regimes hídricos (NI e IRR). As curvas de respostas de fotossíntese foliar a luz (A/PAR) de *C. arabica* foram construídas após quarenta dias de encerramento de experimento FACE de longa duração (cinco anos). As respostas A/PAR foram determinadas pela variação da radiação ativa fotossintética (PAR) em nove pontos começando com 1117 até $0 \mu\text{mol fótons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em quatro estratos de 50 cm no perfil vertical de plantas. A concentração de CO_2 na câmara de LICOR 6400 (Lincoln, Nebraska, USA) foi mantida em duas concentrações, $590 \mu\text{L}$

CO₂ L⁻¹ (valor simulado no FACE) e 390 µL CO₂ L⁻¹ (valor diurno atual). Os valores foram obtidos em duas plantas referentes de cada tratamento. Foram usadas as folhas de 3ª a 5ª ordem de ramificação formadas e amadurecidas ao longo do experimento FACE.

Na análise de curvas de luz, a intensidade de PAR (1117 até 0 µmol fótons m⁻² s⁻¹) foi usado como fator fixo nos modelos mistos, enquanto que o ambiente de concentração de CO₂ prévio, o regime hídrico e o estrato foram analisados como fatores aleatórios, aplicando pacote ‘nlme’ no ‘R’ (R Core Team, 2019). O teste de Bartlett de homogeneidade de variâncias foi realizado. Os modelos foram ajustados respeitando testes de normalidade de resíduos e dos efeitos aleatórios, aplicando o teste de Shapiro.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

No mês de agosto de 2016, 40 dias após encerramento de injeção de CO₂ adicional, foram construídas as curvas de A/PAR para folhas emitidas ainda durante o prévio experimento FACE. Primeiro foram comparadas as respostas gerais fotossintéticas de folhas em quatro posições do dossel vegetal sob a injeção de 590 µL CO₂ L⁻¹ e 390 µL CO₂ L⁻¹. A média estimada de curva inteira foi significativamente mais alta em folhas expostas no momento das medições à concentração de 590 CO₂ L⁻¹ do que de 390 CO₂ L⁻¹ (Tabela 1). Essa resposta geral foi esperada, porque a taxa de absorção fotossintética de CO₂ pelas folhas ainda não é saturada (Körner, 2003).

Tabela 1. Médias ± erro padrão estimados e P-valores de ANOVA (confiança 0.95, com significância de 0.1) para respostas fotossintéticas (A, µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) médias de curvas de luz das folhas de cafeeiros 40 dias após encerramento de injeção de CO₂ adicional no prévio experimento FACE de longa duração, controlando a concentração de CO₂ em 390 e 590 µL CO₂ L⁻¹ durante as medições.

CO ₂ controlado	A (µmol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)
590	1.76±0.199 a
390	1.28±0.199 b
P-valor	<0.0001

Os P-valores < 0.1 foram marcados em negrito.

Tabela 2. P-valores de ANOVA (confiança 0.95, com significância de 0.1), médias ± erro padrão estimados para respostas fotossintéticas (A, µmol CO₂ m⁻² s⁻¹) médias calculadas a partir de curvas de luz, controlando a concentração de CO₂ em 390 µL CO₂ L⁻¹ nas folhas de cafeeiros, 40 dias após encerramento de injeção de CO₂ adicional no prévio experimento FACE de longa duração. As plantas foram previamente cultivadas sob elevada (e[CO₂]) e atual (a[CO₂]) concentração de CO₂ no ar, sob irrigação (IRR) e regime hídrico de campo (NI). Diferenciam-se quatro estratos de perfil vertical (E1 = 0-50 cm, E2 = 51-100 cm, E3 = 101-150 cm, E4 >150 cm).

Tratamento	P-valor			
Ambiente CO ₂ prévio	0.0635			
Regime hídrico	0.4239			
Estrato	<0.0001			
CO ₂ x Regime hídrico	0.2498			
CO ₂ x Estrato	<0.0001			
Regime hídrico x Estrato	<0.0001			
CO ₂ x Regime hídrico x Estrato	<0.0001			
	Estrato 1 (a)	Estrato 2 (a)	Estrato 3 (a)	Estrato 4 (b)
eCO ₂ -IRR	1.963±0.396 a	1.905±0.396 ab	0.660 0.396 b	0.379±0.396 a
eCO ₂ -NI	0.629±0.396 a	0.313±0.396 b	0.504 0.396 b	0.380±0.396 a
aCO ₂ -IRR	1.364±0.396 a	0.555±0.396 b	3.543±0.396 a	1.103±0.396 a
aCO ₂ -NI	1.345±0.396 a	3.369±0.396 a	1.769±0.396 ab	0.710±0.396 a

Os P-valores < 0.1 foram marcados em negrito.

