

RENATA APARECIDA MAIA

**INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA SIMULADA E ELEVADA [CO₂] SOBRE O
CRESCIMENTO E FISIOLOGIA FOLIAR EM *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne
(FABACEAE - CAESALPINIOIDEAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

FLORESTAL
MINAS GERAIS – BRASIL
2018

Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Florestal

T

M217i
2018
Maia, Renata Aparecida, 1987-
Influência da herbivoria simulada e elevada [CO₂] sobre o
crescimento e fisiologia foliar em *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex
Hayne (Fabaceae - Caesalpinioideae). / Renata Aparecida Maia. –
Florestal, MG, 2018.

xiv, 72f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: João Paulo de Souza.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

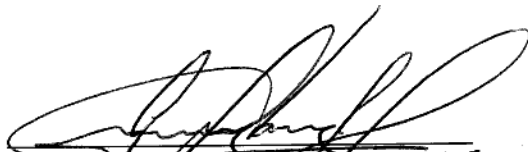
1. Ecologia. 2. Botânica. 3. Cultivo de plantas. 4. Fisiologia
foliar. 5. *Hymenaea stigonocarpa*. I. Universidade Federal de Viçosa.
Campus UFV - Florestal. Mestrado em Manejo e Conservação de

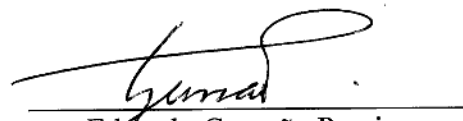
RENATA APARECIDA MAIA

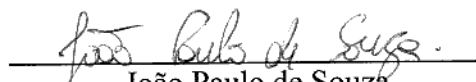
**INFLUÊNCIA DA HERBIVORIA SIMULADA E ELEVADA [CO₂] SOBRE O
CRESCIMENTO E FISIOLOGIA FOLIAR EM *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex
Hayne (FABACEAE - CAESALPINIOIDEAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 18 de abril de 2018.


Geraldo Wilson Afonso Fernandes


Eduardo Gusmão Pereira


João Paulo de Souza
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus por me guiar, iluminar e me dar tranquilidade para seguir em frente com os meus objetivos sem desanimar diante das dificuldades.

À minha querida família, que sempre me apoiou e incentivou em todos os momentos e que não mediram esforços para que eu pudesse realizar todos os meus sonhos. E, sobretudo entenderam as minhas faltas e momentos de afastamento e reclusão.

Ao Prof. Dr. João Paulo de Souza meu orientador, que com dedicação e competência me ensinou a dar o melhor de mim, com responsabilidade e caráter com a pesquisa. Obrigada pela confiança, por esses anos de orientação, crescimento e oportunidade.

Aos amigos que fiz durante o mestrado e que de alguma forma ajudaram no meu experimento. Obrigada pela amizade construída.

Ao Prof. Dr. Advanio Inácio Siqueira e Silva, pelos ensinamentos e grande contribuição para realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Marco Antônio de Oliveira, pela confiança, incentivo.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado e a Fundação de Amparo à Pesquisa de MG (FAPEMIG) pelo fomento para o desenvolvimento da pesquisa. E a todos que de alguma forma contribuíram para a realização desse trabalho. Muito obrigada!

SUMÁRIO

SÍMBOLOS E ABREVIATURAS.....	v
RESUMO.....	xii
ABSTRACT	xiv
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	6

CAPÍTULO 1

AUMENTO DA EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA DO PSII E NUTRIÇÃO MINERAL NAS FOLHAS DE *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne EM RESPOSTA À ELEVADA [CO₂] E HERBIVORIA SIMULADA

1. INTRODUÇÃO.....	11
2. MATERIAL E MÉTODOS	15
2.1. Área de estudo e caracterização do ambiente das CTAs	15
2.2. Material vegetal e solo	15
2.3. Desenho experimental	16
2.4. Índice de clorofila foliar	17
2.5. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	18
2.6. Curva luz	18
2.7. Análise de nutrientes foliares	19
2.8. Análises estatísticas.....	19
3. RESULTADOS	19
3.1. Caracterização do ambiente das CTAs.....	20
3.2. Índice de clorofila foliar.....	20
3.3. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	22
3.4. Curva de luz.....	25
3.5. Análise de nutrientes foliares	26
4. DISCUSSÃO	27
5. CONCLUSÕES	32
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33

CAPÍTULO 2
EFEITO DA ELEVADA [CO₂] E HERBIVORIA SIMULADA SOBRE O
CRESCIMENTO E ARQUITETURA DE COPA de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex
Hayne

1. INTRODUÇÃO.....	45
2. MATERIAL E MÉTODOS	48
2.1. Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) nas regiões basal e distal das plantas	48
2.2. Área foliar (AF).....	48
2.3. Morfometria vegetativa	48
2.4. Arquitetura de copa	49
2.5. Alocação de biomassa.....	50
2.6. Análises estatísticas	50
3. RESULTADOS	51
3.1. Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) nas regiões basal e distal das plantas	51
3.2. Área foliar	52
3.3. Morfometria vegetativa	53
3.4. Arquitetura de copa	56
3.5. Alocação de biomassa	57
4. DISCUSSÃO	59
5. CONCLUSÕES	63
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	64
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS	72

SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

- AF = área foliar
- AFM = área foliar média
- B = boro
- Ca = cálcio
- Chla = clorofila *a*
- Chla/b = razão clorofila *a/b*
- Chlb = clorofila *b*
- Chltotal = clorofila total
- CTAs = câmaras de topo aberto
- Cu = cobre
- DFFFA = densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos
- Fe = ferro
- F₀ = Fluorescência basal
- FSII = eficiência do fotossistema II
- Fv/Fm = eficiência quântica potencial do fotossistema II
- K = potássio
- M = magnésio
- Mn = manganês
- MSC = massa seca do caule
- MSR = massa seca da raiz
- N = nitrogênio
- NEFs = nectários extraflorais
- NPQ = coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência
- P = fósforo
- PSFM = peso seco foliar médio
- S = enxofre
- TEF = tempo de expansão foliar
- TTE = taxa de transporte de elétrons
- TVF = tempo de vida foliar
- VEF = velocidade de expansão foliar

- Z_n = zinco
- Φ_{FSII} = eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II
- $[CO_2]$ = concentração dióxido de carbono

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

CAPÍTULO 1

- Figura 1.** Câmaras de topo aberto localizadas na Universidade Federal de Viçosa, Campus Florestal, MG. Foto adaptada: Amanda Oliveira (23/05/2015)..... 15
- Figura 2.** (A) Representação esquemática do tratamento de herbivoria simulada em *H. stigonocarpa*. (1) plantas sem remoção de tecido foliar, (2) plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule e (3) plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule. Os asteriscos indicam às folhas utilizadas para as medições do índice de clorofila e fluorescência da clorofila *a*. (B) Detalhes da remoção de tecido foliar utilizando molde de papel cartão preparado de acordo com a área de cada folha.. 17
- Figura 3.** Temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) registradas no interior e exterior das CTAs onde foram cultivadas as plantas de *H. stigonocarpa*. Temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) externas ■, temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) registradas no interior das CTAs a [CO₂] de 390 ppm ▲ e temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) registradas no interior das CTAs a [CO₂] de 1000 ppm ▲..... 20
- Figura 4.** Índice de conteúdo de clorofila *a* (Chla), clorofila *b* (Chlb) e clorofila total (Chltotal) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂] e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA..... 21
- Figura 5.** Razão de clorofila *a/b* (Chla/b) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. No gráfico (A) os valores representam a média de quinze plantas e no gráfico (B) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA. 22

Figura 6. Fluorescência basal (F_0) e eficiência quântica potencial do FSII ($F_v F_m$) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ (1000 ppm) ou $[CO_2]$ ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráficos os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas $[CO_2]$ e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA. 23

Figura 7. Taxa de transporte de elétrons (TTE) e rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ FSII) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ (1000 ppm) ou $[CO_2]$ ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráficos os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas $[CO_2]$ e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA. 24

Figura 8. Coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ (1000 ppm) ou $[CO_2]$ ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. No gráfico os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA. 24

Figura 9. Curvas de resposta a luz em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ (1000 ppm) ou $[CO_2]$ ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Plantas sem remoção de tecido ●, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule ▼ e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule ■. Os valores representam a média de três plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. 25

Tabela 1. Características químicas do solo utilizado nas CTA. Alumínio= Al^{3+} (cmol.carga/dm³), Cálcio= Ca^{2+} (cmol.carga/dm³), Magnésio= Mg^{2+} (cmol.carga/dm³), Fósforo=P (mg/dm³), Potássio=K (mg/dm³), Soma de bases SB=(cmol.carga/dm³), capacidade de troca de cátions=CTC (cmol.carga/dm³), capacidade efetiva de troca catiônica=CETC (cmol.carga/dm³), índice de saturação de alumínio=m e índice de saturação de bases=V. 16

Tabela 2. Teores de nutrientes no tecido foliar de *H. stigonocarpa* submetida a [CO₂] ambiente (390ppm) ou elevada [CO₂] (1000 ppm) e herbivoria simulada. Letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria e as letras minúsculas comparam diferença entre as [CO₂].....26

CAPÍTULO 2

Figura 1. Distribuição de NEFs em *H. stigonocarpa*. (A) as setas indicam os NEFs na face adaxial da folha. (B) organização da contagem de nectários, segundo PAIVA & MACHADO (2006) onde: 1- região basal, 2- região mediana e 3- região apical.....50

Figura 2. DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em plantas *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. A linha contínua representa a DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) na parte basal e a linha pontilhada representa a DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) na parte distal. Plantas sem remoção de tecido foliar ●, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule ■. *** Tripla interação.....51

Figura 3. Área foliar total cm² em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Plantas sem remoção de tecido foliar ●, plantas com remoção de tecido na parte inferior do caule e plantas com remoção de tecido na parte superior do caule ■. Os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam os meses... ..52

Figura 4. Área foliar total em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA. ...53

Figura 5. Surgimento de gemas (apical e lateral) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. No gráfico (A) os valores representam a média de trinta plantas, no gráfico (B) os valores representam a média de quinze plantas, no gráfico (C) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂]

e os meses em que foram realizadas as contagens das gemas. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA. .535

Figura 6. Comprimento dos ramos, número de folhas e número de ramos emitidos pelas plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráficos (A, C e E) os valores representam a média de quinze plantas, nos gráficos (B, D e F) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.....56

Figura 7. Densidade de nectários extraflorais (NEF/cm²) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Nos gráficos (A e B) os valores representam a média de trinta plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as diferenças entre as distintas [CO₂] e as letras maiúsculas comparam as regiões (basal, mediana e apical) nas folhas. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.....57

Figura 8. Número de nós em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Nos gráfico (A) os valores representam a média de quinze plantas, no gráfico (B) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂] e os dias de exposição à elevada [CO₂] e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.....58

Figura 9. Massa seca de caule (MSC) e massa seca de raiz (MSR) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Nos gráficos (A e C) os valores representam a média de quinze plantas, nos gráficos (B e D) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.....59

Figura 10. Altura da planta, diâmetro do caule, volume de raiz e comprimento da raiz em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Nos gráficos (A, C, E e G) os valores representam a média de quinze plantas, nos gráficos (B, D, F e H) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria e as letras minúsculas as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.....60

Tabela 1. Tempo de expansão foliar (TEF dias), velocidade de expansão foliar (VEF, cm² dias⁻¹) e tempo de vida foliar (TVF, dias) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Letras maiúsculas comparam a diferença entre os níveis de herbivoria e as letras minúsculas comparam as distintas[CO₂].57

Tabela 2. Peso seco foliar médio (PSFM) e área foliar média (AFM) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada.....61

RESUMO

MAIA, Renata Aparecida, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, abril de 2018. **Influência da herbivoria simulada e elevada [CO₂] sobre o crescimento e fisiologia foliar em *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne (Fabaceae - Caesalpinioideae).** Orientador: João Paulo de Souza. Coorientadores: Marco Antônio Oliveira e Advanio Inácio Siqueira Silva.

A compreensão dos efeitos da elevada concentração de CO₂ ([CO₂]) sobre os vegetais tem grande relevância em ecossistemas severamente ameaçados, como o Cerrado. O aumento da [CO₂] pode influenciar nos processos fisiológicos e de crescimento das plantas, e sua interação com fatores ambientais, como a herbivoria, pode modificar as respostas das espécies vegetais. O presente trabalho objetivou avaliar as respostas fotoquímicas do fotossistema II (PSII) e de crescimento em *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne crescendo em atmosfera enriquecida com CO₂ e expostas a eventos de herbivoria simulada. As plantas foram dispostas em quatro câmaras de topo aberto submetidas a duas [CO₂] (390 ppm e 1000 ppm). Após 313 dias mantidas nessas condições, iniciou-se o tratamento que simula a ação de herbívoros. Em cada planta foi removido o equivalente a 50% da área das folhas de 50% das folhas da parte inferior ou superior do caule num prazo de quatro dias (12,5%/dia). Para avaliar as respostas fisiológicas foram determinadas a fluorescência da clorofila *a* e o índice de clorofila. Essas medições foram realizadas antes e após o início do experimento em folhas localizadas na parte mediana do caule, tanto nas plantas que tiveram partes do limbo removidas, quanto nas plantas que não passaram por remoção de tecido foliar. Após a simulação de herbivoria foram avaliados o crescimento, a produção de nectários extraflorais, a nutrição mineral das folhas e a produção de biomassa. Plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] após a remoção de tecido foliar na parte superior do caule apresentaram maiores valores da taxa de transporte de elétrons (TTE), eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II (Φ F_{PSII}), clorofila *a* (Chl_a) e clorofila *b* (Chl_b). As folhas jovens nas plantas de *H. stigonocarpa* foram capazes de compensar a eliminação de parte de suas lâminas foliares aumentando seu rendimento fotossintético. Por outro lado, a perda de tecido foliar na parte inferior do caule nas plantas crescendo sob elevada [CO₂] resultou em indivíduos com maiores alturas, comprimento de ramos, comprimento de raiz, número de folhas, área foliar, número de nós e velocidade de expansão foliar. Quando submetida à herbivoria simulada com remoção de tecido na parte inferior do caule, *H. stigonocarpa* responde alocando mais biomassa para partes diretamente relacionadas com a captura de recursos essenciais, como água e luz. Desta forma, o aumento da [CO₂] irá amenizar os efeitos negativos da herbivoria foliar em plantas de *H. stigonocarpa*, devido aos ajustamentos que

melhoram seu desempenho mediante a perda de tecido foliar tanto na parte inferior quanto superior do caule.

ABSTRACT

MAIA, Renata Aparecida, M.Sc., Federal University of Viçosa, April, 2018. **Influence of simulated herbivory and rising [CO₂] on growth and leaf physiology in *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne (Fabaceae - Caesalpinioideae).** Advisor: João Paulo de Souza. Co-advisors: Marco Antônio Oliveira and Advanio Inácio Siqueira Silva.

Understanding the effects of high CO₂ concentration ([CO₂]) on plant species has great relevance in severely threatened ecosystems, such as the Cerrado. The increase of [CO₂] may influence physiological and growth processes, and their interaction with environmental factors, such as herbivory, may modify the responses of plant species. The present work aimed to evaluate the photochemical of photosystem II (PSII) and growth responses of *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne growing in an atmosphere enriched with CO₂ and exposed to events of simulated herbivory. The plants were arranged in four open top chambers subjected to two [CO₂] (390 ppm and 1000 ppm). After 313 days under these conditions, treatment that simulates the action of herbivores was started. In each plant the equivalent of 50% of the leaf area of 50% of leaves in the lower or upper part of stem was removed along four days (12.5% / day). To evaluate the physiological responses, chlorophyll *a* fluorescence and chlorophyll index were determined. These measurements were performed before and after the beginning of the experiment on leaves located in the middle part of the stem, both of the plants that had parts of the leaf tissue removed, and in the plants that did not undergo removal of leaf tissue. After the simulation of herbivory, the growth, the production of extrafloral nectars, the mineral nutrition of the leaves and the biomass production were evaluated. Plants of *H. stigonocarpa* growing under high [CO₂] after the removal of leaf tissue in the upper part of the stem presented higher values of electron transport rate (TTE), effective photochemical efficiency of photosystem II (ΦFSII), chlorophyll *a* (Chla) and chlorophyll *b* (Chlb). Young leaves of *H. stigonocarpa* plants were able to compensate the simulated herbivory, increasing their photosynthetic yield. On the other hand, loss of leaf tissue in the lower part of the stem in plants growing under high [CO₂] resulted in higher heights, length of branches, root length, number of leaves, leaf area, number of nodes and leaf expansion velocity. When submitted to simulated herbivory with tissue removal in the lower part of the stem, *H. stigonocarpa* responds allocating more biomass to parts directly related to the capture of essential resources, such as water and light. Thus, the increase of [CO₂] will attenuate the negative effects of foliar herbivory on *H. stigonocarpa* plants, due to the adjustments that improve its performance through the loss of leaf tissue in both lower and upper parts of the stem.

INTRODUÇÃO GERAL

O cenário de aumento da emissão de CO₂ para os próximos 100 anos indica a possibilidade de impactos significativos nos ecossistemas naturais e agrários. As espécies vegetais têm constantemente ajustado sua distribuição geográfica e funcionamento em resposta a diversos fatores, como alterações nas concentrações de CO₂ ([CO₂]), temperatura e precipitação (SHAW & ETTERSON, 2012). Porém, os níveis atuais de plasticidade de características morfológicas, fisiológicas e fenológicas podem ser insuficientes para manter o funcionamento ideal das plantas em um futuro acometido pelas mudanças climáticas (FRANKS et al., 2014; ANDERSON & GEZON, 2015).

A exposição à elevada [CO₂] afeta a composição química foliar e a fisiologia da planta com importantes implicações para herbívoros folívoros (LINDROTH et al., 1993; CORNELISSEN, 2011; REID et al., 2011). Respostas consistentes encontradas em vários trabalhos mostram que a elevada [CO₂] resulta em aumento da fotossíntese líquida, acúmulo de carboidratos não estruturais, diminuição do conteúdo de nitrogênio na folha, declínio da condutância estomática e transpiração (AIDAR et al., 2002; AINSWORTH & ROGERS, 2007; STILING & CORNELISSEN, 2007; WANG et al., 2012; BUNCE, 2014; LEWIS et al., 2015). Sob elevada [CO₂] ocorre maior investimento na formação de moléculas de clorofila e outros pigmentos nas folhas, maximizando a absorção e a capacidade de utilização da energia luminosa pelas plantas (WULLCHLEGER et al., 1992; DRAKE et al., 1997; REID et al., 2011; JE et al., 2018).

Os danos provocados nas folhas pela herbivoria afetam a fotossíntese de forma direta e ou indireta. As lesões geradas no tecido remanescente podem ter um efeito maior que a própria remoção direta da área foliar para as plantas (ZANGERL et al., 2002). Folhas de *Arabidopsis thaliana* L Heynh danificadas por *Trichoplusia ni* Hübner, apresentaram uma queda imediata da eficiência fotoquímica efetiva do fotossistema II (Φ FSII) e eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II (F_v/F_m) na região do dano provocado pelo inseto e uma redução acentuada da Φ FSII e F_v/F_m em áreas do tecido próximas a lesão (NABITY et al., 2008). Essa redução na Φ FSII e F_v/F_m sugere a existência de uma reorientação do metabolismo da planta para a defesa nos locais próximos às bordas cortadas (NABITY et al., 2008). No entanto, a elevada [CO₂] pode contribuir positivamente para o aumento do rendimento fotoquímico das plantas (MELO et al., 2018). De acordo com MELO et al. (2018) o alto investimento na síntese de clorofila pelas plantas de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne crescendo sob elevada [CO₂], reflete em maiores valores de Φ FSII e está relacionado

ao maior investimento na formação do aparato fotossintético. Estudos têm demonstrado que a elevada [CO₂] reduz o efeito negativo de fatores como o déficit hídrico e a competição, sobre o rendimento fotoquímico das plantas de Cerrado (SOUZA et al., 2016; MELO et al., 2018). JE et al. (2018) enfatizam que os danos gerados pelo déficit hídrico são amenizados em plantas C₃ de *Liriodendron tulipifera* L. crescendo sob elevada [CO₂], podendo ser encontrada melhora significativa na Φ FSII das plantas. Incremento na Φ FSII indica que uma maior proporção de luz absorvida pela clorofila associada ao fotossistema II está sendo utilizada na etapa fotoquímica da fotossíntese. Os mesmos resultados são encontrados quando *H. stigonocarpa* compete por luz com *Melinis minutiflora* P. Beauv em elevada [CO₂] (MELO et al., 2018). Exposta a competição, *H. stigonocarpa* melhora sua eficiência de conversão de luz (altos valores de F_v/F_m e Φ FSII) e diminui a dissipação de energia térmica (valores de NPQ baixos, MELO et al., 2018). No entanto, não existem dados sobre o efeito da herbivoria no crescimento de *H. stigonocarpa* cultivada em atmosfera enriquecida com CO₂.

Alterações nos padrões fenológicos (BECKLIN et al., 2017), ganho de massa seca e diminuição da área foliar específica (CURTIS & CURTIS, 1996; AINSWORTH & LONG, 2005; STILING & CORNELISSEN, 2007) também são esperados em espécies crescendo em elevada [CO₂]. Mudanças em características físicas das folhas, incluindo maior produção de ceras epicuticulares, aumento da tenacidade e dureza das folhas e aumento da densidade de tricomas, também podem ser observadas em resposta ao aumento da [CO₂] (STILING & CORNELISSEN, 2007; ROBINSON et al., 2012). Os altos níveis de CO₂ atmosférico também interferem na produção e concentração de compostos do metabolismo secundário, sendo uma resposta bastante variável em função da espécie, idade das folhas e das condições abióticas nas quais as espécies estão inseridas (PEÑUELAS & ESTIARTE, 1998; BARNABY & SICHER, 2012). Plantas crescendo em atmosfera enriquecida com CO₂ aumentam o total de fenóis em 19%, taninos condensados em 22% e flavonóides em 27% (ROBINSON et al., 2012). Porém, o mesmo não é observado para os compostos à base de carbono como lignina, polissacarídeos estruturais e terpenos (PEÑUELAS & ESTIARTE, 1998). Em adição às mudanças na composição dos compostos metabólitos como medida de defesa, os vegetais também podem investir em alterações nos aspectos da arquitetura da copa, na morfologia das folhas e na fenologia (ZHANG et al., 2017).

Estudos têm mostrado que altas [CO₂] podem afetar os processos envolvidos na fenologia das plantas, particularmente do tempo de floração (SPRINGER & WARD, 2007; RAFFERTY & IVES, 2012; BECKLIN et al., 2017). Respostas como a aceleração ou atraso

no tempo de floração são encontradas, dependendo da espécie (BECKLIN et al., 2017). Comumente, as espécies vegetais respondem à elevada [CO₂] na atmosfera com maior produção de folhas, incremento do comprimento e diâmetro do caule (AINSWORTH & LONG, 2005), aumento do tempo de vida foliar (TVF) e velocidade de expansão foliar (VEF, SOUZA et al., 2016). Essas mudanças possuem implicações tanto para plantas quanto para espécies herbívoras a elas associadas. As modificações na fenologia das plantas podem influenciar na competição comunitária, interromper interações planta-polinizadores e afetar a produção de culturas alimentares (RAFFERTY & IVES, 2012).