As respostas de A com o controle de concentração de CO₂ em 390 µL CO₂ L⁻¹, que é a concentração de CO₂ de crescimento de todas as plantas após o FACE, observaram-se os impactos significativos de ambiente de CO₂ prévio, posição de folhas no perfil vertical (estrato) e interações complexas (Tabela 2). Em geral, as folhas autossombreadas (estrato 1), responderam com menor A comparadas com as demais. Menor fotossíntese média foi registrada nas plantas que previamente recebiam CO₂ adicional (e[CO₂]), o que foi expresso, com maior evidência, nos estratos 2 e 3 (Tabela 2, Fig. 2). Diferença na resposta média de A de toda a curva foi registrada entre as plantas não irrigadas (NI), no estrato 2 (E2) contendo as folhas autossombreadas, onde as folhas de plantas previamente expostas à elevada concentração de CO₂ durante cinco anos (e[CO₂]) (Fig. 2B) apresentaram as respostas fotossintéticas mais baixas do que as sempre cultivadas sob a concentração atual de CO₂ (a[CO₂]) – (Fig. 2D).

A situação parecida foi registrada entre as plantas irrigadas (IRR) no estrato de menor autossombreamento (estrato 3) onde as folhas de plantas IRR previamente expostas à e[CO₂], mostraram menor A do que as sempre cultivadas sob a[CO₂]. Os resultados expostos mostram uma maior sensibilidade das plantas que foram cultivadas sob a maior concentração de CO₂. Essa sensibilidade na redução de CO₂ aumentou quando as folhas autosombreadas foram de plantas cultivadas sob as condições de regime hídrico de campo (NI), ou seja, as condições de seca na época de medições aumentaram a sensibilidade de respostas.

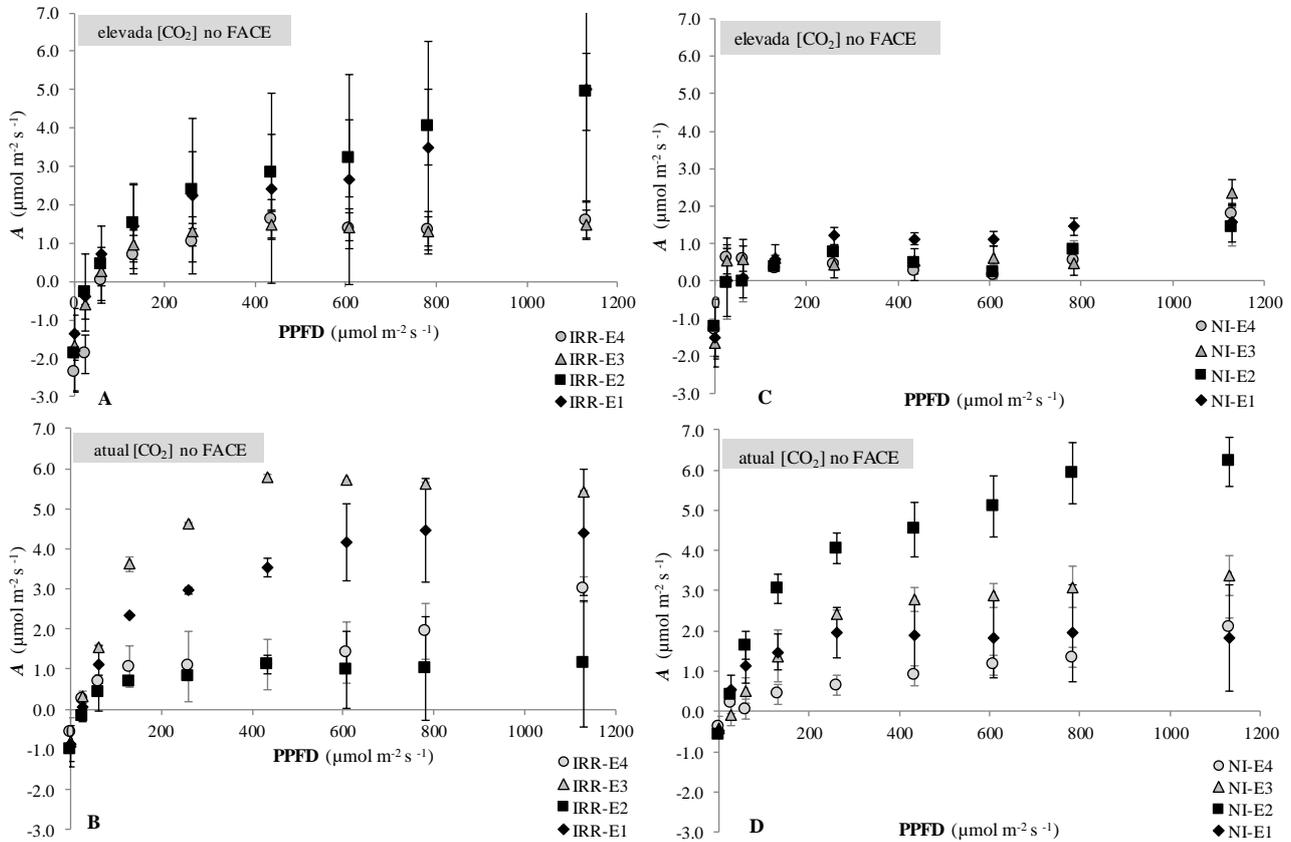


Figura 2. Curvas de respostas fotossintéticas na luz ($A/PPFD$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sob $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) controlando a concentração de CO₂ em $390 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$, das folhas de cafeeiros 40 dias após encerramento de injeção de CO₂ adicional no prévio experimento FACE de longa duração. As plantas foram previamente cultivadas sob elevada e atual concentração de CO₂ no ar, sob irrigação (IRR) e regime hídrico de campo (NI). Diferenciam-se quatro estratos de perfil vertical (E1 = 0-50 cm, E2 = 51-100 cm, E3 = 101-150 cm, E4 >150 cm).

Tabela 3. Médias \pm erro padrão estimados e P-valores de ANOVA (confiança 0.95, com significância de 0.1) para respostas fotossintéticas médias (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a partir de curvas de luz controlando a concentração de CO₂ em $590 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$ nas folhas de cafeeiros 40 dias após encerramento de injeção de CO₂ adicional no prévio experimento FACE de longa duração. As plantas foram previamente cultivadas sob elevada (e[CO₂]) e atual (a[CO₂]) concentração de CO₂ no ar, sob irrigação (IRR) e regime hídrico de campo (NI). Diferenciam se quatro estratos de perfil vertical (E1 = 0-50 cm, E2 = 51-100 cm, E3 = 101-150 cm, E4 >150 cm).

Tratamento	P-valor			
Ambiente CO ₂ prévio	0.1213			
Regime hídrico	0.0512			
Estrato	<0.0001			
CO ₂ x Estrato	0.0019			
Regime hídrico x Estrato	0.0129			
	Estrato 1 (a)	Estrato 2 (b)	Estrato 3 (c)	Estrato 4 (c)
eCO ₂ -IRR	1.522 \pm 0.375 a	0.988 \pm 0.375 c	0.794 \pm 0.375 a	0.289 \pm 0.375 c
eCO ₂ -NI	2.438 \pm 0.375 a	1.527 \pm 0.375 bc	1.791 \pm 0.375 a	1.826 \pm 0.375 ab
aCO ₂ -IRR	2.221 \pm 0.375 a	2.413 \pm 0.375 ab	1.220 \pm 0.375 a	0.653 \pm 0.375 bc
aCO ₂ -NI	3.137 \pm 0.375 a	2.952 \pm 0.375 a	2.218 \pm 0.375 a	2.190 \pm 0.375 a

Os P-valores < 0.1 foram marcados em negrito.

Os valores de A médio das curvas de plantas em ambiente $e[\text{CO}_2]$ que não recebiam a irrigação apresentaram-se significativamente menores do que estes de plantas continuamente cultivadas sob ambiente $a[\text{CO}_2]$ quando as curvas foram construídas sob concentração de CO_2 em $590 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$ na câmara (Tabela 3, Fig. 2 – comparação de figuras na esquerda com direita).