O investimento de carbono (C) em biomassa pelas plantas crescendo em elevada [CO₂] leva conseqüentemente à diminuição da área foliar específica, diluindo a concentração de nitrogênio (N) na folha (AINSWORTH et al., 2002; ZAVALA et al., 2013). Outro fator que amplia a diferença na relação entre N e C na biomassa é a realocação do nitrogênio, sendo que uma proporção substancial de N é investido na regeneração da Rubisco. Portanto, o aumento de carboidratos, a diminuição da área foliar específica e a realocação de N reduzem o valor nutricional do material vegetal (ZAVALA et al., 2013). Esta mudança na qualidade nutricional da folha fornece base para a hipótese da alimentação compensatória, na qual o aumento do consumo compensa a baixa qualidade nutricional do tecido foliar para os insetos (LINCOLN et al., 1993; SCHÄDLER et al., 2007; ZAVALA et al., 2013). Adicionalmente, o aumento em área foliar (AF), a redução da condutância estomática e o aumento da eficiência de uso da água (LONG et al., 2004; AINSWORTH & ROGERS, 2007), contribuem para a menor absorção e conseqüentemente diluição de nutrientes em plantas crescendo sob elevada [CO₂]. Portanto, a exposição à elevada [CO₂] potencializa o ganho de biomassa pelas plantas surgindo assim à necessidade de aumentar a absorção de nutrientes minerais (MCGRATH & LOBELL, 2013; JAUREGUI et al., 2016).

As plantas apresentam inúmeras estratégias de defesa essenciais a sua sobrevivência no meio ambiente (NASCIMENTO & BARBOSA, 2014). A presença de nectários extraflorais (NEFs), em qualquer parte da planta, permite o recrutamento de inimigos naturais dos herbívoros aumentando a proteção dos vegetais (KOST & HEIL, 2005; RÖSE, et al., 2006). Algumas plantas podem alterar o volume e a composição do néctar para aumentar as chances de atrair mutualistas (STEPHENSON, 1982), enquanto outras aumentam o número de NEFs em resposta ao dano nas folhas (MONDOR & ADDICOTT, 2003). As respostas defensivas desenvolvidas frente à elevação da [CO₂] associada a eventos de herbivoria ainda são pouco conhecidos para *H. stigonocarpa*. *Hymenaea stigonocarpa* é uma espécie com índice de

herbivoria reduzido, aproximadamente 6%, (LANGENHEIM & HALL, 1983), porém, alterações na fenologia e fisiologia provocadas pelo aumento da [CO₂] podem afetar as interações inseto-planta, modificando a intensidade de herbivoria nesta espécie. A baixa intensidade de herbivoria em *H. stigonocarpa* se deve a presença de compostos do metabolismo secundário como sesquiterpenos (LANGENHEIM & HALL, 1983). Substâncias como cariofileno e γ -muuroloeno atuam de forma eficaz na defesa contra herbívoros, levando a mortalidade, baixo peso de larvas e pupas e alteração no tempo de formação de pupas; todas essas alterações podem ser percebidas em lepidópteros (LANGENHEIM & HALL, 1983). Todas as espécies do gênero *Hymenaea* são capazes de atuar defensivamente contra herbívoros através da produção de substâncias que deixam as folhas implantáveis e até tóxicas para a maioria dos herbívoros (LANGENHEIM et al., 1980). Porém, a composição dos compostos secundários encontrados nas espécies do gênero demonstra pouca plasticidade fenotípica em relação a fatores físicos do ambiente, tais como intensidade luminosa, temperatura e estresse hídrico (LANGENHEIM et al., 1980). Portanto, a disponibilidade de CO₂ pode interferir na formação de substâncias de defesa das plantas favorecendo a produção de compostos a base de carbono.

Nesse contexto, este estudo se propôs a identificar as respostas fotoquímicas e de crescimento de *H. stigonocarpa* crescendo sob [CO₂] elevada (1000 ppm) ou ambiente (390 ppm) após eventos de herbivoria simulada em diferentes partes do caule. No primeiro capítulo, investigamos a possível influência da elevada [CO₂] e herbivoria simulada na fluorescência da clorofila *a*, índice de clorofila e na concentração de nutrientes foliares. As variáveis fotoquímicas e índice de clorofila foram analisados antes, durante e após a remoção de partes de tecidos foliares, enquanto que a concentração de nutrientes nas folhas foi verificada no final do experimento. No segundo capítulo, acompanhamos semanalmente a fenologia das plantas ao longo de nove meses (setembro de 2016 a maio 2017) após o início do experimento de remoção de tecido foliar. A arquitetura de copa foi analisada em três momentos: antes do início do experimento de remoção de parte do tecido foliar (260 dias de idade e 200 dias de enriquecimento com CO₂), após a remoção de parte tecido foliar (313 dias de idade e 253 dias de enriquecimento com CO₂), e no final do experimento (600 dias de idade e 540 dias de enriquecimento com CO₂). No final do experimento, também foram analisadas a alocação de biomassa e a densidade de NEFs. Diante de eventos de herbivoria e elevadas [CO₂], *H. stigonocarpa* deverá aumentar o número de folhas, TVF e a velocidade de expansão foliar (VEF), equilibrando a produção de folhas a fim de compensar a perda de material fotossintético.

A maior VEF implicará em redução de custo com defesas indiretas, portanto é esperado menor densidade de NEFs nas folhas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂]. O dano causado pela herbivoria simulada deverá ser menor em ambientes enriquecidos com CO₂, considerando que as resposta fotoquímicas são impulsionadas pela elevada [CO₂]. Apesar do aumento de AF, esperado para espécies vegetais em ambientes enriquecidos com CO₂, a concentração de nutrientes nas folhas deverá permanecer semelhante às plantas crescendo em [CO₂] ambiente. Em resposta a absorção de nutrientes do solo *H. stigonocarpa* deverá aumentar a produção de raízes finas ou apresentar maior alocação de biomassa para as raízes.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIDAR, M. P. M. et al. **Effect of atmospheric CO₂ enrichment on the establishment of seedlings of jatobá, *Hymenea coubaril* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae).** *Biota Neotropica*, v. 2, n. 1, p. 1–10, 2002.

AINSWORTH, E. A. et al. **A meta-analysis of elevated [CO₂] effects on soybean (*Glycine max*) physiology, growth and yield.** *Global Change Biology*, v. 8, p. 695–709, 2002.

AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. **What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE). A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂.** *New Phytologist*, v. 165, n. 2, p. 351–372, 2005.

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

ANDERSON, J. T.; GEZON, Z. J. **Plasticity in functional traits in the context of climate change: a case study of the subalpine forb *Boechera stricta* (Brassicaceae).** *Global Change Biology*, v. 21, n. 4, p. 1689–1703, 2015.

BECKLIN, K. M. et al. **CO₂ studies remain key to understanding a future world.** *New Phytologist*, v. 214, n. 1, p. 34–40, 2017.

BUNCE, J. A. **Limitations to soybean photosynthesis at elevated carbon dioxide in free-air enrichment and open top chamber systems.** *Plant Science*, v. 226, p. 131–135, 2014.

CORNELISSEN, T. **Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns.** *Neotropical Entomology*, v. 40, n. 2, p. 155–163, 2011.

CURTIS, P. S.; CURTIS, S. **A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide.** *Plant, Cell and Environment*, v. 19, p. 127–137, 1996.

DRAKE, B. G.; GONZÁLEZ-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.

FRANKS, S. J.; WEBER, J. J.; AITKEN, S. N. **Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations.** Evolutionary Applications, v. 7, n. 1, p. 123–139, 2014.

JAUREGUI, I. et al. **Root-shoot interactions explain the reduction of leaf mineral content in *Arabidopsis* plants grown under elevated [CO₂] conditions.** Physiologia Plantarum, v.158, n. 01, p.65-79, 2016.

JE, S. et al. **Combined effect of elevated CO₂ concentration and drought on the photosynthetic apparatus and leaf morphology traits in seedlings of yellow poplar.** Ecological Research, v. 33, n.03, p.403-412, 2018.

KOST, C.; HEIL, M. **Increased availability of extrafloral nectar reduces herbivory in Lima bean plants (*Phaseolus lunatus*, Fabaceae).** Basic and Applied Ecology, v. 6, n. 3, p. 237–248, 2005.

LANGENHEIM, J. H.; FOSTER, C. E.; MCGINLEY, R. B. **Inhibitory effects of different quantitative compositions of *Hymenaea* leaf resins on a generalist herbivore *Spodoptera exigua*.** Biochemical Systematics and Ecology, v. 8, n. 4, p. 385–396, 1980.

LANGENHEIM, J. H.; HALL, G. D. **Sesquiterpene deterrence of a leaf-tying lepidopteran, *Stenoma ferrocannela*, on *Hymenaea stigonocarpa* in Central Brazil.** Biochemical Systematics and Ecology, v. 11, n. 1, p. 29–36, 1983.

LEWIS, J. D. et al. **Rising temperature may negate the stimulatory effect of rising CO₂ on growth and physiology of Wollemi pine (*Wollemia nobilis*).** Functional Plant Biology, v. 42, n. 9, p. 836–850, 2015.

LINCOLN, D. E.; FAJER, E. D.; JOHNSON, R. H. **Plant-insect herbivore interactions in**

elevated CO₂ environments. Trends in Ecology and Evolution, v. 8, n. 2, p. 64–68, 1993.

LINDROTH, R. L.; KINNEY, K. K.; PLATZ, C. L. **Responses of deciduous trees to elevated atmospheric CO₂: productivity, phytochemistry, and insect performance.** Ecology, v. 34, p. 763-777, 1993.

LONG, S. P. et al. **Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future.** Annual Review of Plant Biology, v. 55, n. 1, p. 591–628, 2004.

MCGRATH, J. M.; LOBELL, D. B. **Reduction of transpiration and altered nutrient allocation contribute to nutrient decline of crops grown in elevated CO₂ concentrations.** Plant, Cell and Environment, v. 36, n. 3, p. 697–705, 2013.

MELO, N. M. J. et al. **Rising [CO₂] changes competition relationships between native woody and alien herbaceous Cerrado species.** Funcional Plant Biology. <https://doi.org/10.1071/FP17333>, 2018.

MONDOR, E. B.; ADDICOTT, J. F. **Conspicuous extra-floral nectaries are inducible in *Vicia faba*.** Ecology Letters, v. 6, n. 6, p. 495–497, 2003.

NABITY, P. D.; ZAVALA, J. A.; DELUCIA, E. H. **Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory.** Annals of Botany, v. 103, n. 4, p. 655–663, 2008.

NASCIMENTO, K. C.; BARBOSA, J. F. **Caracterização morfoanatômica de nectários extraflorais de *Passiflora alata*, Passifloraceae.** Revista Uningá Review, v. 20, p. 45–50, 2014.

PENUELAS J, ; ESTIARTE, M. **Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function?.** Trends in Ecology and Evolution, v.13, p. 20–24,1998.

RAFFERTY, N. E.; IVES, A. R. **Pollinator effectiveness varies with experimental shifts in flowering time.** Ecology, v. 93, n. 4, p. 803–814, 2012.

REID, C. D.; FISCUS, E. L.; BURKEY, K. O. **Combined effects of chronic ozone and elevated CO₂ on Rubisco activity and leaf components in soybean (*Glycine max*)**. Journal of Experimental Botany, v. 49, n. 329, p. 1999–2011, 2011.

ROBINSON, E. A.; RYAN, G. D.; NEWMAN, J. A. **Tansley review A meta-analytical review of the effects of elevated CO₂ on plant – arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables**. New Phytologist, v.194 p. 321–336, 2012.

RÖSE, U. S. R.; LEWIS, J.; TUMLINSON, J. H. **Extrafloral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasps**. Functional Ecology, v. 20, n. 1, p. 67–74, 2006.

SCHÄDLER, M. et al. **Interacting effects of elevated CO₂, nutrient availability and plant species on a generalist invertebrate herbivore**. Global Change Biology, v. 13, n. 5, p. 1005–1015, 2007.

SHAW, R. G.; ETTERTSON, J. R. **Rapid climate change and the rate of adaptation: insight from experimental quantitative genetics**. New Phytologist, v. 195, n. 4, p. 752–765, 2012.

SOUZA, J. P. et al. **Responses of woody Cerrado species to rising atmospheric CO₂ concentration and water stress: gains and losses**. Functional Plant Biology, v. 43, n. 12, p. 1183–1193, 2016

SPRINGER, C.; WARD, J. **Flowering time and elevated atmospheric CO₂**. New phytologist, v. 176, n. 2, p. 243–255, 2007.

STEPHENSON, ANDREW G. **The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production**. Ecology, v. 63, n. 3, p. 663–669, 1982.

STILING, P.; CORNELISSEN, T. **How does elevated carbon dioxide (CO₂) affect plant-herbivore interactions. A field experiment and meta-analysis of CO₂- mediated changes on plant chemistry and herbivore performance**. Global Change Biology, v. 13, n. 9, p. 1823–

1842, 2007.

WANG, D. et al. **A meta-analysis of plant physiological and growth responses to temperature and elevated CO₂**. *Oecologia*, v. 169, n. 1, p. 1–13, 2012.

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, 1992.

ZANGERL, A. R. et al. **Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes**. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 99, n. 2, p. 1088–1091, 2002.

ZAVALA, J. A.; NABITY, P. D.; DELUCIA, E. H. **An emerging understanding of mechanisms governing insect herbivory under elevated CO₂**. *Annual Review of Entomology*, v. 58, n. 1, p. 79–97, 2013.

ZHANG, B. et al. **Modeling the compensatory response of an invasive tree to specialist insect herbivory**. *Biological Control*, v. 117, n. 11, p. 128–136, 2017.

CAPÍTULO 1

AUMENTO DA EFICIÊNCIA FOTOQUÍMICA DO PSII E NUTRIÇÃO MINERAL NAS FOLHAS DE *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne EM RESPOSTA À ELEVADA [CO₂] E HERBIVORIA SIMULADA

1. INTRODUÇÃO

Considerado um *hotspot* de biodiversidade, o Cerrado apresenta ao mesmo tempo, um alto grau de endemismo e ameaça (MIYERS et al., 2000; SILVA & BATES, 2002; KLINK & MACHADO, 2005; WERNECK et al., 2012). Esse complexo bioma está submetido à extensa perda de habitat, sendo a degradação de áreas nativas pela expansão de áreas agrícolas e a dispersão de espécies exóticas as maiores ameaças à biodiversidade do Cerrado (MIYERS et al., 2000; KLINK & MACHADO, 2013). O manejo deficiente do solo e a retirada da vegetação nativa para formação de pastagens são apenas alguns dos desafios enfrentados por esse bioma (KLINK & MACHADO, 2005; SCARANO et al., 2014). Outro fator preponderante ligado às ações antrópicas que tem afetado a dinâmica do Cerrado são as mudanças climáticas. No Cerrado, o incremento da [CO₂] atmosférico está diretamente associado ao aumento da temperatura e ao estresse hídrico no solo (MYERS et al., 2000; KLINK e MACHADO, 2005; FRANCO et al., 2014). Para evitar uma falha hidráulica, as plantas do diminuem a condutância estomática (FRANCO et al., 2014). O fechamento estomático reduz o efeito fotossintético, resultando em limitações metabólicas que levam à falta de carbono e a redução da capacidade de se defender contra ataques de agentes bióticos como insetos ou fungos (MCDOWELL et al., 2008, BRESHEARS et al., 2009). As consequências das atividades humanas sobre o clima do planeta farão com que as plantas enfrentem condições ambientais adversas num futuro próximo (CORNELISSEN, 2011). As alterações nos padrões de eventos de seca, ciclones, inundações, temperatura e radiação UV (CORNELISSEN, 2011; IPCC, 2014) são consequências das mudanças climáticas com potencial efeito sobre os seres vivos.

O dióxido de carbono, apesar de ser considerado um dos carreadores das mudanças climáticas, tem sido um recurso essencial à vida por mais de 3 bilhões de anos (ALLAKHVERDIEV, 2011). Sua concentração na atmosfera variou consideravelmente ao longo da história da Terra (KÖRNER, 2006) e a maioria das espécies que dominam a biosfera atualmente, se desenvolveu sob concentrações relativamente mais baixas de CO₂ (240 ppm, KÖRNER, 2006). Desde a Revolução Industrial, a liberação de CO₂ tem aumentado substancialmente na atmosfera, expondo a vegetação moderna a uma nova experiência (PEARSON & PALMER, 2000; CROWLEY & BERNER, 2001; KÖRNER, 2006). No

entanto, as plantas são capazes de lidar com [CO₂] superiores as concentrações atuais, particularmente as plantas C₃ (BAGLE et al., 2015).

A remoção de tecido foliar pelos herbívoros pode diminuir o crescimento, a capacidade reprodutiva e a habilidade competitiva dos vegetais (COLEY & BARONE, 1996). De acordo com NABITY et al. (2008), a herbivoria altera a condutância hidráulica reduzindo a condutância estomática e a fotossíntese nas folhas, podendo os danos serem percebidos mesmo em locais distantes da lesão. Geralmente, após o dano, as folhas entram em senescência, processo iniciado principalmente pelo déficit de água que acomete o tecido foliar (SACK & HOLBROOK, 2006; LIM et al., 2007). A regulação negativa da fotossíntese é uma resposta comum a vários tipos de estresses e tem sido relatada também em resposta à herbivoria (ZANGERL et al., 2002; ALDEA et al., 2005; TANG et al., 2006; BILGIN et al., 2010). Os danos causados por insetos mastigadores em plantas de *Arabidopsis thaliana* L. Heynh foram capazes de reduzir a fotossíntese do tecido foliar (TANG et al., 2006, NABITY et al., 2008). Assim, a herbivoria pode aumentar significativamente a perda da capacidade fotossintética, além de reduzir de forma direta a área do dossel (ZANGERL et al., 2002), podendo exigir um custo de adequação elevado das plantas atacadas (HALITSCHKE et al., 2011). No entanto, HALITSCHKE et al. (2011), relatam um aumento na fotossíntese como forma de compensação à perda de área foliar em plantas de *Nicotiana attenuata* Steud quando suas folhas são atacadas por *Manduca sexta* L. Portanto, as respostas fotossintéticas dos vegetais à herbivoria são altamente variáveis e não existem dados sobre o efeito da elevada [CO₂] e herbivoria em plantas nativas do Cerrado.

A redução do índice de clorofila e eficiência fotoquímica do fotossistema II (ΦFSII) em função do dano gerado por herbívoros no tecido foliar pode contribuir para a diminuição da capacidade de aproveitamento da luz nos vegetais. A lesão provocada no tecido foliar pode deixar as folhas suscetíveis à invasão de microrganismos degradativos (HENDRY et al., 1987), bem como diminuir a transpiração e a condutância estomática (GARCIA et al., 2011). As plantas de Cerrado, crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂, tem apresentado desempenho satisfatório em relação a diferentes tipos de estresse, como déficit hídrico e competição (OLIVEIRA et al., 2012; SOUZA et al., 2016; MELO et al., 2018). *Hymenaea stigonocarpa* competindo por luz com a espécie herbácea invasora *Melinis minutiflora*, em atmosfera enriquecida com CO₂, foi capaz de melhorar sua eficiência de conversão de luz e de reduzir a dissipação de energia na forma de calor (NPQ, MELO et al., 2018). Assim, as alterações fotoquímicas tornariam as plantas de *H. stigonocarpa* mais eficientes em habitats

com baixas intensidades luminosas (MELO et al., 2018). Da mesma forma, OLIVEIRA et al., (2012) sugere que a elevada [CO₂] atenua os efeitos negativos da seca, ao manter elevada a fotossíntese em plantas de *Viguiera discolor* Baker, favorecendo assim sua sobrevivência. Estudos tem mostrado que plantas lenhosas de Cerrado crescendo sob elevada [CO₂] apresentam alto investimento em moléculas de clorofila (SOUZA et al., 2016; MELO et al., 2018). Sendo assim, os efeitos negativos do dano causado pela herbivoria no tecido foliar podem ser minizados em ambientes enriquecidos com CO₂, considerando que os altos índices de clorofilas estão relacionados a maiores investimentos na formação do aparato fotossintético nessas plantas (SOUZA et al., 2016; MELO et al., 2018).

Ao longo da evolução, as plantas desenvolveram estratégias que reduzem a ação negativa dos herbívoros preservando ou recuperando a perda de seus tecidos foliares. As plantas podem compensar a perda de tecido nas folhas maduras aumentando a fotossíntese líquida das folhas remanescentes ou do próprio tecido danificado (GAVLOSKI & LAMB, 2000; DAMASCOS et al., 2005). Diante de eventos de herbivoria as plantas são capazes de alocar mais N para os brotos (NEWINGHAM et al., 2007), restabelecendo assim, a demanda fotossintética necessária de N para o crescimento. A capacidade fotossintética do tecido foliar exibe um padrão linear após expansão total da folha, em seguida essa capacidade é reduzida devido à senescência (ACKERLY & BAZZAZ, 1995; KITAJIMA et al., 2002). Este declínio ocorre em função da redistribuição de recursos, especialmente nitrogênio, para folhas mais jovens otimizando o rendimento fotossintético geral da planta (HIKOSAKA et al., 1994). O direcionamento da alocação de recursos na planta pode ser explicado pelos custos de produção dos tecidos acima e abaixo do solo (ERB et al., 2009; FÜRSTENBERG-HÄGG et al., 2013). Esse direcionamento pode ser afetado pelas condições bióticas e abióticas à que as plantas estão submetidas (ERB et al., 2009; FÜRSTENBERG-HÄGG et al., 2013), desta forma, a elevada [CO₂] pode juntamente com a herbivoria alterar os padrões de alocação de biomassa nos vegetais.

A exposição à elevada [CO₂] estimula a fotossíntese, potencializando o crescimento e o ganho de biomassa pelas plantas, porém, em longo prazo seu desenvolvimento pode ser limitado pela baixa disponibilidade de nutrientes minerais no solo (LLOYD & FARQUHAR, 1996; BASSIRIRAD et al., 2001; REICH et al., 2006; TERRER et al., 2017). A demanda nutricional necessária ao crescimento das plantas em elevada [CO₂], pode ser suprida pela associação com fungos micorrízicos ou organismos de fixação de N₂, pelo investimento na relação raiz/parte-aérea, por modificações na arquitetura da raiz e pela maior capacidade de

absorção de nutrientes (BASSIRIRAD et al., 2001; LUO et al., 2004; BEIDLER et al., 2014). As despesas adicionais com essas estratégias podem ser potencialmente balanceadas pela maior disponibilidade de C nos tecidos das plantas crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂ (CONROY et al., 1992; NEWBERY et al., 1995; BASSIRIRAD et al., 2001). Simultaneamente, os estudos têm mostrado que o incremento de AF (AINSWORTH & LONG, 2005) juntamente com o aumento da biomassa foliar em função da fotossíntese elevada (TAUB & WANG, 2008; MCGRATH & LOBELL, 2013) tem sido associado à diluição de alguns nutrientes minerais nas folhas de plantas crescendo sob atmosfera enriquecida com CO₂ (MCGRATH & LOBELL, 2013; JAUREGUI et al., 2016). Em adição, a redução da condutância estomática e aumento da eficiência de uso da água (LONG et al., 2004; AINSWORTH & ROGERS, 2007), contribuem para a menor absorção de nutrientes em plantas crescendo sob elevada [CO₂]. Como os nutrientes são translocados com o fluxo de água que entra pelas raízes, é possível que a redução da concentração de nutrientes foliares em plantas crescendo sob elevada [CO₂] esteja parcialmente associada à diminuição da transpiração nas folhas (MCGRATH & LOBELL, 2013).

Este estudo teve como objetivo investigar a concentração de nutrientes foliares e as respostas fotoquímicas do PSII de *H. stigonocarpa* crescendo sob atmosfera ambiente ou enriquecida com CO₂ e submetida à herbivoria simulada nas folhas da parte superior e inferior do caule. A herbivoria reduz o potencial fotossintético das plantas, tanto de forma direta quanto de forma indireta (ZANGERL et al., 2002; TANG et al., 2006; NABITY et al., 2008; BILGIN et al., 2010). Entretanto, a elevada [CO₂] na atmosfera pode amenizar esse efeito negativo da herbivoria, uma vez que tem sido reconhecida como um fator capaz de atenuar os efeitos negativos de diferentes tipos de estresse (OLIVEIRA et al., 2012; SOUZA et al., 2016; MELO et al., 2018). Desta forma, espera-se que o efeito negativo da herbivoria simulada seja reduzido em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂]. Devido à maior capacidade de realizar fotossíntese pelas folhas jovens, *H. stigonocarpa* crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂ após a remoção de parte das folhas superiores, deverá aumentar a eficiência fotoquímica minimizando o dano causado pela perda de tecido foliar jovem. Possivelmente, o dano provocado nas folhas inferiores pela remoção de tecido, será menos dispendioso para a planta devido à fotossíntese nas folhas mais velhas ser menor. Para atender a demanda crescente de nutrientes necessários ao desenvolvimento em ambientes enriquecidos com CO₂, *H. stigonocarpa* provavelmente será capaz de investir em mecanismos que aumentem a capacidade de aquisição de nutrientes. Sendo assim, a maior produção de AF, observada em *H.*

stigonocarpa crescendo sob elevada [CO₂] não resultará em diluição dos nutrientes minerais nas folhas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Área de estudo e caracterização do ambiente das CTAs

O experimento foi conduzido em câmaras de topo aberto (CTA, Figura 1) localizadas no Laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais, Universidade Federal de Viçosa, *Campus Florestal*, MG (19°52'29'' S e 44°25'12'' O). A descrição da estrutura das CTA está disponível em MELO (2018). A concentração de CO₂ no interior das câmaras foi monitorada diariamente com auxílio de um analisador de CO₂ (modelo TESTO 535). A temperatura e umidade relativa do ar foram medidas com o auxílio de um termo higrômetro digital (modelo INCOTERM 7666.02.0.00). As medidas de temperatura e umidade relativa do ar foram realizadas diariamente no final da tarde, durante todo o período de experimento.



Figura 1. Câmaras de topo aberto localizadas na Universidade Federal de Viçosa, Campus Florestal, MG. Foto adaptada: Amanda Oliveira (23/05/2015).

2.2. Material vegetal e solo

No laboratório de sementes, UFV/CAF, as sementes de *H. stigonocarpa* passaram por um processo de assepsia, por imersão em solução aquosa de hipoclorito de sódio 2%, durante cinco minutos (BOTELHO et al., 2000). Em seguida, foram lavadas em água destilada para remoção da solução. *Hymenaea stigonocarpa* apresenta dormência tegumentar, sendo necessária a superação da mesma através de processos de escarificação mecânica das sementes (PEREIRA et al., 2011). As sementes foram escarificadas com auxílio de uma lixa, posteriormente distribuídas sobre uma folha de papel germitest e colocadas em uma câmara de germinação tipo B.O.D. (modelo TF-34, THELGA). As sementes ficaram sob condições

de temperaturas alternadas de 25-30°C e expostas a fotoperíodo de 12 horas durante 30 dias (BOTELHO et al., 2000). No trigésimo dia, em outubro de 2015, as plantas de *H. stigonocarpa* foram plantadas dentro das CTAs. O solo utilizado para o crescimento das espécies é típico de áreas de cerrado *stricto sensu* e não houve adição de fertilizantes. A análise química do solo realizada no Laboratório de Química Agropecuária do Instituto Mineiro de Agropecuária (IMA, Tabela 1). O solo passou a ser irrigado diariamente desde o plantio. No sexagésimo dia de vida das plantas teve início o tratamento com elevada [CO₂], duas das quatro CTAs utilizadas no experimento, passaram a receber 1000 ppm de CO₂.

Tabela 1. Características químicas do solo utilizado nas CTA. Alumínio=Al³⁺ (cmol.carga/dm³), Cálcio=Ca²⁺ (cmol.carga/dm³), Magnésio=Mg²⁺ (cmol.carga/dm³), Fósforo=P (mg/dm³), Potássio=K (mg/dm³), Soma de bases SB=(cmol.carga/dm³), capacidade de troca de cátions=CTC (cmol.carga/dm³), capacidade efetiva de troca catiônica=CETC (cmol.carga/dm³), índice de saturação de alumínio=m e índice de saturação de bases=V.

Al ³⁺	P	K	Ca ²⁺	Mg ²⁺	H ⁺ Al	pH	SB	CTC	CETC	M	V
1,83	0,8	8	0,33	0,07	3,54	6,1	0,42	3,96	2,25	81,2%	10,68%

2.3. Desenho experimental

Um grupo homogêneo de 80 plantas foi disposto em quatro CTAs divididas em dois tratamentos com diferentes [CO₂]: 40 plantas em duas câmaras sob elevada [CO₂] de 1000 ppm e 40 plantas em duas câmaras sob [CO₂] ambiente de 390 ppm. As plantas foram mantidas nessas condições por aproximadamente 313 dias até o início do tratamento que simula a ação de herbívoros. Em setembro de 2016 foram selecionados aleatoriamente 15 indivíduos nas câmaras em elevada [CO₂] e 15 indivíduos nas câmaras com [CO₂] ambiente para início do experimento com a simulação de herbivoria. As plantas crescendo em elevada [CO₂] foram subdivididas em três grupos: plantas sem remoção de tecido foliar (n=5), plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule (n=5) e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule (n=5). O mesmo procedimento foi realizado com as plantas crescendo em [CO₂] ambiente. Previamente a simulação de herbivoria, foi calculada a área de cada folha em cada indivíduo (n=5 por grupo) para então proceder à remoção de partes do tecido foliar. O equivalente a 50% da área das folhas em 50% das folhas (parte superior ou parte inferior do caule) das plantas foram removidas em um período de quatro dias 12,5%/dia (Figura 2A). Para remoção do tecido foliar foram utilizados moldes de papel cartão, preparados de acordo com a área de cada folha (Figura 2B). Desta forma, o experimento foi

realizado com seis grupos de plantas: plantas sem remoção de tecido foliar sob $[\text{CO}_2]$ de 390 ppm, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule sob $[\text{CO}_2]$ de 390 ppm, plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule sob $[\text{CO}_2]$ de 390 ppm, plantas sem remoção de tecido foliar sob $[\text{CO}_2]$ de 1000 ppm, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule sob $[\text{CO}_2]$ de 1000 ppm e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule sob $[\text{CO}_2]$ de 1000 ppm.

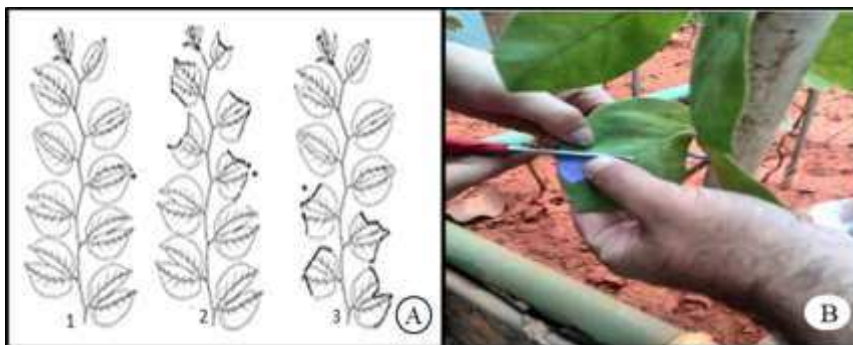


Figura 2. (A) Representação esquemática do tratamento de herbivoria simulada em *H. stigonocarpa*. (1) plantas sem remoção de tecido foliar, (2) plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule e (3) plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule. Os asteriscos indicam às folhas utilizadas para as medições do índice de clorofila e fluorescência da clorofila *a*. (B) Detalhes da remoção de tecido foliar utilizando molde de papel cartão preparado de acordo com a área de cada folha.

2.4. Índice de clorofila foliar

O índice de clorofila *a* (Chla), clorofila *b* (Chlb), razão clorofila *a/b* (Chla/b) e clorofila total (Chltotal) foram determinados utilizando o medidor de clorofila ClorofiLOG (modelo CFL1030, FALKER, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil). Para a determinação do índice de clorofila nas plantas de *H. stigonocarpa* foram utilizados cinco indivíduos em cada grupo (ver item 2.3). Nas plantas que não passaram por remoção de tecido foliar as medições foram realizadas em folhas intactas situadas na região mediana do caule. (Figura 2A). Nos indivíduos que tiveram partes de suas folhas inferiores ou superiores removidas às medições foram realizadas em folhas danificadas situadas na região mediana do caule. O índice de clorofila em cada folha foi caracterizado pela média de três medições obtidas na porção central da folha nas plantas sem remoção de tecido foliar. No entanto, nas plantas que passaram por simulação de herbivoria, às medições foram realizadas na porção da folha próximo ao local da remoção. As medições de clorofila foram realizadas antes do início da remoção de partes das folhas, ao longo dos quatro dias seguidos de remoção e por sete dias consecutivos após a remoção do tecido

foliar. Após a sétima medida, foram realizadas outras duas medições com intervalos de três e nove dias.

2.5. Fluorescência da clorofila *a*

Nos mesmos indivíduos em que foi avaliado o índice de clorofila foram efetuadas também as medições das variáveis de fluorescência da clorofila *a*, através do fluorímetro de luz modulada Mini-PAM (Heinz Walz, Germany). Uma folha por indivíduo localizada na porção mediana do caule (mesmas folhas usadas para a medição do índice de clorofila, Figura 2A) foi aclimatada ao escuro durante 30 minutos com auxílio de uma pinça de metal. A pinça foi colocada na região próxima ao dano causado pela herbivoria simulada ou na porção mediana nas folhas não danificadas. Após esse período, o tecido foliar foi exposto a um fraco pulso de luz vermelho de aproximadamente $1 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para a determinação da fluorescência basal (F_0). Posteriormente, um pulso de luz saturante ($12000 \mu\text{mol f\u00f3tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$) com duração de 0,8 segundos foi utilizado para determinar a fluorescência máxima (F_m). Os valores obtidos foram utilizados para determinação da eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II ($F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, KITAJIMA & BUTLER, 1975). Posteriormente, a mesma folha foi exposta por 30 segundos à radiação fotossinteticamente ativa (PAR) com intensidade de $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e logo após um pulso saturante para a determinação das variáveis: F (fluorescência em steady state, antes do pulso de luz saturante), F_m (fluorescência máxima aclimatado a luz). Foram calculadas as variáveis: $\Phi\text{FSII} = (F_m - F)/F_m$, rendimento quântico efetivo do FSII aclimatado a luz; coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência ($\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$), BILGER & BJÖRKMAN, 1990) e taxa de transporte de elétrons ($\text{TTE} = \Phi\text{FSII} \times \text{PAR} \times 0,5 \times I_A$), onde 0,5 é a proporção de fótons destinados aos dois fotossistemas (MELIS et al., 1987) e I_A é a absorvância foliar.

2.6. Curva luz

Quando as plantas apresentavam aproximadamente 374 dias de idade (60 dias após a simulação de herbivoria e 314 dias de enriquecimento com CO_2), as variáveis TTE, ΦFSII e NPQ foram determinadas em uma curva de resposta à luz, com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos de 0 a $2291 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, por 45 segundos em cada ponto da curva. Para a determinação da curva de resposta à luz nas plantas de *H. stigonocarpa* foram utilizados três indivíduos em cada grupo (ver item 2.3). Uma folha por indivíduo localizada na porção

mediana do caule (mesmas folhas usadas para as medições do índice de clorofila e fluorescência da clorofila *a*, Figura 2A) foi selecionada para realização das medições da curva de luz.

2.7. Análise de nutrientes foliares

Ao final do experimento, quando as plantas de *H. stigonocarpa* apresentavam 600 dias de idade (287 dias após a simulação de herbivoria e 540 dias de enriquecimento com CO₂) foram coletadas duas folhas totalmente expandidas em quatro indivíduos de cada grupo (ver item 2.3) para análise dos nutrientes foliares. As folhas foram obtidas na parte superior do caule das plantas entre o primeiro e quarto nó e secas em estufa a 68°C durante 72 horas. Em seguida foram pesadas e enviadas para departamento de solos da Universidade federal de Viçosa, onde se procedeu a análise do teor dos nutrientes. Os nutrientes analisados foram: Nitrogênio (N), Enxofre (S), Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca) e Magnésio (Mg), Ferro (Fe), Manganês (Mn), Boro (B), Zinco (Zn) e Cobre (Cu). O teor de N foi determinado por titulação (Kjeldahl) após digestão sulfúrica. Para determinação do boro, as amostras foram incineradas em estufa a 550 °C por 3 horas, quantificando-se posteriormente o seu conteúdo por meio da colorimetria pela Azometina H. Os demais nutrientes (P, K, Ca, Mg, S, Cu, Fe, Mn e Zn) foram determinados por meio da digestão nitroperclórica (MALAVOLTA et al., 1997). A determinação do P foi realizada por colorimetria pelo método do ácido ascórbico (BRAGA & DEFELIPO, 1974), enquanto a determinação do K foi realizada por fotometria de chama. Utilizou-se a espectrofotometria de absorção atômica para a quantificação de Ca, Mg, Fe, Cu, Zn e Mn e turbidimetria para determinação de S (ALVAREZ et al., 2001).

2.8. Análises estatísticas

O experimento foi realizado seguindo um delineamento experimental em blocos inteiramente casualizados em esquema fatorial 2x3 com duas [CO₂] (390 ppm e 1000 ppm) e três níveis de herbivoria (plantas sem remoção de tecido, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule). Foi utilizado o programa R (R CORE TEAM, 2015). Calculamos as médias e o erro padrão para todas as variáveis medidas e utilizamos uma análise de variância (ANOVA) para testar as diferenças entre os tratamentos. O teste aplicado *a posteriori* foi o de Tukey a 5% de significância.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterização do ambiente das CTAs

As CTAs com [CO₂] elevada apresentaram temperaturas médias internas mais baixas, que as CTAs com [CO₂] ambiente, aproximadamente em 2 °C ao longo de todo experimento, ficando em torno de 26,5°C (p<0,05, Figura 3A). A umidade relativa do ar interna ficou em média, 7% maior nas CTAs com [CO₂] elevada (67%) quando comparada as CTAs com [CO₂] ambiente (p<0,05, Figura 3B). De acordo com os dados do INMET, a temperatura média para a região durante o período do experimento ficou em torno de 25,3 °C, enquanto a umidade relativa do ar ficou em torno de 67% (INMET, 2017). Durante a estação chuvosa, de outubro a abril, do ano de 2016, foram encontrados no interior das CTA os maiores valores da temperatura média em todas as CTAs (29,74°C). Enquanto no período seco, de maio a setembro do ano de 2016, ocorreu uma queda dos valores das temperaturas média registradas no interior da CTAs (24,60°C), principalmente nos meses de junho e julho.

A umidade relativa do ar variou de acordo com as mudanças de temperatura e a oferta de água às plantas, sendo os menores valores de umidade relativa do ar interno encontrados na estação seca. Não houve diferença nos valores encontrados para umidade relativa do ar interna e externa (p>0,05).

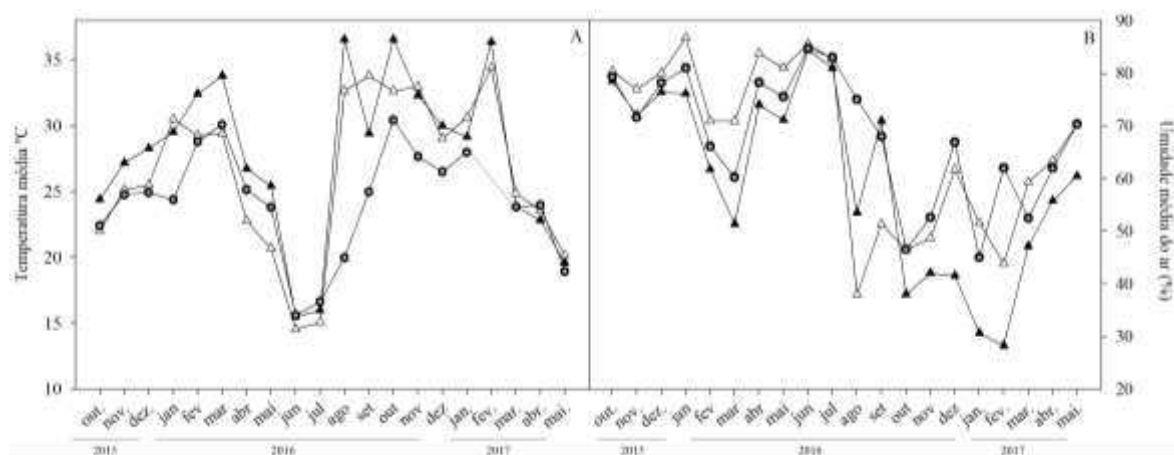


Figura 3. Temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) registradas no interior e exterior das CTAs onde foram cultivadas as plantas de *H. stigonocarpa*. Temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) externas ●, temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) registradas no interior das CTAs a [CO₂] de 390 ppm ▲ e temperatura média (°C) e umidade relativa do ar média (%) registradas no interior das CTAs a [CO₂] de 1000 ppm Δ.

3.2. Índice de clorofila foliar

As plantas de *H. stigonocarpa* crescendo em ambiente enriquecido com CO₂ apresentaram maiores valores para os índices de Chla, Chlb e Chltotal e menores valores para a relação Chla/b, independente do tratamento de remoção do tecido foliar (p<0,05, efeito simples do CO₂, Figura 4 e 5). Os menores índices de Chla e Chlb foram encontrados nas plantas

em elevada [CO₂] que tiveram parte do tecido foliar inferior do caule removido (p<0,05, interação herbivoria x CO₂, Figura 4B e C).

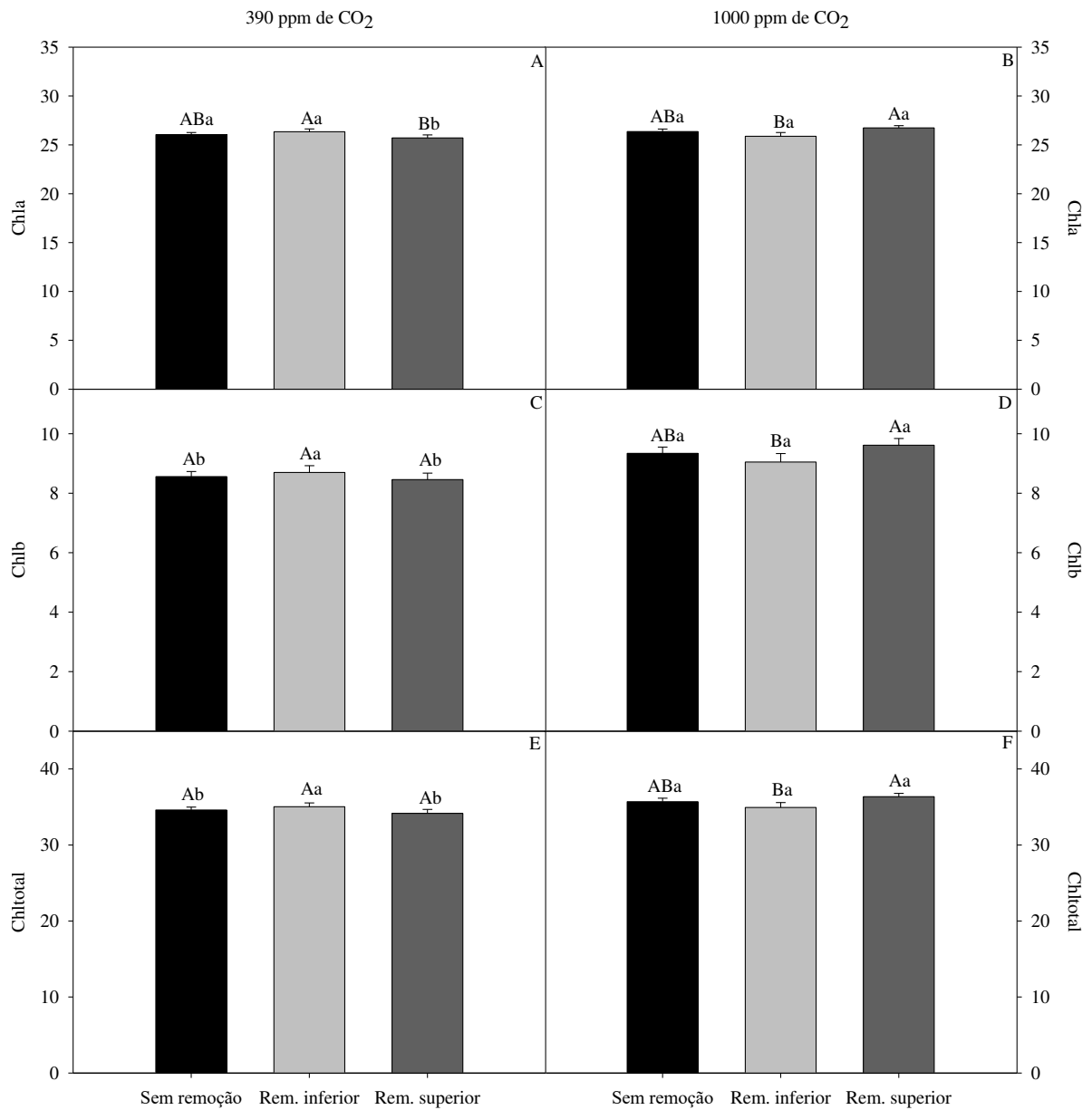


Figura 4. Índice de conteúdo de clorofila *a* (Chla), clorofila *b* (Chlb) e clorofila total (Chltotal) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂] e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

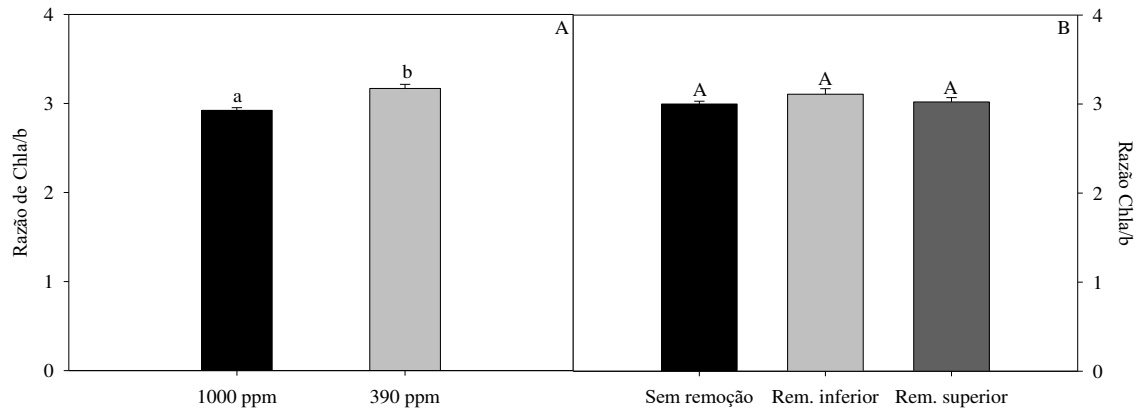


Figura 5. Razão de clorofila *a/b* (Chla/b) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. No gráfico (A) os valores representam a média de quinze plantas e no gráfico (B) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

3.3. Fluorescência da clorofila *a*

Houve redução nos valores de F_0 nas plantas que cresceram em elevada [CO₂] após a remoção de tecido foliar na parte superior do caule ($p < 0,05$, interação herbivoria x CO₂). No entanto, em indivíduos cultivados em [CO₂] ambiente os maiores valores de F_0 foram encontrados após a remoção de tecidos na parte superior do caule quando comparadas às plantas que não passaram por remoção de tecido ou que tiveram retiradas partes das folhas inferiores ($p < 0,05$, interação herbivoria x CO₂, Figura 6A e B).

As plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule apresentaram menores valores de F_v/F_m quando submetidas a [CO₂] ambiente ($p < 0,05$, herbivoria x CO₂, Figura 6C). Porém, quando crescidas em elevada [CO₂] mesmo com remoção de tecido foliar na parte superior não houve decréscimo nos valores de F_v/F_m ($p < 0,05$, herbivoria x CO₂, Figura 6D).

As plantas expostas a elevada [CO₂] que tiveram parte de suas folhas superiores removidas apresentaram maiores valores de Φ_{FSII} e TTE, quando comparadas aquelas que sofreram remoção de parte das folhas na porção inferior do caule e plantas sem remoção de tecido foliar ($p < 0,05$, interação herbivoria x CO₂, Figura 7). Não houve diferença significativa no valor de NPQ entre as plantas crescendo nas distintas [CO₂] ($p > 0,05$), porém, a remoção de tecido foliar na parte inferior e superior do caule aumentou os valores de NPQ com relação às plantas que não passaram por remoção de tecido foliar ($p < 0,05$, interação herbivoria, Figura 8).

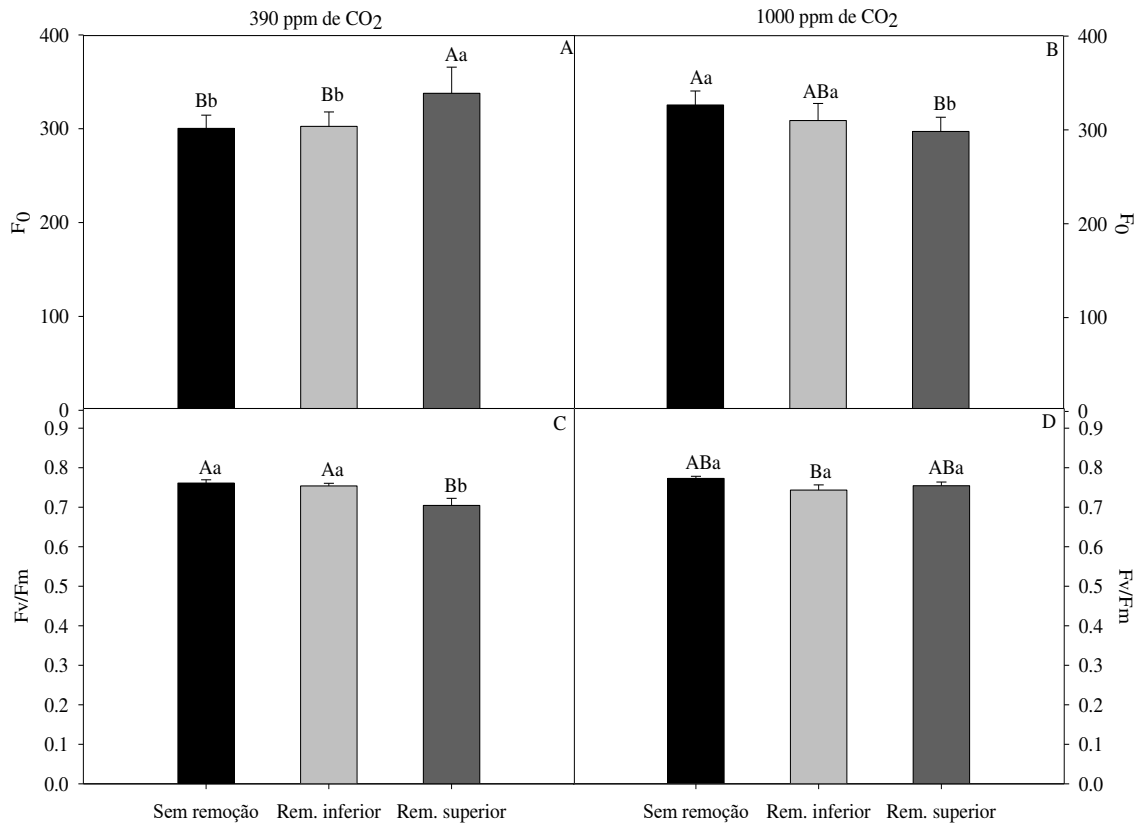


Figura 6. Fluorescência basal (F_0) e eficiência quântica potencial do FSII (F_v/F_m) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ (1000 ppm) ou $[CO_2]$ ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Nos gráficos os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas $[CO_2]$ e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

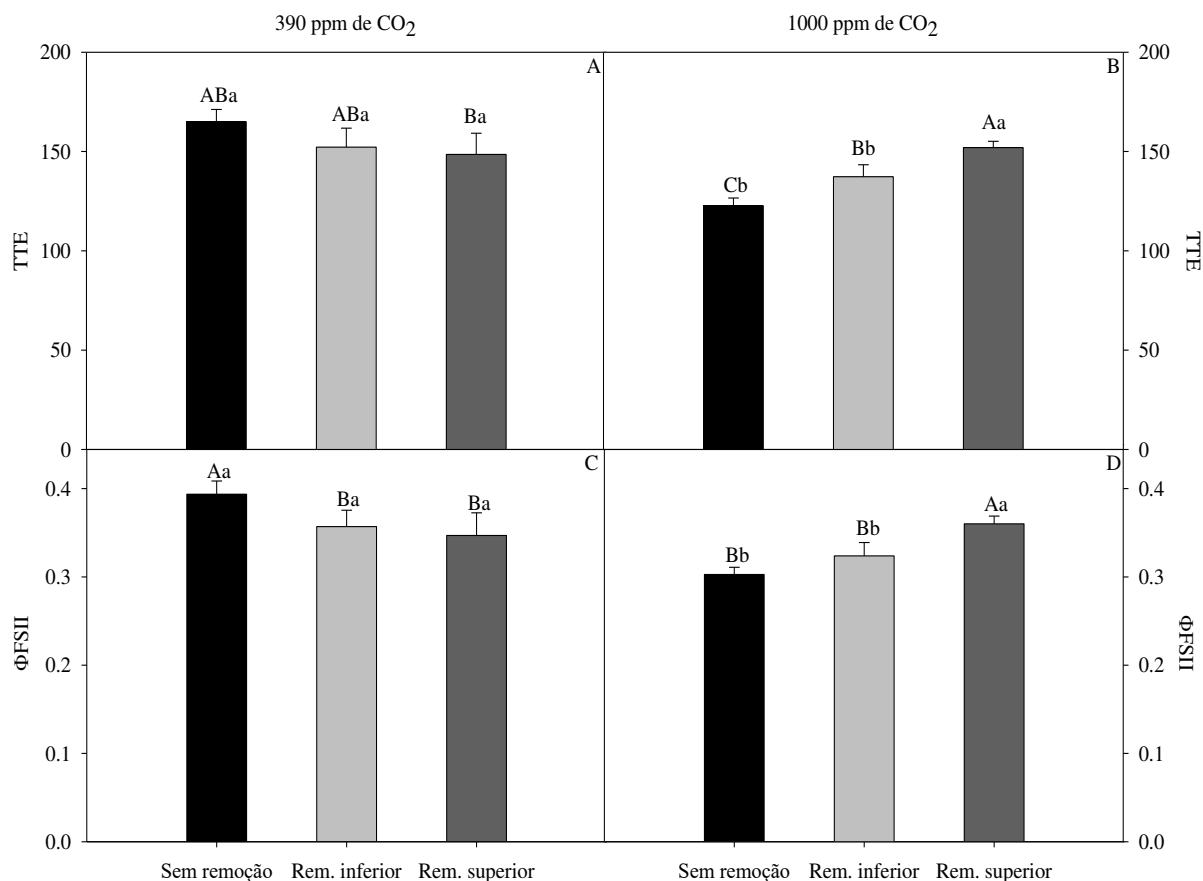


Figura 7. Taxa de transporte de elétrons (TTE) e rendimento quântico efetivo do fotossistema II (Φ FSII) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Nos gráficos os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂] e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

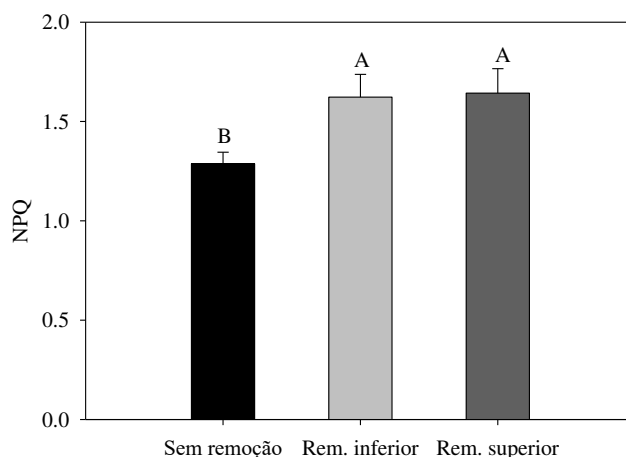


Figura 8. Coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. No gráfico os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

3.4. Curva de luz

Observou-se redução nos valores da taxa de TTE nas plantas de *H. stigonocarpa* que tiveram parte do tecido foliar superior ou inferior removido, independente da $[CO_2]$ ($p < 0,05$, efeito simples da herbivoria, Figuras 9A e B). *Hymenaea stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ apresentou menores valores para TTE e Φ_{FSII} em relação às plantas crescendo em $[CO_2]$ ambiente ($p < 0,05$, efeito simples CO_2 , Figura 9B e D). Independente da $[CO_2]$ a que estavam submetidas, as plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule apresentaram redução nos valores de Φ_{FSII} (Figura 9C e D) e aumento nos valores de NPQ ($p < 0,05$, efeito simples da herbivoria, Figura 9E e F).

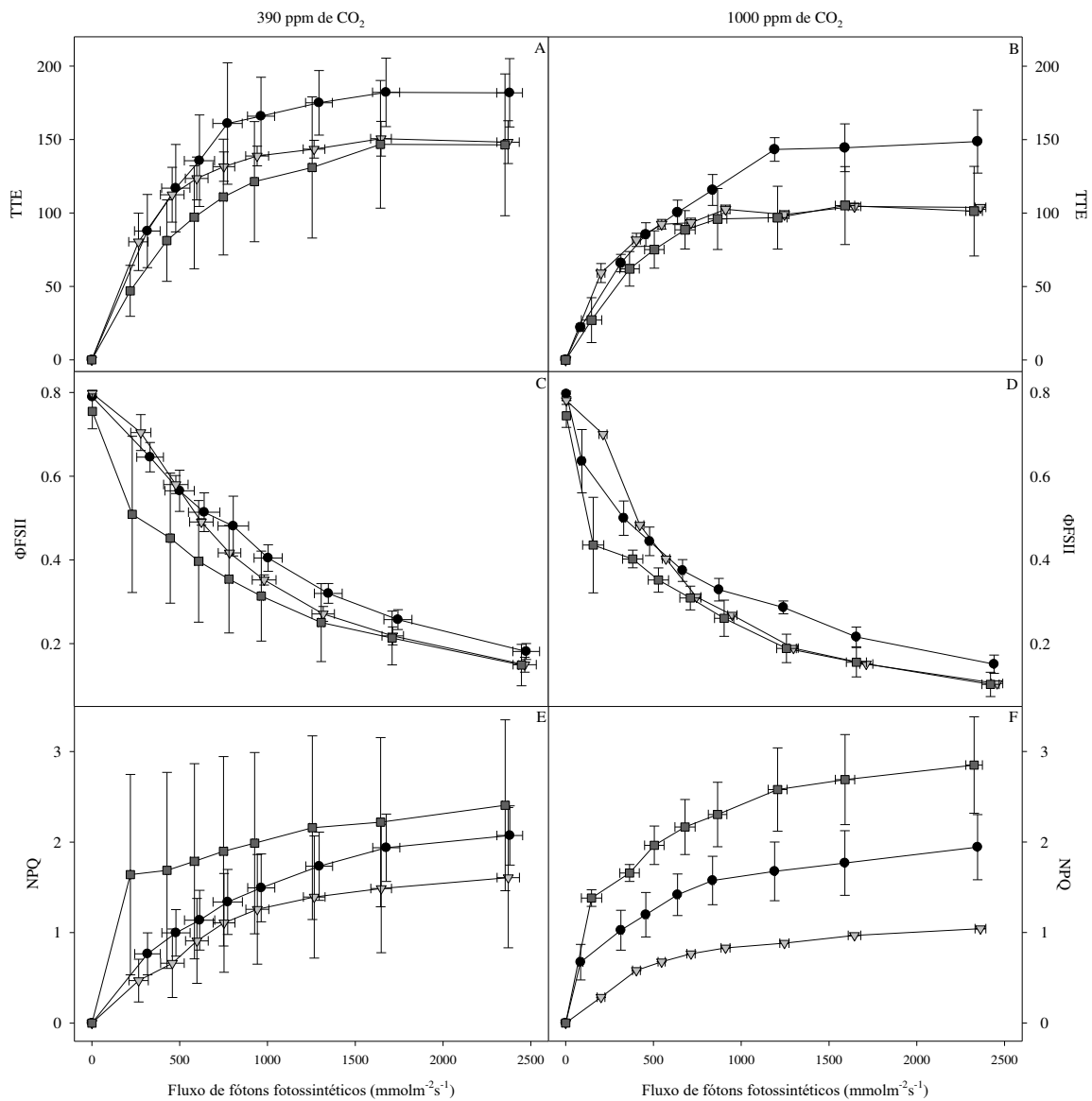


Figura 9. Curvas de resposta a luz em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ (1000 ppm) ou $[CO_2]$ ambiente (390 ppm) submetidas à herbivoria simulada. Plantas sem remoção de tecido ●, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule ▼ e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule ■. Os valores representam a média de três plantas e as barras indicam \pm o erro padrão.

3.5. Análise de nutrientes foliares

As plantas crescendo em elevada [CO₂] apresentaram maiores níveis foliares de Zn, Cu e S (p<0,05, efeito simples do CO₂, Tabela 2). A remoção de tecido foliar na parte inferior e superior do caule aumentou a absorção de S nas plantas crescendo sob elevada [CO₂] (p<0,05, interação herbivoria x CO₂). Não houve diferença significativa para os outros nutrientes foliares analisados entre os tratamentos (p>0,05).

Tabela 2. Teores de nutrientes no tecido foliar de *H. stigonocarpa* submetida a [CO₂] ambiente (390 ppm) ou elevada [CO₂] (1000 ppm) e herbivoria simulada. Letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria e as letras minúsculas comparam diferença entre as distintas [CO₂].

Nutrientes foliares	[CO ₂] ppm	Plantas sem remoção de tecido	Remoção de tecido foliar na parte inferior do caule	Remoção de tecido foliar na parte superior do caule
N (dag/kg)	390	1,25 ± 0,14	1,06 ± 0,11	1,21 ± 0,09
	1000	1,48 ± 0,167	1,15 ± 0,03	1,27 ± 0,01
P (dag/kg)	390	0,10 ± 0,01	0,11 ± 0,02	0,09 ± 0,01
	1000	0,08 ± 0,004	0,12 ± 0,01	0,12 ± 0,03
K (dag/kg)	390	0,63 ± 0,04	0,65 ± 0,10	0,67 ± 0,06
	1000	0,59 ± 0,07	0,62 ± 0,03	0,63 ± 0,05
Ca (dag/kg)	390	0,64 ± 0,07	0,62 ± 0,05	0,67 ± 0,02
	1000	0,51 ± 0,04	1,00 ± 0,07	0,81 ± 0,15
Mg (dag/kg)	390	0,10 ± 0,01	0,09 ± 0,01	0,13 ± 0,01
	1000	0,09 ± 0,01	0,11 ± 0,01	0,09 ± 0,01
S (dag/kg)	390	0,13 ± 0,04	0,11 ± 0,02 b	0,12 ± 0,03 b
	1000	0,11 ± 0,01 B	0,26 ± 0,02 Aa	0,32 ± 0,06 Aa
Cu (mg/kg)	390	8,15 ± 2,03 b	7,27 ± 1,90 b	9,25 ± 2,19 b
	1000	9,51 ± 1,60 a	14,36 ± 2,76 a	15,48 ± 2,63 a
Fe (mg/kg)	390	99,62 ± 6,62	88,88 ± 8,12	107,23 ± 11,12
	1000	112,71 ± 18,0	97,31 ± 7,03	124,38 ± 9,73
Zn (mg/kg)	390	62,46 ± 7,64 b	70,18 ± 11,72 b	71,6 ± 4,16 b
	1000	65,525 ± 6,47 a	109,77 ± 4,13 a	87,08 ± 9,99 a
Mn (mg/kg)	390	418,13 ± 20,50	478,67 ± 57,15	486,68 ± 42,97
	1000	352,33 ± 43,74	521,6 ± 13,90	529,65 ± 61,76
B (mg/kg)	390	13,53 ± 1,69	11,11 ± 1,03	10,93 ± 0,28
	1000	11,65 ± 0,14	9,6 ± 0,32	13,3 ± 2,17

4. DISCUSSÃO

Aumentos de temperatura e umidade são esperados no interior das CTAs com atmosfera enriquecida com CO₂, essa é uma limitação bastante discutida com relação ao uso das CTAs, visto que a temperatura pode influenciar em processos fisiológicos das plantas (NORBY et al., 1997). Porém, os valores de temperatura média e umidade média registradas no interior das CTAs nesse estudo, indicam que não há diferença significativa com relação aos valores de temperatura média e umidade média encontrados externamente. Desta forma, o microambiente interno das CTAs provavelmente não influenciou nos resultados encontrados para *H. stigonocarpa*.

O Aumento dos teores de Chla, Chlb e Chtotal, nas folhas remanescentes das plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] que tiveram parte de seu tecido foliar superior removido, melhoram a capacidade de absorção de luz resultando em maior eficiência fotossintética (WULLSCHLEGER et al. 1992; SALLA et al., 2007; BERTOLDO et al., 2017). O acúmulo de Chlb nas plantas crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂ amplia a faixa absorção da luz utilizada para realização da fotossíntese (GONÇALVES et al., 2001). Em geral, os índices de Chlb são maiores em plantas crescendo em ambientes com baixa luminosidade. A produção de Chlb pode ser considerada uma eficiente estratégia das plantas para compensar a menor disponibilidade de irradiância (GOLÇALVES et al., 2001). A Chlb é um pigmento acessório que possibilita a captação de energia de outros comprimentos de onda transferindo-os para a Chla, que efetivamente atua nas reações fotoquímicas da fotossíntese. (GOLÇALVES et al., 2001; STREIT et al., 2005). Portanto, a elevada [CO₂] e a herbivoria possivelmente tornará as plantas mais eficientes e competitivas em condições de pouca luminosidade. O aumento nos valores de Chtotal, em espécies lenhosas de Cerrado crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂, tem sido relatado também para outras espécies lenhosas (SOUZA et al., 2016). Segundo SOUZA et al. (2016), *Tabebuia aurea* Silva Manso Benth. e Hook. f. ex S. e *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil apresentaram maiores valores de Chtotal, principalmente após um ano de exposição à elevada [CO₂] e estresse hídrico. Neste estudo, SOUZA et al. (2016), encontraram que a elevação da [CO₂] atenua os efeitos do estresse hídrico sobre o crescimento de espécies lenhosas. Esse ajustamento das plantas sob elevada [CO₂] permite uma maior atividade fotossintética (BHATT et al., 2010).

O aumento de F₀ nas folhas dos indivíduos cultivados em [CO₂] ambiente que tiveram parte de seu tecido foliar superior ou inferior removido possivelmente está relacionada há existência de dano no centro de reação do fotossistema II, ou a diminuição da capacidade de

transferência de energia de excitação do sistema coletor de luz para o centro de reação (BOLLHÀR-NORDENKAMPF et al., 1989; BAKER & ROSENQVIST, 2004; VIEIRA et al., 2010). Estudos tem demonstrado que plantas infestadas por insetos sugadores tendem a reduzir os parâmetros de trocas gasosas e de fluorescência, sendo F_v/F_m o parâmetro determinante para a identificação de um estresse biótico (KALAJI & GUO, 2008; VELIKOVA et al., 2010; GOLAN et al., 2014). A redução dos valores de F_v/F_m encontrados nas folhas de *Nicotiana tabacum* L. quando atacada por *Bemisia tabaci* Gennadius é típica da resposta de muitas plantas ao estresse biótico, sendo indicada pelos reduzidos valores de F_v/F_m (LI et al., 2013). Os resultados encontrados neste trabalho demonstram que, os danos que provocam a perda de tecido foliar por herbívoros, também podem alterar os parâmetros fotoquímicos das plantas de Cerrado e conseqüentemente a eficiência na conversão de luz. Porém, a elevada $[CO_2]$ pode interferir de forma positiva nesses resultados amenizando o efeito da herbivoria em plantas de *H. stigonocarpa*.

As plantas reagem de diferentes formas frente à herbivoria e dependendo do tipo, quantidade e intensidade do dano no tecido foliar são capazes de alterar seu rendimento fotoquímico (ZHOU et al., 2015). A capacidade fotossintética da planta atacada por herbívoros pode ser reduzida uma vez que a lesão causada pelo inseto, geralmente leva a senescência do tecido foliar, influenciando negativamente na expressão de genes relacionada à produção de proteínas que fazem parte do aparato fotossintético (BILGIN et al., 2010; COPPOLA et al., 2013; APPEL et al., 2014; ZHOU et al., 2015). Por outro lado, a fotossíntese pode ser promovida frente à herbivoria, devido à capacidade da planta de compensar a perda de área foliar, aumentando sua atividade fotossintética no tecido remanescente ou no próprio tecido lesionado (DAMASCO et al., 2005; ZHOU et al., 2015). Nos casos em que as plantas respondem à herbivoria com aumento da absorção de CO_2 , o mecanismo normalmente está ligado à compensação da perda de área fotossintética (NABITY et al., 2008). Um melhor desempenho fotoquímico do PSII foi encontrado nas plantas de *H. stigonocarpa* crescendo em elevadas $[CO_2]$ que tiveram parte do tecido foliar superior removido em função dos valores da TTE e Φ_{FSII} . Aumento similar da capacidade fotossintética tem sido relatado para outras espécies de plantas expostas a estresse biótico causado por insetos de diferentes grupos funcionais (BOTHÁ et al., 2006; GUTSCHE et al., 2009; HALITSCHKE et al., 2011). O incremento na fotossíntese observada segundo os parâmetros da fluorescência da clorofila *a* em *H. stigonocarpa*, crescendo sob elevada $[CO_2]$, demonstra sua capacidade de resiliência e de ação contra danos causados pela herbivoria simulada. As plantas de *H. stigonocarpa* sob

elevada [CO₂] foram capazes de melhorar sua aptidão para captar energia luminosa, mesmo após a remoção de tecido foliar. A capacidade de realizar a fotossíntese está relacionada à idade das folhas (CHABOT & HICKS, 1982; DAMASCO et al., 2005; KITAJIMA et al., 2002). Após expansão foliar, há um aumento na fotossíntese e a folha atinge um rendimento máximo com a maturidade, posteriormente sua capacidade de realizar fotossíntese diminui até a senescência (CHABOT & HICKS, 1982; KITAJIMA et al., 2002; DAMASCOS et al., 2005). Assim, a herbivoria simulada nas folhas superiores, que efetivamente contribuem para a fotossíntese líquida da planta (KITAJIMA et al., 2002), induziu uma resposta compensatória diante da necessidade de reestabelecer a fotossíntese. Enquanto o dano causado às folhas maduras reduz apenas o rendimento potencial (CHABOT & HICKS, 1982) se tornando pouco prejudicial ao desenvolvimento da planta. Desta forma, após a remoção de tecido foliar na parte superior do caule, as folhas jovens de *H. stigonocarpa* foram capazes de aumentar a eficiência fotoquímica do PSII para compensar a perda de área foliar.