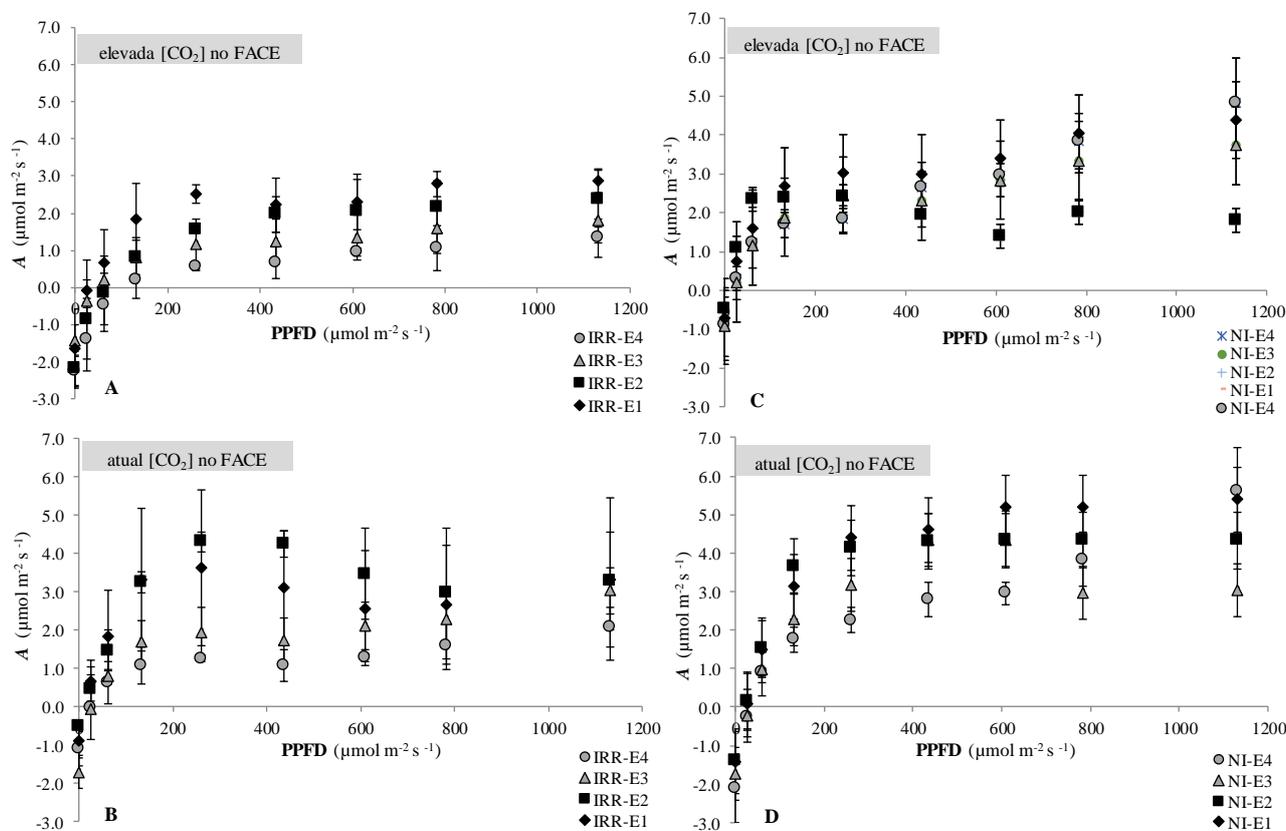


Figura 3. Curvas de respostas fotossintéticas na luz (A/PAR , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ sob $\mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) controlando a concentração de CO_2 em $590 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$, das folhas de cafeeiros 40 dias após encerramento de injeção de CO_2 adicional no pr\u00e9vio experimento FACE de longa dura\u00e7\u00e3o. As plantas foram previamente cultivadas sob elevada ($e[\text{CO}_2]$) e atual ($a[\text{CO}_2]$) concentra\u00e7\u00e3o de CO_2 no ar, sob irriga\u00e7\u00e3o (IRR) e regime h\u00eddrico de campo (NI). Diferenciam-se quatro estratos de perfil vertical (E1 = 0-50 cm, E2 = 51-100 cm, E3 = 101-150 cm, E4 >150 cm).