Os maiores valores encontrados para Φ_{FSII} e TTE nas plantas crescendo sob elevada [CO₂] pode ter sido provocado pelo incremento nas moléculas de clorofila. Os maiores índices de pigmentos fotossintéticos (Chla, Chlb e Chltotal) encontrados nos indivíduos de *H. stigonocarpa* expostas à elevada [CO₂] contribuíram para uma maior eficiência de captura e utilização da energia luminosa (F_v/F_m , Φ_{FSII}) com relação às plantas expostas a [CO₂] ambiente. A maior capacidade de utilização de energia conforme indicado pelos maiores valores de Φ_{FSII} pode estar relacionada à diminuição do fotodano ou ao aumento da capacidade de reparo FSII e maior utilização da energia no processo fotoquímico (ALLAKHVERDIEV, 2011). Os valores de NPQ para as plantas com remoção de tecido foliar na parte superior ou inferior do caule, independente da [CO₂], sugerem que mais energia de excitação foi dissipada na forma de calor pelo ciclo das xantofilas (BAKER, 2008; PEREIRA et. al, 2013). Assim, o excesso da energia de excitação foi direcionada para ambos os eventos, fotoquímico e não fotoquímico, de uma forma mais eficiente nas plantas que tiveram parte das folhas superiores removidas. Nosso estudo mostra que plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob [CO₂] ambiente após a remoção de tecido foliar apresentam redução na eficiência de conversão de luz em energia química, como NADPH e ATP. No entanto, a remoção de tecido foliar, sobretudo na parte superior do caule, aumenta a eficiência fotoquímica da fotossíntese, nas plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂].

Os resultados encontrados para a curva de luz, sessenta dias após o fim do experimento de remoção do tecido foliar nas plantas de *H. stigonocarpa*, mostram que apesar do aumento

da Φ FSII, as plantas que passaram por herbivoria não foram capazes de manter essa resposta positiva por um longo período. A lesão provocada pela remoção de parte do tecido foliar pode se tornar uma porta de entrada para agentes patogênicos (TAYLOR & WHITELAW, 2001; ZVEREVA & KOZLOV, 2014), interferir no transporte de água e sacarose na folha (NABITY et al., 2008) e aumentar a perda de água a partir das arestas do corte (ALDEA et al., 2005). O dano à folhagem altera a condutância hidráulica das folhas reduzindo assim a condutância estomática e a fotossíntese (NABITY et al., 2008). Adicionalmente, a água inicia a sinalização de processos relacionados à senescência da folha (SACK & HOLBROOK, 2006; LIM et al., 2007), que é geralmente acompanhado pela exportação de nutrientes do tecido senescentes em direção as folhas jovens ou a órgãos de armazenamento para que a utilização de nutrientes seja otimizada na planta (MUNNÉ-BOSCH & ALEGRE, 2004). Segundo LAWLOR (2002) a redução de água no tecido foliar resulta ainda na inibição da síntese de ATP por um aumento da concentração de íons, principalmente Mg^{2+} . Assim, a senescência influencia diretamente na formação dos aceptores de elétrons diminuindo a TTE (STREIT et al., 2005). A curva da TTE pode estar correlacionada à taxa fotossintética, apresentando o mesmo padrão da curva de assimilação de CO_2 (MOHAMMAD et al., 1995). Desta forma, como uma resposta de médio prazo a tendência das curvas da TTE e Φ FSII sugere que a fotossíntese tenha reduzido concomitantemente com o transporte de elétrons nas plantas com remoção de tecido foliar na parte superior e inferior do caule, independente da $[CO_2]$ a que estavam submetidas.

Uma meta-análise realizada por LOLADZE (2002, 2014), envolvendo diversas espécies vegetais mostra que a exposição à elevada $[CO_2]$ reduz a concentração de nutrientes foliares (LIEFFERING et al., 2004; MCGRATH & LOBELL, 2013). Por outro lado, JAUREGUI et al. (2016), encontraram maior absorção de nutrientes pelas plantas em ambientes enriquecidos com CO_2 , no entanto, a concentração destes compostos foi menor nas folhas devido ao aumento da produção de biomassa foliar. A concentração dos nutrientes analisados neste estudo, ou foram iguais ou maiores nas folhas das plantas que surgiram após os eventos de herbivoria simulada, indicando melhor absorção e alocação desses nutrientes nas folhas em ambientes enriquecidos com CO_2 . Assim, *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada $[CO_2]$ foi capaz de desenvolver estratégias para aumentar a absorção de nutrientes do solo. Para isso, as plantas podem investir em modificações na arquitetura da raiz, produzir maior número de raízes finas, aumentar o comprimento da raiz e estabelecer associações com fungos micorrízicos e bactérias fixadoras de nitrogênio (BASSIRIRAD et al., 2001; LUO et al., 2004; BEIDLER et al., 2014).

O aumento da eficiência fotoquímica do PSII nas plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] pode estar relacionada à maior concentração de Cu encontrada nas folhas (YRUELA, 2005; YRUELA, 2009). Esse elemento é um essencial componente de muitas enzimas e proteínas e está envolvido em processos como: sinalização hormonal, respiração mitocondrial, resposta ao estresse oxidativo, metabolismo da parede celular e lignificação (KIRKBY & RÖMHELD, 2007; POLTRONIERI et al., 2016). Na fotossíntese, participa da formação da plastocianina, molécula que efetivamente age no transporte de elétrons do FSII na etapa fotoquímica (SHIKANAI et al., 2003). A deficiência de Cu nos tecidos pode diminuir a atividade do FSII, sendo sua ausência relacionada a alterações nas membranas dos tilacóides dos cloroplastos e a modificações no acceptor de elétrons do FSII. Várias enzimas que contêm ou são ativadas pelo Cu, catalisam reações de óxido-redução em diversos processos fisiológicos das plantas (KIRKBY & RÖMHELD, 2007; YRUELA, 2009; CHOUDHARY et al., 2012; POLTRONIERI et al., 2016). A presença do Cu confere à planta maior resistência a doenças, já que está diretamente relacionado à formação de lignina e substâncias do metabolismo secundário (KIRKBY & RÖMHELD, 2007).

Diferentes condições ambientais podem modificar a resposta das plantas à herbivoria a fim de minimizar os efeitos negativos da redução de área foliar (RITCHIE, 2000). Assim, a disponibilidade de CO₂ e a herbivoria nas plantas de *H. stigonocarpa* resultaram em maior investimento na produção de folhas com acúmulo de nutrientes envolvidos em processos protetivos. O enxofre é um macronutriente essencial para o crescimento, funcionamento fisiológico e defesa das plantas (KOLLING & OZELAME, 2017). Cerca de 90% do total do S encontrado nos vegetais está presente nos cloroplastos e em aminoácidos como a cisteína e a metionina (CÉSAR et al., 2008; KOLLING & OZELAME, 2017). Os maiores teores de S encontrados nas plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] após a remoção de tecido foliar também podem ser relacionados com a maior eficiência fotossintética destas plantas. A ferredoxina é uma proteína formada por subunidades de cisteína e esta envolvida nas reações de oxirredução da fotossíntese (BODEK & BLUM, 2013). Em adição, como mecanismo de defesa, as plantas produzem proteínas ricas em cisteína como as defensinas e ciclótides associados à redução da digestibilidade do material vegetal pela inibição da amilase (SHIAU et al., 2006; PINTO et al., 2012; POTT et al., 2012; BALLARÉ, 2014).

Esse estudo mostrou que apenas algumas nutrientes minerais aumentam no tecido foliar das plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂], sobretudo aqueles que garantem o funcionamento do aparato fotossintético. Adicionalmente, após sofrer a remoção do tecido

foliar é provável que elementos ligados a compostos de defesa com o S também tenham sua concentração elevada. Quanto aos elementos essenciais ao crescimento das plantas como N, P e K, não houveram alterações com o aumento da [CO₂]. Portanto, não houve o efeito da diluição de nutrientes nas folhas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] após eventos de herbivoria. Apesar do aumento de biomassa foliar esperado para plantas crescendo em ambientes enriquecidos, *H. stigonocarpa* foi capaz de absorver mais nutrientes do solo e manter a mesma concentração destes minerais nas folhas.

5. CONCLUSÕES

Em curto prazo as plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] são capazes de melhorar sua capacidade de absorver energia luminosa, mesmo após a remoção de tecido foliar na parte superior do caule. Os maiores teores de pigmentos fotossintéticos encontrados nos indivíduos de *H. stigonocarpa* expostos a elevada [CO₂] contribuem com a maior eficiência de captura e utilização da luz (F_v/F_m , Φ_{FSII}) com relação as plantas expostas a [CO₂] ambiente. Sua maior capacidade de utilização de energia conforme indicado pelos maiores valores de F_v/F_m , Φ_{FSII} pode estar relacionada a diminuição do fotodano ou aumento da capacidade de reparo do FSII. No entanto, em médio prazo a herbivoria simulada induziu a senescência foliar. As folhas danificadas perderam sua eficiência de absorção e conversão de energia luminosa. Porém, devido ao efeito de curto prazo positivo o ganho para crescimento foi mantido para a planta como um todo. Esse estudo mostrou ainda que apenas alguns nutrientes minerais aumentam no tecido foliar que surge após de herbivoria simulada, sobretudo aqueles relacionados à defesa e ao maior rendimento fotossintético em ambientes enriquecidos. Desta forma, conclui-se que as plantas de *H. stigonocarpa* responderam positivamente à herbivoria simulada em ambientes enriquecidos com CO₂. Adicionalmente, como reflexo dos eventos de herbivoria sofridos, *H. stigonocarpa* foi capaz investir na absorção de nutrientes envolvidos na defesa e melhoria da eficiência fotossintética.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. D.; BAZZAZ, F. A. **Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree.** *Oecologia*, v. 101, n. 3, p. 289–298, 1995.

AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. **What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂.** *New Phytologist*, v. 165, n. 2, p. 351–372, 2005.

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

ALDEA, M. et al. **Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean.** *Plant, Cell & Environment*, v. 28, n. 3, p. 402–411, 2005.

ALLAKHVERDIEV, S. I. **Recent progress in the studies of structure and function of photosystem II.** *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, v. 104, n. 1–2, p. 1–8, 2011.

ALVAREZ V., V.H.; DIAS, L.E.; RIBEIRO Jr.; E.S.; SOUZA, R.B.; FONSECA, C.A. **Métodos de análises de enxofre em solos e plantas.** Viçosa, MG, Editora UFV, 2001.

APPEL, H. M. et al. **Transcriptional responses of *Arabidopsis thaliana* to chewing and sucking insect herbivores.** *Frontiers in Plant Science*, v. 5, n. November, p. 1–21, 2014.

BAGLEY, J. et al. **Global biogeochemical cycles photosynthesis models.** *Global Biogeochemical Cycles*, v. 29, p. 194–206, 2015.

BAKER, N. R. **Chlorophyll Fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo.** *Annual Review of Plant Biology*, v. 59, n. 1, p. 89–113, 2008.

BAKER, N. R.; ROSENQVIST, E. **Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: An examination of future possibilities.** Journal of Experimental Botany, v. 55, n. 403, p. 1607–1621, 2004.

BALLARÉ, C. L. **Light regulation of plant defense.** Annual Review of Plant Biology, v. 65, n. 1, p. 335–363, 2014.

BASSIRIRAD, H.; GUTSCHICK, V. P.; LUSSENHOP, J. **Root system adjustments: Regulation of plant nutrient uptake and growth responses to elevated CO₂.** Oecologia, v. 126, n. 3, p. 305–320, 2001.

BEIDLER, K. V. et al. **Changes in root architecture under elevated concentrations of CO₂ and nitrogen reflect alternate soil exploration strategies.** New Phytologist, v. 205, n. 3, p. 1153–1163, 2014.

BERTOLDO, J. G. et al. **Revista brasileira de tecnologia agropecuária.** Revista Brasileira de Tecnologia Agropecuária, v. 1, n. 2, p. 97–104, 2017.

BHATT, R. K.; BAIG, M. J.; TIWARI, H. S. **Elevated CO₂ influences photosynthetic characteristics of Avena sativa L cultivars.** Journal of Environmental Biology, v. 31, n.09 , p. 813–818, 2010.

BILGER, W.; BJÖRKMAN, O. **Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of Hedera canariensis.** Photosynthesis Research, v. 25, n. 3, p. 173–185, 1990.

BILGIN, D. D. et al. **Biotic stress globally downregulates photosynthesis genes.** Plant, Cell and Environment, v. 33, n. 10, p. 1597–1613, 2010.

BODEK, D. F.; BLUM, S. E. C. **Ferredoxins.** Educ. quím [online], vol.24, n.4, p.426-430, 2013.

BOLHÀR-NORDENKAMPF, H.R.; LONG, S.P., BAKER, N.R., et al. **Chlorophyll**

fluorescence as probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrument. *Functional Ecology*, v.3, p.497-514, 1989.

BOTELHO, S. A. et al. **Aspectos morfológicos de frutos, sementes, plântulas e mudas de jatobá-do-Cerrado (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne) Fabaceae.** *Revista Brasileira de Sementes*, v. 22, n. 1, p. 144–152, 2000.

BOTHA, A. M. et al. **Is photosynthetic transcriptional regulation in *Triticum aestivum* L. cv. “TugelaDN” a contributing factor for tolerance to *Diuraphis noxia* (Homoptera: Aphididae)?** *Plant Cell Reports*, v. 25, n. 1, p. 41–54, 2006.

BRAGA, J.M.; DEFELIPO, B.V. **Relações entre formas de fósforo inorgânico, fósforo disponível e material vegetal em solos sob vegetação de cerrado: I. Trabalhos de laboratório.** *Revista Ceres*, V. 19, p.124-136, 1972.

BRESHEARS, D. D; MYERS, O. B; MEYERS, C. W; BARNES, F. J; ZOU, C. B; ALLEN, C. D; MCDOWELL, N. G, POCKMAN, W. T. **Tree dieoff in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements.** *Front Ecol Environ*, n.7, p.185–189, 2009.

CÉSAR, M. L. et al. **Aplicação de enxofre em cobertura e qualidade fisiológica de sementes de feijão.** *Acta Scientiarum - Agronomy*, v. 30, n. 5, p. 681–686, 2008.

CHABOT, B. F.; HICKS, D. J. **The ecology of leaf life spans.** *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.13, p. 229-259, 1982.

CHOUDHARY, S. P. et al. **In *Posidonia oceanica* cadmium induces changes in DNA methylation and chromatin patterning.** *Journal of Experimental Botany*, v. 63, n. 2, p. 695–709, 2012.

COLEY, P.D.; BARONE, J. A. **Herbivory and plant defenses in tropical forest.** *Annual Review of Ecology and Systematics*, v.27, p.305-335, 1996.

CONROY, J. P.; MILHAM, P. J.; BARLOW, E. W. R. **Effect of nitrogen and phosphorus**

availability on the growth response of *Eucalyptus grandis* to high carbon dioxide. *Plant Cell and Environment*, v. 15, n. 7, p. 843–847, 1992.

COPPOLA, V. et al. **Transcriptomic and proteomic analysis of a compatible tomato-aphid interaction reveals a predominant salicylic acid-dependent plant response.** *BMC Genomics*, v. 14, n. 1, 2013.

CORNELISSEN, T. **Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns.** *Neotropical Entomology*, v. 40, n. 2, p. 155–163, 2011.

CROWLEY, T.J.; BERNER, R. A. **CO₂ and climate change.** *Science*, v. 292, p. 870–872, 2001.

DAMASCOS, M. A.; RONQUIM, C. C.; PRADO, C. H. B. A. **Gas exchange and plant growth after defoliation on *Leandra lacunosa*, a cerrado woody species with continuous leaf production.** *Brazilian Archives of Biology and Technology*, v. 48, n. 6, p. 967–974, 2005.

ERB M., LENK C.; DEGENHARDT J.; TURLINGS T.C.J. **The underestimated role of roots in defense against leaf attackers.** *Trends Plant Sci*, n.14, p. 653–659, 2009.

FÜRSTENBERG-HÄGG, J.; MIKA Z.; SOREN B. **Plant defense against insect Herbivores.** *International Journal of Molecular Sciences*, n. 14.v.5, p. 10242–10297, 2013.

GARCIA, P. M. A. et al. **Effect of drought and re-watering on fructan metabolism in *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby.** *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 49, n. 6, p. 664–670, 2011.

GAVLOSKI, J.E.; LAMB, R. J. **Compensation by Cruciferous plants is specific to the type of simulated herbivory.** *Environmental Entomology*, v. 29, n. 6, p. 1273–1282, 2000.

GOLAN, K. et al. **Impact of scale insect infestation on the content of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence in two host plant species.** *Arthropod-Plant Interactions*, v. 9, n. 1, p. 55–65, 2014.

GONÇALVES, J. F. D. C.; MARENCO, R. A.; VIEIRA, G. **Concentration of photosynthetic pigments and chlorophyll fluorescence of mahogany and tonka bean under two light environments.** *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, v. 13, n. 2, p. 149–157, 2001

GUTSCHE A¹, HENG-MOSS T, SARATH G, TWIGG P, XIA Y, LU G, MORNHINWEG D. **Gene expression profiling of tolerant barley in response to *Diuraphis noxia* (Hemiptera: Aphididae) feeding.** *Bulletin of Entomological Research*, v. 99, n. 2, p. 163–173, 2009.

HALITSCHKE, R.; HAMILTON, J. G.; KESSLER, A. **Herbivore-specific elicitation of photosynthesis by mirid bug salivary secretions in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*.** *New Phytologist*, v. 191, n. 2, p. 528–535, 2011.

HENDRY, G. A. F.; HOUGHTON, J. D.; BROWN, S. B. **The degradation of chlorophyll *a* biological enigma.** *New Phytologist*, v. 107, n. 2, p. 255–302, 1987.

HIKOSAKA, K.; TERASHIMA, I.; KATOH, S. **Effects of leaf age, nitrogen nutrition and photon flux density on the distribution of nitrogen among leaves of a vine (*Ipomoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves.** *Oecologia*, v. 97, n. 4, p. 451–457, 1994.

INMET, **Instituto Nacional de Meteorologia.** Disponível em: Acesso em janeiro de 2018.

IPCC. **Intergovernmental Panel on Climate Change (2014) Climate change 2014: impacts, adaptation and vulnerability.** (Cambridge University Press: Cambridge)
<http://www.ipcc.ch/report/ar5/wg2/> [Verified february 2016]

JAUREGUI, I. et al. **Root-shoot interactions explain the reduction of leaf mineral content in *Arabidopsis* plants grown under elevated [CO₂] conditions.** *Physiologia Plantarum*, v.158, n.1, p.65-79, 2016.

KALAJI, M. H.; GUO, P. **Chlorophyll fluorescence: A useful tool in barley plant breeding programs.** *Photochemistry Research Progress*, p. 439–463, 2008.

- KIRKBY, E. A.; RÖMHELD, V. **Micronutrientes na fisiologia de plantas- funções, absorção e mobilidade.** Informações agronômicas, v. 118, n. 2, p. 1–24, 2007.
- KITAJIMA, K. et al. **Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species.** American Journal of Botany, v. 89, n. 12, p. 1925–1932, 2002
- KITAJIMA, M.; BUTLER, W. L. **Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone.** BBA - Bioenergetics, v. 376, n. 1, p. 105–115, 1975.
- KLINK, C. A.; MACHADO R. B. **A conservação do Cerrado brasileiro.** Megadiversidade, v. 1, n. 1, p. 147–155, 2005.
- KLINK, C. **Policy Intervention in the Cerrado Savannas of Brazil.** In book: Ecology and Conservation of the Maned Wolf. p. 293-308, DOI. 10.1201/b15607-26, 2013.
- KOLLING, D. F.; OZELAME, O. **Utilização de nitrogênio e enxofre em cobertura no feijão preto Use of nitrogen and sulfur side-dress in second season black bean.** Revista scientia agraria, v. 18, p. 204–211, 2017.
- KÖRNER, C. **Plant CO₂ responses: An issue of definition, time and resource supply.** New Phytologist, v. 172, n. 3, p. 393–411, 2006.
- LAWLOR, D. W. **Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: Stomata vs. Metabolism and the role of ATP.** Annals of Botany, v. 89, n. SPEC. ISS., p. 871–885, 2002.
- LI, Q.; TAN, W.; XUE, M.; ZHAO, H.; WANG. **Dynamic changes in photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Nicotiana tabacum* infested by *Bemisia tabaci* (Middle East-Asia Minor 1) nymphs.** Arthropod-Plant Interactions, v. 7, n. 4, p. 431–443, 2013.
- LIM, P. O.; KIM, H. J.; GIL NAM, H. **Leaf senescence.** Annual Review of Plant Biology, v. 58, n. 1, p. 115–136, 2007.

LIEFFERING M.;KIM H-Y.;KOBAYASHI K.; OKADA M. **The impact of elevated CO₂ on the elemental concentrations of field-grown rice grains.** Field Crops Research, v.88, p. 279–286, 2004.

LLOYD, J.; FARQUHAR, G. D. **The CO₂ dependence of photosynthesis, plant growth responses to elevated atmospheric CO₂ concentrations and their interaction with soil nutrient status. I. General principles and forest ecosystems.** Functional Ecology, v. 10, p. 4–32, 1996.

LOLADZE, I. **Rising atmospheric CO₂ and human nutrition : toward globally imbalanced plant stoichiometry?** Trends in Ecology & Evolution, v. 17, n. 10, p. 457–461, 2002.

LOLADZE, I. **Hidden shift of the ionome of plants exposed to elevated CO₂ depletes minerals at the base of human nutrition.** Elife 3: e02245, 2014.

LONG, S. P. et al. **Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the future.** Annual Review of Plant Biology, v. 55, n. 1, p. 591–628, 2004.

LUO, Y. et al. **Progressive Nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide.** BioScience, v. 54, n. 8, p. 731, 2004.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C.; OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações.** 2. ed. Piracicaba: POTAFOS, p.319, 1997.

MCDOWELL, N.; POCKMAN, W.T.; ALLEN, C.D.; BRESHEARS, D. D.; COBB, N.; KOLB, T.; PLAUT, J.; SPERRY, J.; WEST, A.; WILLIAMS, D. G.; YEPEZ, E. A. **Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?** New Phytol, v.178, p.719–739, 2008.

MCGRATH, J. M.; LOBELL, D. B. **Regional disparities in the CO₂ fertilization effect and implications for crop yields.** Environmental Research Letters, v. 8, n. 1, p. 0–9, 2013.

MELIS, A.; SPANGFORT, M.; ANDERSSON, B. **Light absorption and electron transport balance between photosystem II and photosystem I in spinach chloroplasts.** Photochemistry

and Photobiology, v. 45, n. 1, p. 129–136, 1987.

MELO, N. M. J. et al. **Rising [CO₂] changes competition relationships between native woody and alien herbaceous Cerrado species.** *Functional Plant Biology*. <https://doi.org/10.1071/FP17333>, 2018.

MOHAMMED, G. H.; BINDER, W. D.; GILLIES, S. L. **Chlorophyll fluorescence: A review of its practical forestry applications and instrumentation.** *Scandinavian Journal of Forest Research*, v. 10, p. 383–410, 1995.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. **Biodiversity hotspots for conservation priorities.** *Nature*, n. 403, p. 853–858, 2000.

MUNNÉ-BOSCH, S.; ALEGRE, L. **Die and let live: Leaf senescence contributes to plant survival under drought stress.** *Functional Plant Biology*, v. 31, n. 3, p. 203–216, 2004.

NABITY, P. D.; ZAVALA, J. A.; DELUCIA, E. H. **Indirect suppression of photosynthesis on individual leaves by arthropod herbivory.** *Annals of Botany*, v. 103, n. 4, p. 655–663, 2008.

NEWBERY, R. M.; WOLEENDEN, J.; MANSFIELD, T. A.; HARRISON, A. F. **Nitrogen, phosphorus and potassium uptake and demand in *agrostis-capillaris* - the Influence of elevated CO₂ and nutrient supply.** *New Phytologist*, v. 130, n. 4, p. 565–574, 1995.

NEWINGHAM B.A.; CALLAWAY R.M.; BASSIRIRAD H. **Allocating nitrogen away from a herbivore: A novel compensatory response to root herbivory.** *Oecologia*, n.153, p.913–920, 2007.

NORBÝ, R.; EDWARDS, N.; RIGGS, J.; ABNER, C.; WULLSCHLEGER, S.; GUNDERSON, C. **Temperature-controlled open-top chambers for global change research.** *Global Change Biology*, v. 3, n. 3, p. 259–267, 1997.

OLIVEIRA, V. F. et al. **Effects of elevated CO₂ concentration and water deficit on fructan**

metabolism in *Viguiera discolor* Baker. Plant Biology, v. 15, n. 3, p. 471–482, 2012.

PEARSON, P. N.; PALMER, M. R. **Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years.** Nature, v. 406, n. 10, p. 695–699, 2000.

PEREIRA, E. G.; OLIVA, M. A.; ROSADO-SOUZA L et al. **Iron excess affects rice photosynthesis through stomatal and non-stomatal limitations.** Plant Science, v. 201–202, n. 1, p. 81–92, 2013.

PEREIRA, S. R. et al. **Tamanho de frutos e de sementes e sua influência na germinação de jatobá-do-cerrado (*Hymenaea stigonocarpa* var. *stigonocarpa* Mart. ex Hayne, Leguminosae - Caesalpinoideae).** Revista Brasileira de Sementes, v. 33, n. 1, p. 141–148, 2011.

PINTO, M. F. S. et al. **Identification and structural characterization of novel cyclotide with activity against an insect pest of sugar cane.** Journal of Biological Chemistry, v. 287, n. 1, p. 134–147, 2012.

POLTRONIERI, Y. et al. **Boron, copper and zinc supply by insertion tablets in the coffee orthotropic stem.** Coffee Science, Lavras, v. 11, n. 4, p. 521–529, 2016.

POTT, C. et al. **Trichomes on the leaves of *Anomozamites villosus* sp. nov. (Bennettitales) from the *Daohugou beds* (Middle Jurassic), Inner Mongolia, China: Mechanical defence against herbivorous arthropods.** Review of Palaeobotany and Palynology, v. 169, n.10p. 48–60, 2012.

R CORE TEAM. **A language and environment for statistical computing.** Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2014. URL <http://www.R-project.org/>.

REICH, P. B. et al. **Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂.** Nature, v. 440, n. 7086, p. 922–925, 2006.

RITCHIE, M. E. **Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores**

in a temperate grassland. *Ecology*, v. 81, n. 6, p. 1601–1612, 2000.

SACK, L.; HOLBROOK, N. M. **Leaf hydraulics.** *Annual Review of Plant Biology*, v. 57, n. 1, p. 361–381, 2006.

SALLA, L.; CINTRA, J.; ANTONIO, R. **Teores de clorofila em árvores tropicais determinados com o SPAD-502.** *Revista brasileira de biociências*, v. 5, n. 2, p. 159–161, 2007.

SCARANO, F.R., CEOTTO, P., MEDEIROS, R. & MITTERMEIER, R.A.x. **O bioma Cerrado: conservação e ameaças.** In *Livro Vermelho da flora do Brasil – Plantas raras do Cerrado* (G. Martinelli, T. Messina & L. S. Filho, eds.). Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Centro Nacional de conservação da flora , p. 21-24, 2014.

SHIAU, Y. S. et al. **Structural analysis of the unique insecticidal activity of novel mungbean defensin VrD1 reveals possibility of homoplasy evolution between plant defensins and scorpion neurotoxins.** *Journal of Molecular Recognition*, v. 19, n. 5, p. 441–450, 2006.

SHIKANAI, T. et al. **PAA1, a P-Type ATPase of Arabidopsis, functions in copper transport in chloroplasts.** *American society of biologists*, v. 15, n. 6, p. 1333–1346, 2003.

SILVA, J. M.C. DA; BATES, J. M. **Biogeographic patterns and conservation in the south American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot.** *BioScience*, v. 52, n. 3, p. 225, 2002.

SOUZA, J. P. et al. **Responses of woody Cerrado species to rising atmospheric CO₂ concentration and water stress: gains and losses.** *Functional Plant Biology*, v. 43, n. 12, p. 1183–1193, 2016.

STREIT, N. M.; CANTERLE, L. P.; CANTO, W. M.; HECKTHEUER, L. H. H. **As Clorofilas.** *Ciência Rural*, Santa Maria, v.35, n.3, p.748-755, 2005.

TANG, J. Y. et al. **The differential effects of herbivory by first and fourth instars of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae) on photosynthesis in *Arabidopsis thaliana*.**

Journal of Experimental Botany, v. 57, n. 3, p. 527–536, 2006.

TAUB, D. R.; WANG, X. **Why are nitrogen concentrations in plant tissues lower under elevated CO₂? A critical examination of the hypotheses.** Journal of Integrative Plant Biology, v. 50, n. 11, p. 1365–1374, 2008.

TAYLOR, J. E.; WHITELOW, C. A. **Signal in abscission.** New Phytologist, v. 151, n. 127, p. 323–339, 2001.

TERRER, C. et al. **Ecosystem responses to elevated CO₂ governed by plant-soil interactions and the cost of nitrogen acquisition.** New Phytologist, v. 2, n. C, p. 507–522, 2017.

VELIKOVA, V. et al. **Influence of feeding and oviposition by phytophagous pentatomids on photosynthesis of herbaceous plants.** Journal of Chemical Ecology, v. 36, n. 6, p. 629–641, 2010.

VIEIRA, D. A. DE P. et al. **Fluorescência e teores de clorofilas em abacaxizeiro cv. pérola submetido a diferentes concentrações de sulfato de amônio.** Revista Brasileira de Fruticultura, v. 32, n. 2, p. 360–368, 2010.

WERNECK, F. P.; NOGUEIRA, C.; COLLI, G. R.; SITES, J. W.; COSTA, G. C.. **Climatic stability in the Brazilian Cerrado: Implications for biogeographical connections of South American savannas, species richness and conservation in a biodiversity hotspot.** Journal of Biogeography. v. 39, n. 9, P. 1695-1706, 2012.

WULLSCHLEGER, S. D.; NORBY, R. J.; HENDRIX, D.L. **Carbon exchangerates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment.** Tree Physiology. v.10, p. 21-31, 1992.

YRUELA, I. **Copper in plants.** Brazilian Journal of Plant Physiology, v. 17, n. 1, p. 145–156, 2005.

YRUELA, I. **Copper in plants: Acquisition, transport and interactions.** Functional Plant

Biology, v. 36, n. 5, p. 409–430, 2009.

ZANGERL, A. R. et al. **Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes.** Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 99, n. 2, p. 1088–1091, 2002.

ZHOU, S. et al. **Alteration of plant primary metabolism in response to insect herbivory.** Plant Physiology, v. 169, n. 11, p. 1488–1498, 2015.

ZVEREVA, E. L.; KOZLOV, M. V. **Effects of herbivory on leaf life span in woody plants: A meta-analysis.** Journal of Ecology, v. 102, n. 4, p. 873–881, 2014.

CAPÍTULO 2
EFEITO DA ELEVADA [CO₂] E HERBIVORIA SIMULADA SOBRE O
CRESCIMENTO E ARQUITETURA DE COPA DE
Hymenaea stigonocarpa Mart. Ex Hayne

1. INTRODUÇÃO

O Cerrado é considerado a savana mais extensa e ameaçada da América do Sul e apesar de sua riqueza vegetal tem sido submetido à extensa perda de habitat (MYERS et al., 2000). A ameaça a esse ecossistema inclui além da expansão das fronteiras agrícolas, as modificações geradas pelas mudanças climáticas, como o aumento da [CO₂] na atmosfera, a intensificação da seca, as altas temperaturas e a invasão de espécies exóticas (MCNULTTY & BOGGS, 2010). Para entender a vulnerabilidade da vegetação do Cerrado frente às mudanças climáticas, deve-se considerar o efeito da elevada [CO₂] sobre o crescimento das plantas e suas interações com fatores bióticos e abióticos.

A maior disponibilidade de CO₂ na atmosfera potencializa a realização da fotossíntese nas espécies C₃ devido à melhor eficiência da carboxilação da Rubisco, bem como reduz a condutância estomática e aumenta a eficiência do uso da água pelas plantas (AINSWORTH & ROGERS, 2007; WANG et al., 2012; BUNCE, 2014). Essas alterações proporcionam crescimento e ganho de massa aos vegetais (AINSWORTH & ROGERS, 2007, WANG et al., 2012; BUNCE, 2014; SOUZA et al., 2016). No entanto, em algumas espécies esse crescimento pode não ser expressivo devido à aclimação fotossintética (*downregulation* da fotossíntese, FERNÁNDEZ et al., 1998; LONG et al., 2004).

PEARSALL (1927) enfatizou a existência de uma notável capacidade das plantas de coordenar o crescimento de seus órgãos abaixo e acima do solo, mantendo um equilíbrio funcional da biomassa. Desta forma, as plantas respondem à diminuição de recursos acima do solo com o aumento na alocação de biomassa para as folhas, enquanto uma diminuição de recursos abaixo do solo direciona uma maior alocação de biomassa para as raízes (POORTER & NAGEL, 2000). Assim, tanto a deficiência de nutrientes quanto a baixa disponibilidade de água nos solos do Cerrado resultam em maior produção de biomassa para formação de estruturas que estão envolvidas na absorção desse recurso limitante (WARD & STRAIN, 1999). As raízes finas estão relacionadas principalmente à absorção de nutrientes do solo,

adicionalmente é encontrado aumento no tamanho total do sistema radicular (BERNTSON & BAZZAZ, 1997; NORBY & ZAK, 2011), bem como alterações nos padrões de ramificação das raízes (BERNTSON, 1994; BEIDLER et al., 2015). No entanto, plantas crescendo sob elevada [CO₂] podem apresentar diferentes respostas, pois a redução da condutância estomática e o aumento na eficiência de uso da água, comum em plantas crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂ (AINSWORTH & ROGERS, 2007; WANG et al., 2012; BUNCE, 2014), diminui a necessidade de alocar mais biomassa para as raízes. O aumento da [CO₂] traz benefícios às espécies lenhosas do Cerrado provocando alterações em traços morfológicos como altura, diâmetro do caule e número de folhas (SOUZA et al. 2016). O investimento em biomassa acima do solo é um importante fator que potencialmente diminui a disponibilidade de luz para estratos mais baixos da vegetação e influencia na competição entre espécies lenhosas e herbáceas no Cerrado (SOUZA, et al., 2016; MELO et al., 2018).

A herbivoria em comunidades do Cerrado pode ser alta, reduzindo o crescimento, a reprodução das plantas e principalmente alterando processos competitivos que influenciam na estrutura e diversidade deste ecossistema (STILING & CORNELISSEN, 2007). A lesão provocada pela herbivoria no tecido foliar provoca mudanças na assimilação de CO₂ (ALDEA et al., 2005; MACEDO et al., 2005; ZANGERL et al., 2002), aumenta a perda de água no tecido danificado (ALDEA et al., 2005) e causa alterações na concentração de nutrientes foliares (CORNELISSEN, 2011; DELUCIA, 2012). Sob elevada [CO₂] o conteúdo de carboidratos foliares aumenta e em combinação com a temperatura elevada, o teor de nitrogênio diminui (DELUCIA, 2012; STILING & CORNELISSEN, 2007; ROBINSON et al., 2012). Essas mudanças reduzem o valor nutricional das folhas, assim, para atender às suas necessidades nutricionais os herbívoros aumentam o consumo de tecido vegetal (DELUCIA, 2012; CORNELISSEN, 2011). Desta forma, a perda de nutrientes e área foliar fotossintética devido à herbivoria, pode levar a redução no crescimento da planta (COLEY & BARONE, 1996). Por outro lado, a herbivoria pode aumentar o crescimento e o ajustamento dos vegetais (GATEHOUSE, 2002; YOUNG et al., 2003).

As plantas apresentam diferentes estratégias para se defender ou recuperar da perda de área foliar após eventos de herbivoria, sendo que, algumas são capazes de acumular altos níveis de compostos que funcionam como defesas bioquímicas pela sua toxicidade (ZAVALA et al, 2013), outras minimizam os danos causados por herbívoros investindo em crescimento (STRAUSS & AGRAWAL, 1999; ZHANG et al., 2018). Como forma de proteção indireta as plantas são capazes de atrair inimigos naturais de seus herbívoros pela liberação de produtos

químicos voláteis ou apresentar nectários extraflorais (NEFs, ARIMURA et al., 2005; PULICE & PACKER, 2008).

Os NEFs são estruturas secretoras de néctar que ocorrem na superfície de órgãos não reprodutivos, atuando como mediadores de interações mutualísticas (ARIMURA et al., 2005). Neste mutualismo defensivo as plantas produzem recompensas alimentares que são expelidas pelos NEFs para atrair as formigas, consequentemente, essas protegem suas folhas contra danos causados por outros herbívoros (HEIL et al., 2001). A distribuição espacial dos NEFs pelo limbo foliar exerce papel importante na defesa das folhas. Maior concentração de NEFs na região basal da folha restringe o patrulhamento das formigas a esse local garantindo a integridade do tecido em expansão (DELGADO et al., 2011). Em resposta a herbivoria, as plantas são capazes de alterar o volume, a composição do néctar (STEPHENSON, 1982) e a densidade de NEFs (MONDOR & ADDICOTT, 2003; MONDOR et al., 2006). Contudo, o benefício da proteção ocorre à custa de um processo dispendioso para as plantas e, portanto, dependente de recursos bióticos (STAMP, 2003; MONDOR et al., 2006).

As mudanças climáticas têm provocado alterações tanto no desenvolvimento dos insetos quanto das plantas, modificando a relação inseto-planta. *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne é uma espécie com índice de herbivoria reduzido, porém, devido à alteração química da atmosfera, os eventos de herbivoria poderão se tornar mais intensos, expondo essa espécie a uma maior perda de tecido foliar (LANGENHEIM, 1983). Portanto, torna-se importante conhecer como *H. stigonocarpa* responderá ao aumento de perda de tecido foliar frente à elevação na [CO₂] atmosférico. O objetivo deste estudo foi avaliar a influência da elevada [CO₂] combinada a ação da herbivoria simulada na morfometria, arquitetura de copa e produção de NEFs em uma espécie lenhosa do Cerrado, *H. stigonocarpa*. As informações acerca das respostas desenvolvidas pelas plantas de Cerrado diante de eventos de herbivoria em elevada [CO₂] são inexistentes. É esperado neste estudo, que a maior [CO₂] na atmosfera melhore o desempenho de *H. stigonocarpa*, proporcionando maior capacidade de produzir e alocar biomassa na parte aérea. A remoção de tecido foliar na parte superior, folhas jovens, poderá atrasar o desenvolvimento de *H. stigonocarpa*, no entanto esse efeito poderá ser atenuado nas plantas crescendo sob elevada [CO₂]. Em contra partida, a remoção de tecido foliar na parte inferior do caule, folhas maduras, poderá ser compensada pelo maior investimento em estruturas aéreas, com maior produção de ramos e folhas. Espera-se maior velocidade de expansão foliar nas plantas sob elevada [CO₂], resultando em produção mais rápida de folhas maduras, diminuindo dessa forma a necessidade com gasto de recursos na produção de NEFs. Assim, a

rápida expansão das folhas provavelmente irá diminuir os gastos com a produção de NEFs, produzidos para assegurar a integridade das folhas durante expansão.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) nas regiões basal e distal das plantas

A DFFFA da região basal e região distal das plantas *H. stigonocarpa* foi obtida ao longo do dia, com medições de duas em duas horas (06h00min, 08h00min, 10h00min, 12h00min, 14h00min, 16h00min e 18h00min). Essas medidas foram realizadas em dezembro de 2016, com o auxílio de um foto radiômetro (modelo HD 2102.2, Delta OHM, Brasil), que determina a radiação fotossinteticamente ativa. O aparelho foi posicionado na base e no ápice de cada indivíduo durante o tempo necessário para estabilização do valor da DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

2.2. Área foliar (AF)

Antes de iniciar a remoção de tecido foliar, todas as plantas tiveram a área de cada folha medida (setembro de 2016) para posterior cálculo da quantidade a ser removida durante o experimento de herbivoria simulada (ver capítulo 1, item 2.3). A AF inicial foi determinada com o auxílio de um medidor portátil de área foliar (LI-3000C, Li-Cor Inc., EUA) de forma não destrutiva. Posteriormente, para avaliar o incremento de AF, semanalmente as folhas que surgiam tiveram suas áreas medidas. Considerando-se que a folha da espécie estudada é composta, para cada folha mediu-se o comprimento ($C_{\text{folíolo}}$) e a largura ($L_{\text{folíolo}}$) de um folíolo. Esse produto $C_{\text{folíolo}} \times L_{\text{folíolo}}$ foi multiplicado por dois para obtenção da estimativa da área da folha. A área foliar de cada planta foi obtida pela soma da área de todas as folhas que surgiram no indivíduo após o tratamento de herbivoria simulada.

2.3. Morfometria vegetativa

Após a herbivoria simulada, foram avaliados nos indivíduos de *H. stigonocarpa* nos distintos grupos (ver capítulo 1, item 2.3) o número de folhas, o comprimento dos ramos (cm) e o surgimento de gemas. O desenvolvimento de *H. stigonocarpa* foi acompanhado semanalmente de setembro de 2016 a maio de 2017. Para determinar o desenvolvimento foliar nas plantas de *H. stigonocarpa* foram marcadas gemas antes de suas aberturas para a determinação do tempo de expansão foliar (TEF, dias), velocidade de expansão foliar (VEF,

cm² dias⁻¹) e tempo de vida foliar (TVF, dias). O tempo de expansão foliar foi determinado (n=10 folhas por grupo) através do registro semanal do comprimento e largura de todas as folhas que surgiram após o fim da herbivoria simulada. Quando as folhas apresentavam crescimento estabilizado foi determinado o período final do tempo de expansão foliar. A velocidade de expansão foliar foi determinada dividindo a área foliar estabilizada pelo período final do tempo de expansão foliar (VEF=AF/TEF, n=10 folhas por grupo). Para a determinação do tempo de vida foliar (TVF) as folhas foram marcadas e acompanhadas semanalmente até sua senescência (n=10 folhas por grupo). As novas folhas originadas sobre os ramos foram acompanhadas, sendo considerado o tempo final de vida da folha quando estas apresentaram 90% de amarelamento ou abscisão foliar.

Para determinação da região de ocorrência dos NEFs e densidade (NEFs/cm²) foram coletadas três folhas em cada indivíduo estudado (n=5 indivíduos por grupo, ver capítulo 1, item 2.3), das quais determinou-se a área do limbo e o número de nectários das regiões basal, mediana e apical das folhas. Os NEFs foram quantificados visualmente e a área foliar foi determinada com auxílio do programa Image J (SCHNEIDER et al., 2012).

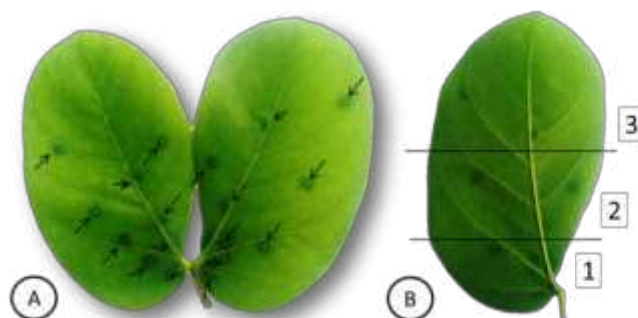


Figura 1. Distribuição de NEFs em *H. stigonocarpa*. (A) as setas indicam os NEFs na face adaxial da folha. (B) organização da contagem de nectários, segundo PAIVA & MACHADO (2006) onde: 1- região basal, 2- região mediana e 3- região apical.

2.4. Arquitetura de copa

A arquitetura de copa das plantas foi analisada em três momentos: quando as plantas apresentavam 200 dias de exposição à elevada [CO₂] (antes da remoção de tecido foliar), dois meses após o início do tratamento que simula a ação de herbívoros (373 de exposição à elevada [CO₂]) e no final do experimento (540 dias de exposição à elevada [CO₂]). Cinco indivíduos de cada grupo foram representados através de esquemas que retratam a organização de seus ramos e folhas (SOUZA et al., 2011). O ponto origem de cada ramificação e o ponto de

inserção das folhas nos ramos e no caule foram considerados como nós (SOUZA et al., 2011).

2.5. Alocação de biomassa

Para a determinação do comprimento da raiz (cm), altura (cm), massa seca do caule (MSC, g), massa seca da raiz (MSR, g), comprimento da raiz (cm), volume da raiz (cm³), número de folhas, número de ramos e diâmetro do coleto (cm), foram utilizados cinco indivíduos de *H. stigonocarpa* de cada grupo (ver capítulo I, item 2.3). As medidas destrutivas foram realizadas em maio de 2017, quando as plantas apresentavam 600 dias de idade (540 dias de exposição à elevada [CO₂]) e 287 dias após o evento de herbivoria simulada. O comprimento da raiz e a altura do caule foram determinados com o auxílio de uma fita métrica milimetrada. A MSC foi determinada após a remoção de todas as folhas anexadas ao caule. A MSR foi quantificada após a determinação do volume, obtido pelo deslocamento de volume de água em proveta graduada (ROSSIELLO et al., 1995). Caules, folhas e raízes foram secos em estufa (TECNAL TE-394/3, Piracicaba, São Paulo, BR) a 60°C até peso constante (PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013) e suas massas medidas por meio de uma balança analítica (SHIMADZU–Série BL–320H, Tokyo, Japão). Nesses mesmos indivíduos foram determinados a área foliar média (AFM, área foliar total/número de folhas, cm²) e peso seco foliar médio (PSFM, massa seca foliar total/número de folhas, g).