A inje\u00e7\u00e3o de CO_2 adicional, no n\u00edvel que recebia o ambiente previamente vivido pelas plantas em $e[\text{CO}_2]$ ($590 \mu\text{L CO}_2 \text{ L}^{-1}$), resultou em curvas que foram de resposta fotossint\u00e9tica menor nas plantas de pr\u00e9vio $e[\text{CO}_2]$ do que as de constante $a[\text{CO}_2]$ nos estratos 2, considerando somente as plantas sob estresse h\u00eddrico (Tabela 3, Fig. 3). As folhas expostas \u00e0 alta irradi\u00e2ncia (estrato 4) responderam com mais elevados valores m\u00e9dios de A somente nas plantas $e[\text{CO}_2]$ n\u00e3o irrigadas comparadas com as $e\text{CO}_2$ -IRR. Surpreendentemente, as folhas autossombreadas de estratos 1 e 2 apresentaram o valor m\u00e9dio de curva maior do que folhas mais expostas a luz diurna (estratos 3 e 4). Maior A apresentado nos estratos inferiores pode sugerir foto-inibi\u00e7\u00e3o, qualquer que seja fertiliza\u00e7\u00e3o de CO_2 ou regime h\u00eddrico. Melhor vigor em plantas de sombra profunda cultivadas sob $e[\text{CO}_2]$ \u00e9 caracter\u00edstica de esp\u00e9cies trepadeiras tropicas (Granados & K\u00f6rner, 2010).

Observam-se altas varia\u00e7\u00f5es nas respostas fotossint\u00e9ticas foliares em todos os casos executados (Tabelas 2 e 3, Fig. 2 e 3), o que se deve, essencialmente, \u00e0s condi\u00e7\u00f5es de seca ambiental que ocorre na \u00e9poca entre abril e setembro, na regi\u00e3o central do Brasil. As condi\u00e7\u00f5es de m\u00faltiplos ciclos de seca ajudam de desenvolver uma aclima\u00e7\u00e3o diferencial que potencializa mecanismos de defesa de *C. canefora*, permitindo que as plantas sejam mantidas em um "estado de alerta" para lidar positivamente com novos eventos de seca (Menezes-Silva et al., 2017). O aumento na varia\u00e7\u00e3o das respostas ecofisiol\u00f3gicas e produtivas s\u00e3o observadas devido a diferencia\u00e7\u00e3o na adaptabilidade de indiv\u00edduos de cafeeiros ap\u00f3s cinco anos de FACE (Rakocevic et al., 2019). As condi\u00e7\u00f5es de estresse h\u00eddrico junto com readapta\u00e7\u00e3o \u00e0 nova condi\u00e7\u00e3o de CO_2 atmosf\u00e9rico, desencadearam mais respostas de estresse fisiol\u00f3gico do que de benef\u00edcios nesse per\u00edodo transit\u00f3rio. Considerando as folhas formadas no per\u00edodo de experimento FACE observa-se que as plantas que foram previamente cultivadas sob $e[\text{CO}_2]$ foram mais sens\u00edveis do que aquelas continuamente cultivadas sob $a[\text{CO}_2]$.

A hip\u00f3tese de 'memoriza\u00e7\u00e3o' do efeito de $e[\text{CO}_2]$, a qual sugeria a preserva\u00e7\u00e3o e continua\u00e7\u00e3o de respostas foliares de aumento de fotoss\u00edntese, mesmo ap\u00f3s o encerramento de inje\u00e7\u00e3o adicional de CO_2 , foi provada. No entanto, as folhas responderam com a diminui\u00e7\u00e3o de A , devido a rustifica\u00e7\u00e3o de plantas \u00e0s novas condi\u00e7\u00f5es clim\u00e1ticas ocorridas no campo. A rustifica\u00e7\u00e3o aumentou a sensibilidade de folhas antigas e ela foi agravada com estresse h\u00eddrico. Isso se explica por aparelho fotossint\u00e9tico formado no FACE com relativamente menor investimentos de N em Rubisco e

maior eficiência de N em folhas e plantas sob e[CO₂] do que sob a[CO₂] (Leakey et al., 2009). Reestabelecendo as condições de a[CO₂] após a curta rustificação das plantas, as folhas formadas na época de FACE foram mais sensíveis às modificações de microambiente (Fig. 1 e 2).