2.6. Análises estatísticas

O experimento foi realizado seguindo um delineamento experimental em blocos inteiramente casualizados em esquema fatorial 2x3 com duas [CO₂] (390 ppm e 1000 ppm) e três níveis de herbivoria simulada (plantas sem remoção de tecido, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule e plantas com remoção de tecido foliar na região superior do caule) para as variáveis, MSC, MSR, PSMF, AFM, TEF, VEF, TVF, volume de raiz, comprimento da raiz, comprimento dos ramos, número de ramos e número de folhas. Para análise da distribuição NEFs utilizou-se esquema fatorial 2x3x3 com duas [CO₂] (390 ppm e 1000 ppm), três níveis de herbivoria simulada (plantas sem remoção de tecido, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule) e três regiões do limbo foliar (basal, mediana e apical). O esquema de parcela subdividida foi utilizado para as variáveis analisadas ao longo do tempo (DFFFA, área foliar, número de folhas, comprimento dos ramos, surgimento de gemas, densidade NEFs e arquitetura). As distintas [CO₂] (390 ppm e 1000 ppm) corresponderam ao tratamento

principal enquanto os níveis de herbivoria (plantas sem remoção de tecido foliar, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule) corresponderam ao tratamento secundário. As análises foram realizadas utilizando o programa estatístico SAEG 9.1. Em ambas as análises, calculamos as médias e o erro padrão para todas as variáveis medidas e utilizamos uma análise de variância (ANOVA) para testar a diferenças entre os tratamentos. O teste aplicado a posteriori foi o de Tukey a 5% de significância.

3. RESULTADOS

3.1. Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) nas regiões basal e distal das plantas

Os maiores valores para a DFFFA na região distal foram registradas às 14:00h independente da $[CO_2]$ ($p < 0,05$, interação local x hora do dia, Figura 2A e B), porém, plantas que estavam submetidas a elevada $[CO_2]$ apresentaram menor DFFFA na região distal quando comparadas às plantas em $[CO_2]$ ambiente ($p < 0,05$, interação local x hora do dia x CO_2). Não houve diferença significativa para a DFFFA nas regiões distal e basal entre os diferentes níveis de herbivoria e $[CO_2]$ ($p > 0,05$). Uma maior DFFFA atingiu as folhas basais nos horários de 14:00h e 16:00h independente da $[CO_2]$ ($p < 0,05$, interação local x hora do dia), porém, a DFFFA na região basal em ambiente enriquecido com CO_2 foi menor ($p < 0,05$, interação horário x CO_2).

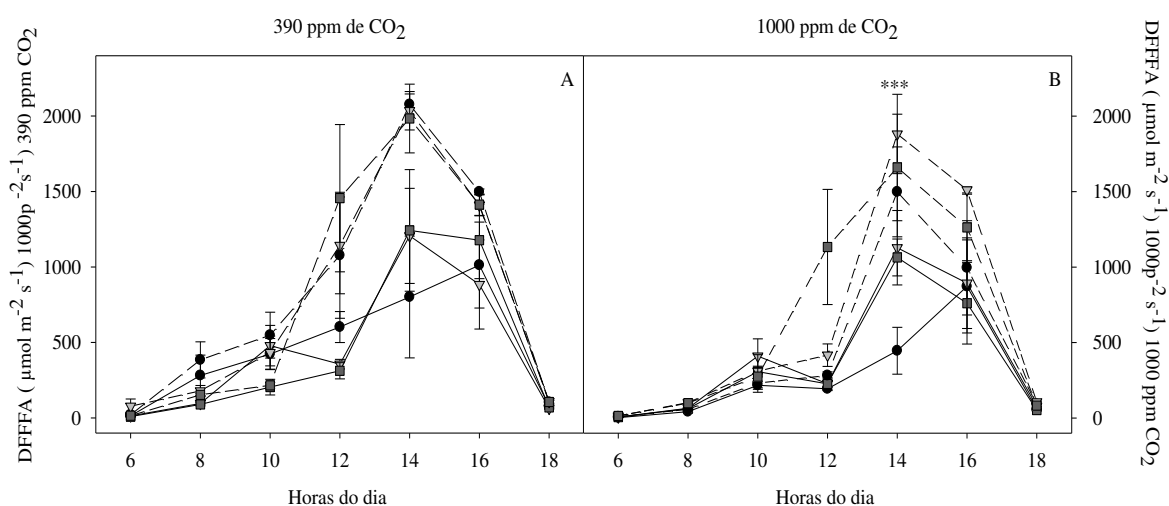


Figura 2. DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) em plantas *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada $[CO_2]$ (1000 ppm) ou $[CO_2]$ ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. A linha contínua representa a DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) na parte basal e a linha pontilhada representa a DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) na parte distal. Plantas sem remoção de tecido

foliar ●, plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule ▼ e plantas com remoção de tecido foliar na parte superior do caule ■. ***Tripla interação.

3.2. Área foliar (AF)

Ao longo do tempo ocorreu incremento de AF tanto nas plantas em [CO₂] ambiente quanto em elevada [CO₂], sendo que os valores de AF estabilizaram a partir do mês de fevereiro de 2017 (p<0,05, interação meses x CO₂, Figura 3A e B). As plantas que cresceram sob elevada [CO₂] tiveram maiores valores de AF quando comparadas às que cresceram em [CO₂] ambiente (p<0,05, efeito simples do CO₂, Figura 4A e B). A remoção de tecido foliar na parte inferior e superior do caule resultou em aumento da produção de AF nas plantas crescendo sob elevada [CO₂], enquanto a perda de partes das folhas superiores nas plantas crescidas em [CO₂] ambiente diminuiu a produção de AF (p<0,05, interação herbivoria x CO₂).

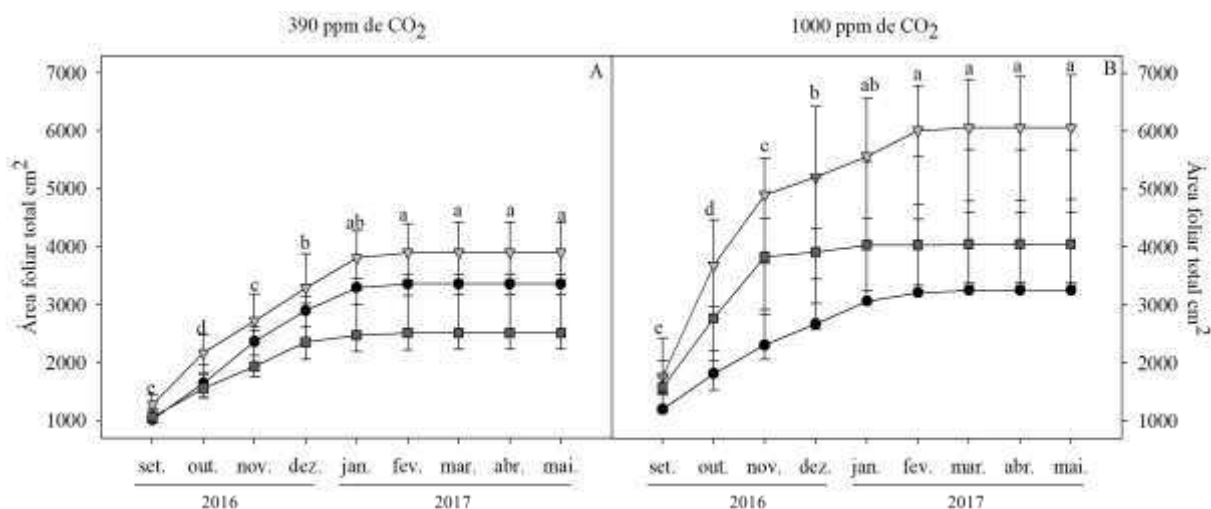


Figura 3. Área foliar total cm² em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Plantas sem remoção de tecido foliar ●, plantas com remoção de tecido na parte inferior do caule ▼ e plantas com remoção de tecido na parte superior do caule ■. Os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam os meses.

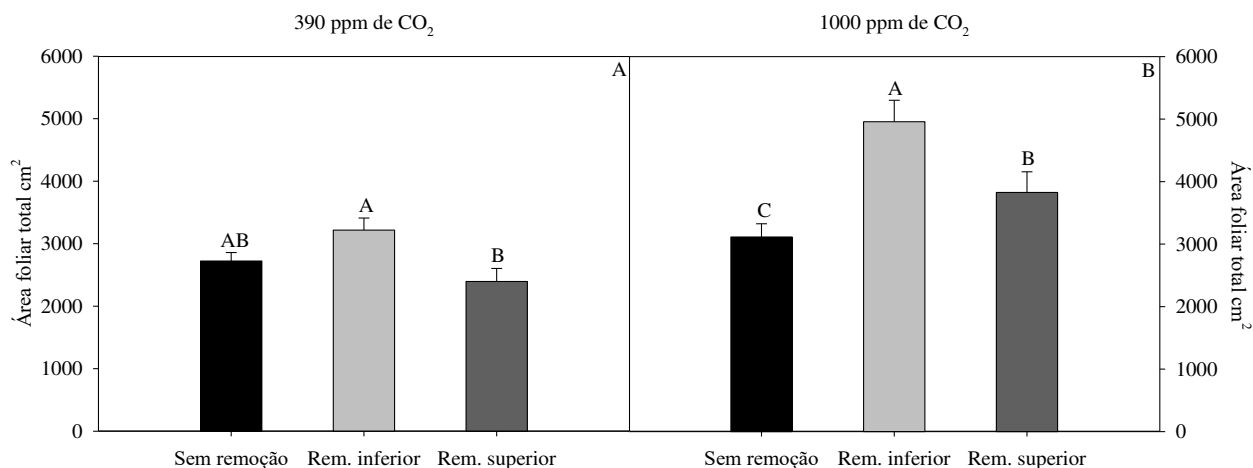


Figura 4. Área foliar total em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Os valores representam a média de cinco plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

3.3. Morfometria vegetativa

Durante o período de janeiro a setembro de 2016 não foi observado surgimento de gemas nas plantas de *H. stigonocarpa*. No entanto, no final de setembro de 2016, *H. stigonocarpa* começou a emitir gemas apresentando um padrão de crescimento acentuado ($p < 0,05$, efeito simples do mês, Figura 5A). As plantas em elevada [CO₂] emitiram maior número de gemas do que as plantas em [CO₂] ambiente ($p < 0,05$, efeito simples do CO₂, Figura 5B). A remoção de tecido foliar, sobretudo na parte inferior do caule, estimulou o surgimento de gemas nas plantas, independente da [CO₂] a que estavam submetidas ($p < 0,05$, efeito da herbivoria, Figura 5C).

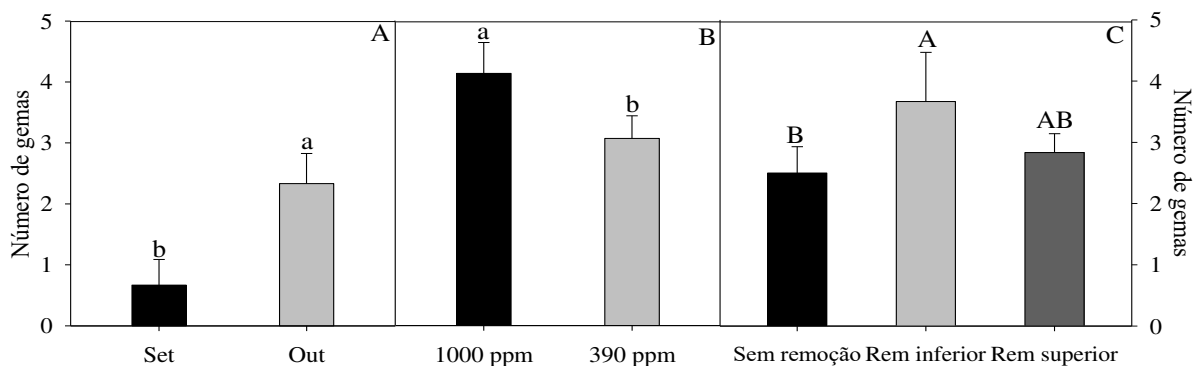


Figura 5. Surgimento de gemas (apical e lateral) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. No gráfico (A) os valores representam a média de trinta plantas, no gráfico (B) os valores representam a média de quinze plantas, no gráfico (C) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas

comparam as distintas [CO₂] e os meses em que foram realizadas as contagens das gemas. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

As plantas crescendo em ambiente enriquecido com CO₂ apresentaram maiores comprimentos de ramos e números de folhas com relação às plantas cultivadas em [CO₂] ambiente ($p < 0,05$, efeito simples do CO₂, Figura 6A e C). A remoção de tecido foliar na parte inferior do caule resultou em maiores comprimentos de ramos e números de folhas nas plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO₂] ($p < 0,05$, efeito simples da herbivoria, Figura 6B e D). Não houve diferença significativa quanto ao número de ramos nas plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO₂] ou remoção de tecido foliar ($p > 0,05$, Figura 6E e F).

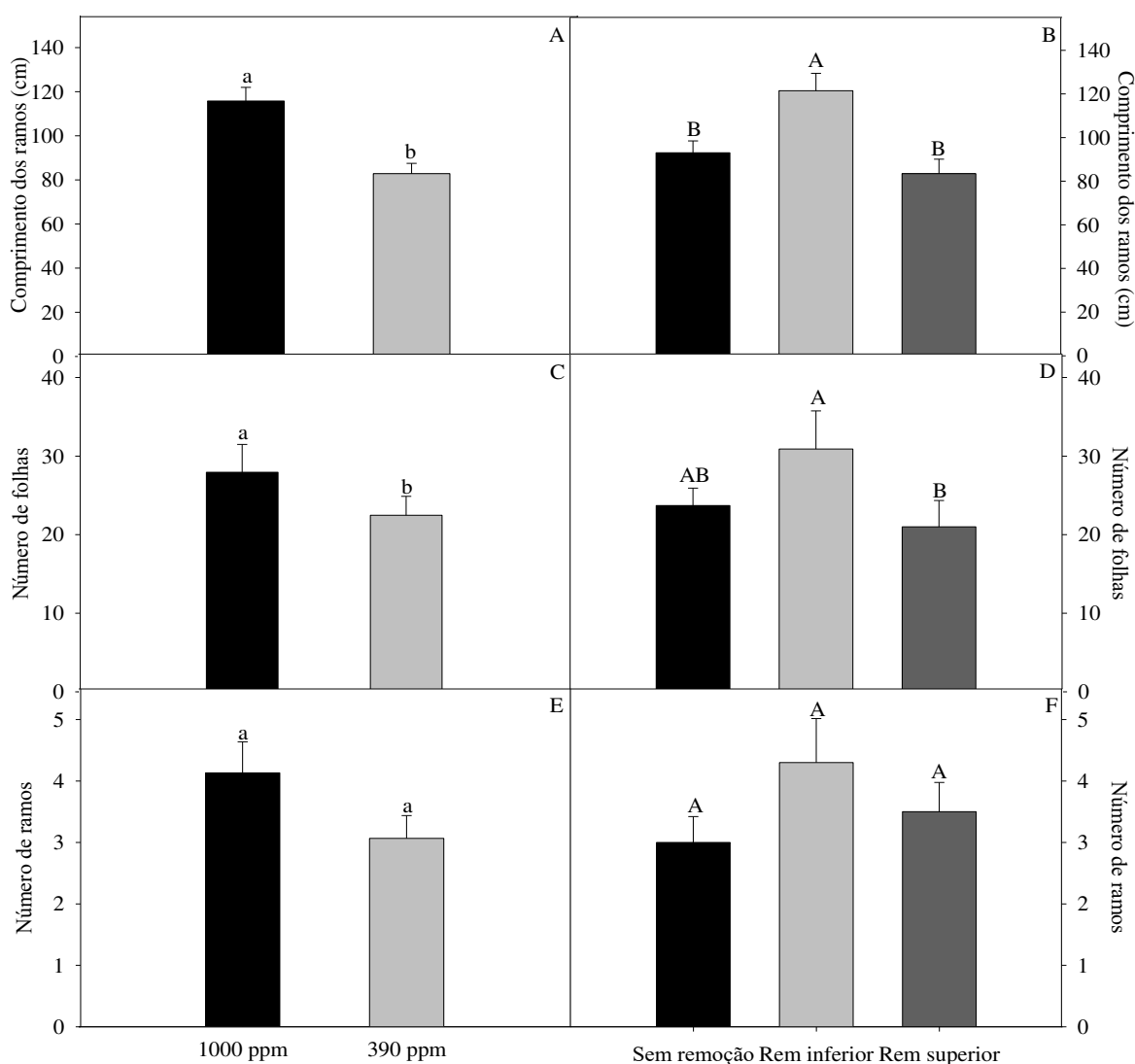


Figura 6. Comprimento dos ramos, número de folhas e número de ramos emitidos pelas plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráficos (A, C e E) os valores representam a média de quinze plantas, nos gráficos (B, D e F) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras maiúsculas comparam

os níveis de herbivoria. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

As plantas de *H. stigonocarpa* mantidas sob elevada [CO₂] tiveram maiores valores de TVF e TEF quando comparadas às plantas crescendo em [CO₂] ambiente (p<0,05, efeito simples CO₂, Tabela 1). A remoção de tecido foliar nas partes inferior e superior do caule não influenciou na TEF nas plantas crescendo sob elevada [CO₂], porém, houve redução na TEF nas plantas com remoção de tecido foliar crescendo sob [CO₂] ambiente (p<0,05). Apesar de não influenciar na TEF a remoção de tecido foliar na parte superior do caule aumentou a VEF nas plantas crescendo sob elevada [CO₂] (p<0,05, interação herbivoria x CO₂).

Tabela 1. Tempo de expansão foliar (TEF dias), velocidade de expansão foliar (VEF, cm² dias⁻¹) e tempo de vida foliar (TVF, dias) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. As letras maiúsculas comparam a diferença entre os níveis de remoção de tecido foliar e as letras minúsculas comparam as distintas [CO₂].

	[CO ₂]ppm	Plantas sem remoção de tecido	Remoção de tecido foliar na parte inferior do caule	Remoção de tecido foliar na parte superior do caule
TEF (dias)	390	24,78±3,50Ab	20,72±2,93Bb	21,98±3,10Bb
	1000	22,54±3,18a	24,08±3,40 ^a	22,54±3,18a
VEF (cm²/dias)	390	5,00±0,27a	5,14±0,30b	4,88±0,21 a
	1000	4,49±0,21Ba	6,02±0,33Aa	5,45±0,41Aba
TVF (dias)	390	263,44±6,85b	274,778±12,69b	276,88±6,56b
	1000	329,5±0,88a	312,11±3,06 a	324±0,01 a

Hymenaea stigonocarpa crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂ apresentou diminuição da densidade de NEFs nas folhas (p<0,05, efeito simples do CO₂, Figura 7A). A remoção de tecido foliar na parte superior ou inferior do caule em plantas de *H. stigonocarpa* não alterou a densidade de NEFs independente da [CO₂] a que as plantas foram submetidas. A análise da distribuição espacial dos NEFs mostrou uma organização assimétrica na face abaxial das folhas. Apesar de estarem distribuídos por todo o limbo foliar, foi encontrada uma maior densidade de NEFs na região basal e uma menor densidade de NEFs na região apical, independente da remoção de tecido foliar e [CO₂] a que estavam submetidas (p<0,05, efeito simples da parte do limbo foliar, Figura 7B).

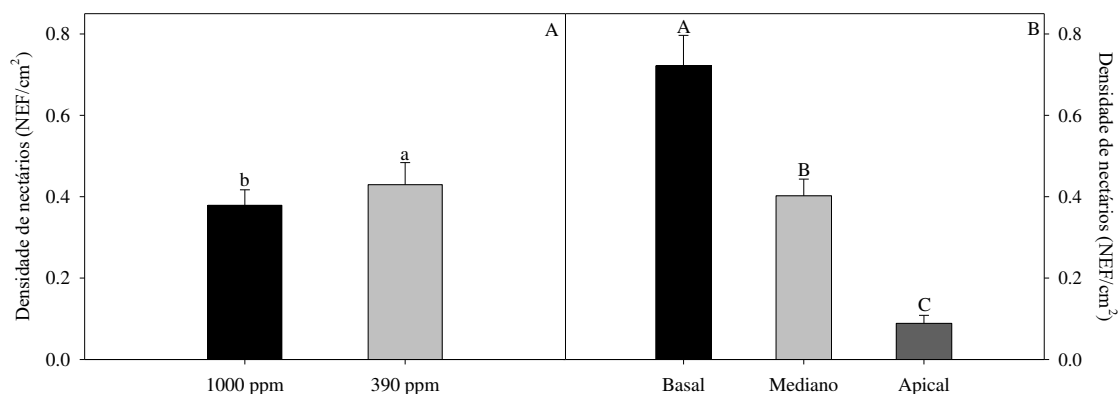


Figura 7. Densidade de nectários extraflorais (NEF/cm²) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráficos (A e B) os valores representam a média de trinta plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as diferenças entre as distintas [CO₂] e as letras maiúsculas comparam as regiões (basal, mediana e apical) nas folhas. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

3.4. Arquitetura de copa

As plantas crescendo sob elevada [CO₂] apresentaram maior número de nós quando comparadas às plantas crescendo sob [CO₂] ambiente ($p < 0,05$, efeito simples do CO₂, Figura 8A). Independente da [CO₂], a produção de nós foi maior nas plantas que sofreram remoção de tecido foliar na parte inferior do caule ($p < 0,05$, efeito simples da herbivoria, Figura 8B). A produção de nós nas plantas de *H. stigonocarpa*, independente da [CO₂], se concentrou entre 200 dias e 253 dias de exposição à elevada [CO₂], apresentando no fim desse período maior quantidade de nós ($p < 0,05$, efeito dos dias, Figura 8C).

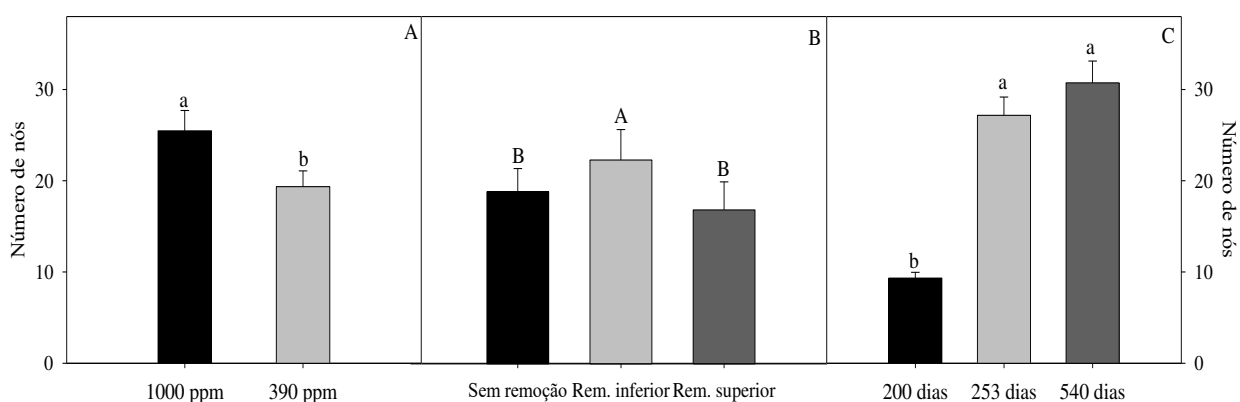


Figura 8. Número de nós em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráfico (A) os valores representam a média de quinze plantas, no gráfico (B) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam ± o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂] e os dias de exposição à elevada [CO₂] e as letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

3.5. Alocação de biomassa

As plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] apresentaram maiores valores de MSC, altura da planta, diâmetro do caule, volume de raiz e comprimento da raiz ($p < 0,05$, efeito simples do CO₂, Figuras 9 e 10). Não houve diferença significativa entre os valores de MSR, PSFM, AFM encontrados para as plantas de *H. stigonocarpa*, independente da [CO₂] ou remoção de tecido foliar ($p > 0,05$, Figura 9C e Tabela 2). Plantas cultivadas sob elevada [CO₂] (Figura 10A) e as plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule apresentaram maior altura do que as plantas crescendo em [CO₂] ambiente ($p < 0,05$, interação herbivoria x CO₂, Figura 10B). Não houve diferença entre os tratamentos de remoção de tecido foliar na parte superior ou inferior do caule para as variáveis: MSC, MSR, diâmetro do caule, volume de raiz, comprimento de raiz ($p > 0,05$, Figura 9B, 9D).