CONCLUSÕES

1. Um mês após o encerramento do experimento FACE, as plantas previamente cultivadas sob e[CO₂] apresentaram menor fotossíntese foliar comparadas com as que sempre experienciaram condições de a[CO₂].
2. A hipótese de ‘memória’ em plantas previamente estimuladas com e[CO₂] foi provada, induzindo não o aumento, mas a diminuição de A, por causa por aparelho fotossintético formado no FACE com provavelmente menor investimento de nitrogênio em Rubisco de plantas previamente cultivadas sob e[CO₂] comparadas com as de a[CO₂].
3. O período transitório de rustificação (aclimatização) nas condições de a[CO₂] aumentou a sensibilidade das plantas cultivadas previamente sob e[CO₂], especialmente estas que continuaram sob irrigação.
4. Em plantas continuamente cultivadas sob regime hídrico de campo e sob a[CO₂], as folhas autossombreadas do perfil vertical apresentaram maior resposta fotossintéticas a instantânea concentração de 390 e 590 μL CO₂ L⁻¹ na câmara de medição na época de seca, como possível consequência de um "estado de alerta", para enfrentar com sucesso novos eventos de seca.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AINSWORTH, E.A.; LONG, S.P. (2005). What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist* 165(2):351-71.
- CENTRITTO M. (2005). Photosynthetic limitations and carbon partitioning in cherry in response to water deficit and elevated [CO₂]. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106(2-3):233-242.
- EWERT, F.; ROUNSEVELL M.D.A.; REGINSTER I.; METZGER M.J.; LEEMANS, R. (2005). Future scenarios of European agricultural land use: I - Estimating changes in crop productivity. *Agriculture Ecosystems & Environment* 107(2-3):101-116.
- GHINI, R.; TORRE-NETO, A.; DENTZIEN, A.F.M., GUERREIRO-FILHO, O.; IOST, R.; PATRÍCIO, F.R.A.; Prado, J.S.M.; THOMAZIELLO, R.A.; BETTIOL, W.; DaMATTa, F.M. (2015). Coffee growth, pest and yield responses to free-air CO₂ enrichment. *Climatic Change* 132: 307–320.
- GRANADOS, J.; KÖRNER, C. (2010). In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology* 8:1109-1117.
- KIZILDENIZ, T.; MEKNI, I.; SANTESTEBAN, H.; PASCUAL, I.; MORALES, F.; IRIGOYEN, J.J. (2015) Effects of climate change including elevated CO₂ concentration, temperature and water deficit on growth, water status, and yield quality of grapevine (*Vitis vinifera* L.) cultivars. *Agricultural Water Management* 159:155–164.
- KNAPP, A.K.; HAMERLYNCK, E.P.; HAM, J.M.; OWENSBY, C.E. (1996). Responses in stomatal conductance to elevated CO₂ in 12 grassland species that differ in growth form. *Vegetatio* 125(1):31–41.
- KÖRNER, C. (2003). Ecological Impacts of Atmospheric CO₂ Enrichment on Terrestrial Ecosystems. *Philosophical Transactions: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 361(1810): 2023-2041.
- LEAKEY, A.D.B.; AINSWORTH, E.A.; BERNACCHI, C.J.; ROGERS, A.; LONG, S.P.; ORT, D.R. (2009). Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* 60(10):2859–2876.
- MENEZES-SILVA, P.; SANGLARD, L.M.V.P.; ÁVILA, R.T.; MORAIS, L.E.; MARTINS, S.C.V.; NOBRES, P.; PATREZE, C.M.; FERREIRA, M.A.; ARAÚJO, W.L.; FERNIE, A.R.; DaMATTa, F.M. (2017). Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee. *Journal of Experimental Botany* 68(15):4309–4322,
- NORBY, R.J.; WARREN, J.M.; IVERSEN, C.M.; MEDLYN, B.E.; McMURTRIE, R.E. (2010). CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *PNAS* 107(45):19368–19373.
- R CORE TEAM (2019). <https://www.r-project.org/>
- RAKOCEVIC, M., MATSUNAGA, F.T. (2018). Variations in leaf growth parameters within the tree structure of adult *Coffea arabica* in relation to seasonal growth, water availability and air carbon dioxide concentration *Annals of Botany* 122: 117–131.
- RAKOCEVIC, M.; RIBEIRO, R.V.; MARCHIORI, P.E.R.; FILIZOLA, H.F.; BATISTA, E.R. (2018). Structural and functional changes in coffee trees after 4 years under free air CO₂ enrichment. *Annals of Botany* 21:1065–1078.
- RAKOCEVIC, M.; MALAGODI-BRAGA, K.S.; BATISTA, E.R.; MAIA, A.H.N.; SCHOLZ, M.B. dos S.; FILIZOLA, H.F. (2019). The vegetative growth assists to reproductive responses of Arabic coffee trees in a long-term FACE experiment. *Climatic Change* (in press).
- SONG, L.; WU, J., LI, C.; LI, F.; PENG, S.; CHEN, B. (2009). Different responses of invasive and native species to elevated CO₂ concentration. *Acta Oecologica* 35(1):128-135.