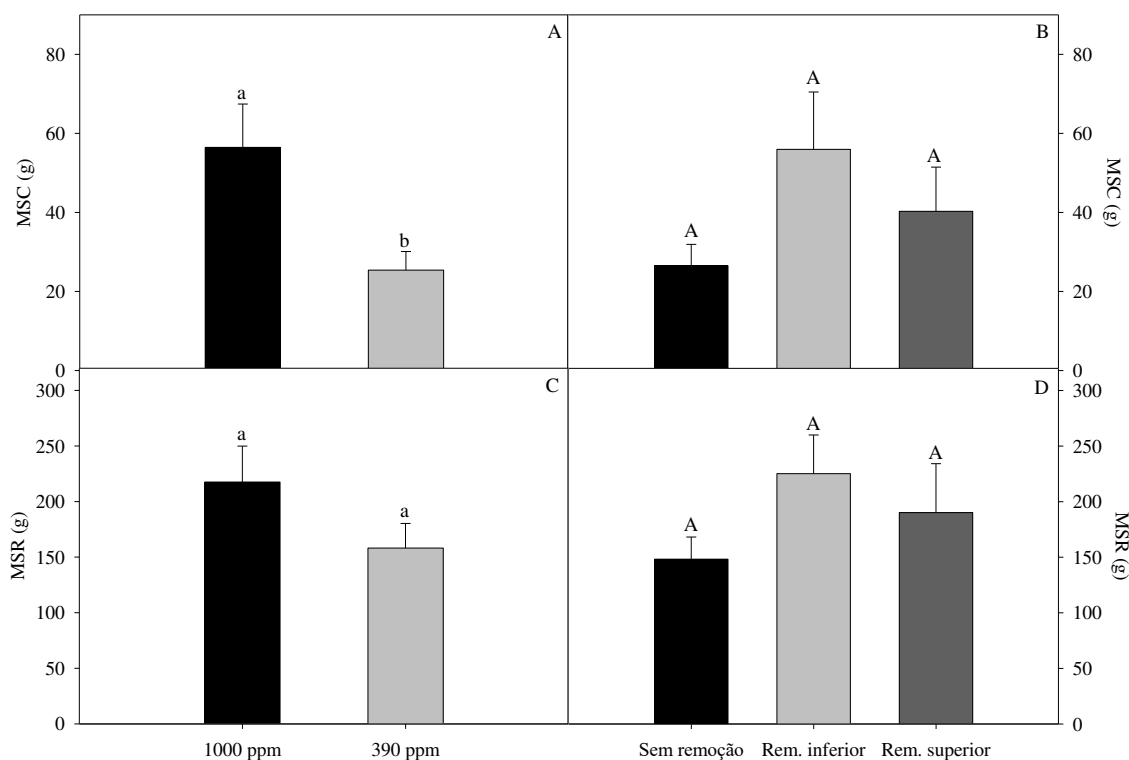


Figura 9. Massa seca de caule (MSC) e massa seca de raiz (MSR) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráficos (A e C) os valores representam a média de quinze plantas, nos gráficos (B e D) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras minúsculas comparam as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

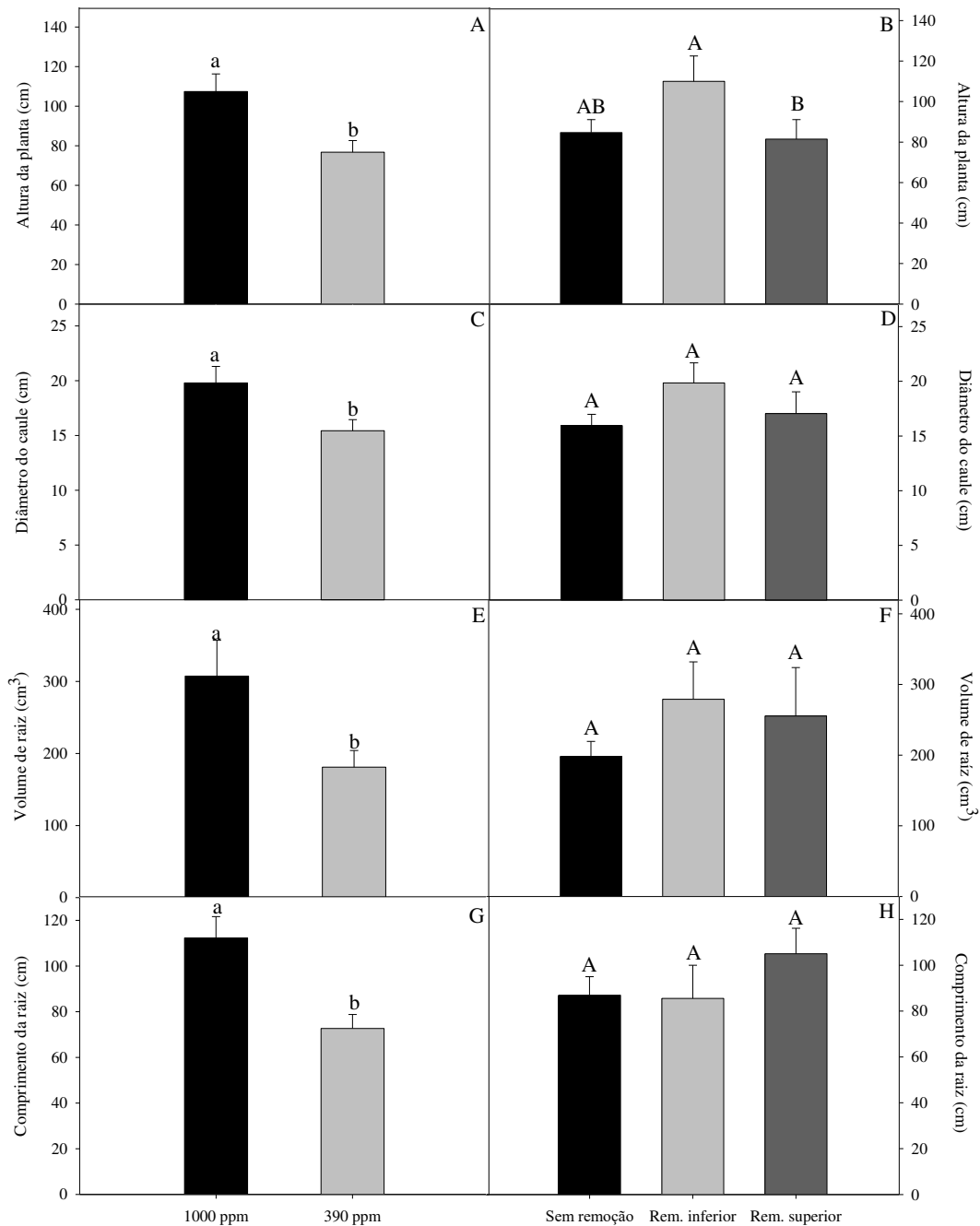


Figura 10. Altura da planta, diâmetro do caule, volume de raiz e comprimento da raiz em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada. Nos gráficos (A, C, E e G) os valores representam a média de quinze plantas, nos gráficos (B, D, F e G) os valores representam a média de dez plantas e as barras indicam \pm o erro padrão. As letras maiúsculas comparam os níveis de herbivoria e as letras minúsculas as distintas [CO₂]. Os dados foram agrupados conforme a significância da ANOVA.

Tabela 2. Peso seco foliar médio (PSFM) e área foliar média (AFM) em plantas de *H. stigonocarpa* cultivadas sob elevada [CO₂] (1000 ppm) ou [CO₂] ambiente (390 ppm) submetidas a herbivoria simulada.

	[CO ₂]ppm	Plantas sem remoção de tecido	Remoção de tecido foliar na parte inferior do caule	Remoção de tecido foliar na parte superior do caule
PSFM (g)	390	1,06±0,12	1,07±0,21	1,22±0,16
	1000	1,11±0,144	1,45±0,12	1,62±0,25
AFM (cm ²)	390	110,07±12,47	100,63±1,87	96,84±10,33
	1000	100,75±8,72	126,62±13,85	110,36±19,06

4. DISCUSSÃO

O aumento da produção foliar em *H. stigonocarpa*, comum em plantas crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂ (AINSWORTH & LONG, 2005), contribuiu para adensamento da copa reduzindo a DFFFA nas regiões basal e distal das plantas. Plantas que possuem maior AF aumentam a capacidade de interceptação de luz pelas folhas, porém, condiciona às folhas basais ao auto sombreamento (SOUZA et al., 2009; SANTOS et al., 2012). Para minimizar esta condição, *H. stigonocarpa*, apresenta um mecanismo que permite um melhor funcionamento fisiológico das folhas basais (SANTOS et al., 2012). *Hymenaea stigonocarpa*, apresenta folhas basais com maior comprimento de pecíolo, esse ajustamento permite uma melhor exposição das folhas basais à incidência luminosa (SANTOS et al. 2012).

O acréscimo nos valores de AF para as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas sob elevada [CO₂] é possivelmente devido a maior retenção de fotoassimilados nas folhas, reflexo dos maiores índices de clorofilas e ΦPSII registrados nesses indivíduos. De acordo com FERRIS et al. (2001), a maior disponibilidade de C pode estimular a divisão e a expansão das células da folha, levando possivelmente ao aumento da AF. No entanto, não há consenso a cerca dos efeitos da elevada [CO₂] sobre o desenvolvimento da AF nas plantas. Em algumas espécies observa-se que o aumento de AF é pronunciado, enquanto em outras plantas não é evidenciado nenhum efeito ou a redução da AF nas plantas (FERRIS et al., 2001). De acordo com SOUZA et al. (2016) e MELO et al. (2018), o aumento da AF nas plântulas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂], confere vantagem competitiva na interceptação de luz sobre espécies herbáceas de rápido crescimento que ocorrem no Cerrado. A perda de tecido foliar na parte inferior do caule favoreceu o aumento de AF em *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂]. Com a remoção das folhas basais, que contribuem pouco com a produção de fotoassimilados (CHABOT & HICKS, 1982; KITAJIMA et al., 2002), as folhas jovens compensam a perda da

área das folhas senescentes, aumentando a sua fotossíntese e mantendo o balanço de carbono positivo (STRAUSS & AGRAWAL, 1999; DAMASCOS et al., 2005).

Hymenaea stigonocarpa crescendo sob elevada [CO₂] apresentou maior produção de gemas devido a melhor capacidade de armazenamento de recursos desta espécie em ambientes enriquecidos com CO₂. A formação de gemas no final do período seco, quando a fotossíntese é menor em plantas de Cerrado é dispendiosa. Portanto, os recursos necessários à produção de gemas devem ser oriundos de reservas acumuladas na estação de crescimento anterior (DAMASCOS, 2008). A maior capacidade de armazenamento de biomassa associado às plantas crescendo em ambientes enriquecidos com CO₂ (AINSWORTH; LONG, 2005) pode contribuir para a maior produção de gemas, o que aumentará a produção de ramos e folhas, tornando a copa mais complexa.

Apesar da elevada [CO₂] não resultar em maior número de ramos, aumentou o comprimento dos ramos, a produção de nós e de folhas, sobretudo nas plantas com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule. Essa falta de correlação entre número de ramos e folhas, já reportada anteriormente por SOUZA et al. (2016) para *H. stigonocarpa*, difere do previsto por WARD & STRAIN (1999). O investimento predominante em ramificação lateral nos indivíduos de *H. stigonocarpa* pode estar relacionado à ausência de competição por luz nas condições em que cresciam. Fica evidente que o aumento em altura e comprimento dos ramos observados nas plantas de *H. stigonocarpa* exposta à elevada [CO₂] não aumentou a distância entre os nós, mas somente o número de nós. Os nós que ocorrem ao longo dos ramos são responsáveis por sustentar a folhagem e os órgãos reprodutores bem como a distribuição de seiva através dos vasos do xilema e floema (SOUZA et al., 2011). O aumento no número de nós em *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] é proporcional ao maior crescimento dos extensos ramos e AF produzida, tornando a planta capaz de manter o fluxo de massa em movimento (SOUZA et al., 2011).

Estudos têm mostrado que o crescimento do caule responde positivamente à elevação da [CO₂] (PRITCHARD et al., 1999, AINSWORTH & LONG, 2005). A maior disponibilidade de carbono permite as plantas alocar esse recurso para o crescimento primário (PRITCHARD et al., 1999, AINSWORTH & LONG, 2005). Adicionalmente, a expansão e diferenciação das células do meristema podem ocorrer em decorrência de programação genética, porém, a interação entre o genótipo das plantas e fatores ambientais, como aumento da [CO₂], são capazes de exercer estímulo na divisão e expansão celular do caule (MASLE, 2000; LUOMALA et al., 2005), bem como influenciar no número de ramos e na taxa de crescimento

das espécies (TAYLOR, 1997; BUCKERIDGE et al., 2007). Sinais do ambiente como alteração na concentração de [CO₂], podem modular as respostas de crescimento das plantas através de alterações nas concentrações de fitohormônios e dessa forma controlar a partição de fotoassimilados entre os tecidos que funcionam como drenos (HARTIG & BECK, 2006). Possivelmente, as alterações morfológicas apresentadas por *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂], como maior produção de folhas e aumento em altura, poderá resultar em uma diminuição na incidência de luz nos estratos inferiores em área de Cerrado, o que irá prejudicar o desenvolvimento de espécies herbáceas (MELO et al., 2018).

O maior volume de raiz encontrado nas plantas em ambiente enriquecido com CO₂ pode estar diretamente relacionado ao aumento da densidade de raízes finas. Em elevadas [CO₂] as plantas desenvolvem estratégias de exploração mais intensiva do solo, produzindo menores ângulos de ramificação e maior densidade de raízes finas (BEIDLER et al., 2015). Formação de raízes atingindo porções mais profundas do solo em plantas sob elevada [CO₂] tem sido encontradas em diversos experimentos do tipo *FACE* (Free Air Carbon Dioxide Enrichment) em florestas maduras e plantas jovens em CTA (IVERSEN, 2010). O investimento em sistema radicular é uma estratégia que permite maior acesso aos reservatórios de água do solo, bem como a possibilidade de absorção dos nutrientes no perfil do solo. Este ajustamento no sistema radicular traz muitas vantagens às plantas em um futuro de mudanças climáticas com tendência ao aumento do período seco (IVERSEN, 2010).

A maior alocação de biomassa direcionada as estruturas aéreas pode beneficiar o reestabelecimento da espécie após eventos de herbivoria (BOND & MIDGLEY, 2003). No entanto, a recuperação após a perturbação deverá variar de acordo com a intensidade do dano, já que o crescimento da planta está positivamente relacionado à área foliar remanescente. A retirada do tecido foliar na parte inferior nas plantas de *H. stigonocarpa* teve impacto positivo no crescimento da espécie, já que as folhas mais velhas contribuem pouco para o rendimento fotossintético total das plantas (KITAJIMA et al., 2002). Por outro lado, a remoção de tecido foliar na parte superior do caule regulou negativamente o crescimento de *H. stigonocarpa*. Assim, severidade do efeito da herbivoria nas plantas pode ser regulada pela sua capacidade de compensar a perda de biomassa aérea (ZHANG et al., 2018). A resposta compensatória exibida por *H. stigonocarpa* amortece a gravidade dos efeitos da perda de tecido foliar quando removida da parte inferior do caule.

A maior longevidade foliar encontrada em plantas de *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] pode ser parte integrante das estratégias de captação e manutenção de recursos

(MUNNÉ-BOSCH & ALEGRE, 2004). Manter as folhas por períodos mais longos na planta garante mais área fotossintetizante ativa. Um maior TVF foi encontrado para *H. stigonocarpa*, e para outras duas espécies de Cerrado crescendo sob elevada [CO₂] (SOUZA et al., 2016). O TVF em uma planta aumenta proporcionalmente ao custo de produção das folhas, como forma de evitar a perda de recursos utilizados e compensar os gastos da produção e manutenção das mesmas (DONOVAN et al., 2011; GODOY et al., 2009; REICH et al., 1991). Portanto, o balanço entre o custo de produção da folha e o benefício que a folha fornece na forma de fixação de carbono aumenta o tempo disponível para realização da fotossíntese (REICH et al., 1991; DONOVAN et al., 2011).

Diante eventos de herbivoria, as espécies podem diminuir o tempo de expansão foliar, tornando as folhas menos suscetíveis aos herbívoros durante sua fase mais vulnerável (BRENES-ARGUEDAS et al., 2006). Como estratégia de proteção contra a herbivoria *H. stigonocarpa* crescendo sob [CO₂] ambiente diminuiu o TEF após a remoção de tecido foliar, no entanto, sob elevada [CO₂] o TEF não foi alterado. Assim, a elevada [CO₂] tem influência direta sobre o TEF. As folhas com maior AF formadas sob elevada [CO₂] necessitam de um maior tempo para expandirem, porém, a VEF é maior tornando as folhas menos suscetíveis a ação de herbívoros (COLEY et al., 2005).

Os NEFs em *H. stigonocarpa* apesar de estarem distribuídos por todo o limbo foliar, encontram-se em maior densidade na região basal das folhas, independente da [CO₂] a que as plantas foram submetidas. Esse padrão de distribuição difere do encontrado por PAIVA & MACHADO (2006) para a *H. stigonocarpa* crescendo em campo. A divergência pode esta relacionada à idade das plantas ou as condições de crescimento. Em *H. stigonocarpa*, observou-se que ocorre diminuição da densidade de NEFs da região basal para a região apical das folhas (PAIVA & MACHADO, 2006) e que a densidade de NEFs reduz nas folhas de plantas crescendo sob elevada [CO₂]. A maior densidade de NEFs na região basal do limbo foliar é uma estratégia valiosa de proteção baseada no recrutamento de formigas (DELGADO et al., 2011). O ataque de herbívoros na região basal pode diminuir a aptidão de defesa da planta, pois todo o desenvolvimento foliar ficaria prejudicado. Portanto, na porção basal das folhas o custo da herbivoria atinge o valor mais alto para as plantas. Danos nesta região podem levar a abscisão foliar e todo investimento em maquinaria fotossintética seria perdido (DELGADO et al., 2011). A herbivoria simulada na parte superior ou inferior do caule em plantas de *H. stigonocarpa* não alterou a densidade de NEFs independente da [CO₂] a que as plantas foram submetidas. No entanto, a área foliar aumentou com o incremento da [CO₂] reduzindo consequentemente a

densidade de NEFs. Desta forma, a rápida expansão das folhas em ambientes com elevada [CO₂] reduz a necessidade de investimento em defesas indiretas. O investimento em defesa pela produção de NEF é menor nos ambientes onde as folhas se expandem mais rapidamente. No entanto, crescendo sob elevada [CO₂] *H. stigonocarpa* reduz a densidade de NEFs, mas ainda mantém maior densidade na base foliar, atuando assim com uma forma de defesa mais efetiva.

5. CONCLUSÕES

Hymenaea stigonocarpa tem seu desenvolvimento concentrado entre os meses de setembro (quando inicia a produção de gemas) e fevereiro (quando termina a expansão completa das folhas). Seu desenvolvimento é acentuado em ambientes enriquecidos com CO₂, apresentando aumento em altura, AF, MSC, comprimento dos ramos, número de folhas e número de nós. Quando submetida à herbivoria simulada com remoção de tecido foliar na parte inferior do caule é capaz de compensar à perda de área fotossintética rapidamente aumentando a produção de folhas e a VEF, sobretudo em ambientes enriquecidos com CO₂. Plantas de *H. stigonocarpa* crescidas em ambiente enriquecido com CO₂, retêm por mais tempo suas folhas compensando os gastos com sua produção. Apesar de menor densidade de NEFs encontrada em *H. stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] com relação às plantas crescendo em [CO₂] ambiente, o padrão de produção de NEFs na região basal da folha se mantém, proporcionando maior proteção a parte mais vulnerável da folha.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AINSWORTH, E. A.; LONG, S. P. **What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂.** *New Phytologist*, v. 165, n. 2, p. 351–372, 2005.

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

ALDEA, M. et al. **Indirect effects of insect herbivory on leaf gas exchange in soybean.** *Plant, Cell & Environment*, v. 28, n. 3, p. 402–411, 2005.

ARIMURA, G. I.; KOST, C.; BOLAND, W. **Herbivore-induced, indirect plant defences.** *Biochimica et Biophysica Acta - Molecular and Cell Biology of Lipids*, v. 1734, n. 2, p. 91–111, 2005.

BEIDLER, K. V. et al. **Changes in root architecture under elevated concentrations of CO₂ and nitrogen reflect alternate soil exploration strategies.** *New Phytologist*, v. 205, n. 3, p. 1153–1163, 2015.

BERNTSON, G. M. **Modelling root architecture: are there tradeoffs between efficiency and potential of resource acquisition.** *New Phytologist*, v. 127, n. 3, p. 483–493, 1994.

BERNTSON, G. M.; BAZZAZ, F. A. **Nitrogen cycling in microcosms of yellow birch exposed to elevated CO₂: Simultaneous positive and negative below-ground feedbacks.** *Global Change Biology*, v. 3, n. 3, p. 247–258, 1997.

BOND, W. J.; MIDGLEY, G. F.; WOODWARD, F. I. **The importance of low atmospheric CO₂ and fire in promoting the spread of grasslands and savannas.** *Global Change Biology*, v. 9, n. 7, p. 973–982, 2003.

BRENES-ARGUEDAS, T. et al. **Contrasting mechanisms of secondary metabolite accumulation during leaf development in two tropical tree species with different leaf expansion strategies.** *Oecologia*, v. 149, n. 1, p. 91–100, 2006.

BUCKERIDGE, M. S.; MORTARI, L. C.; MACHADO, M. R. **Respostas fisiológicas de plantas às mudanças climáticas: alterações no balanço de carbono nas plantas podem afetar o ecossistema.** *Fenologia-Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos*, v. 12, p. 213–230, 2007.

BUNCE, J. A. **Limitations to soybean photosynthesis at elevated carbon dioxide in free-air enrichment and open top chamber systems.** *Plant Science*, v. 226, p. 131–135, 2014.

CASOTTI, G.; BRADLEY, J. S. **Leaf nitrogen and its effects on the rate of herbivory on selected eucalypts in the jarrah forest.** *Forest Ecology and Management*, v. 41, n. 3–4, p. 167–177, 1991.

CHABOT B. F.; HICKS, D.J. **The ecology of leaf life spans.** *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, v. 13, p. 229, 1982.

COLEY, P. D. et al. **Divergent Defensive Strategies of Young Leaves in Two Species of Inga.** *Kursar* Published by: Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable, v. 86, n. 10, p. 2633–2643, 2005.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. **Herbivory and plant defenses in tropical forests.** *Annual Review of Ecology and Systematics*, v. 27, n. 1996, p. 305–335, 1996.

CORNELISSEN, T. **Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns.** *Neotropical Entomology*, v. 40, n. 2, p. 155–163, 2011.

DAMASCOS, M. A. **Brotação e padrão de produção de folhas em espécies lenhosas do Cerrado.** Larcher W, ed. *Ecofisiologia vegetal*, 2nd edn. São Carlos: Editora Rima Artes e Textos (in press), p. 1–9, 2008.

DAMASCOS, M. A.; RONQUIM, C. C.; PRADO, C. H. B. A. **Gas exchange and plant growth after defoliation on *Leandra lacunosa*, a cerrado woody species with continuous leaf production.** Brazilian Archives of Biology and Technology, v. 48, n. 6, p. 967–974, 2005.

DELGADO, M. N. et al. **Distribution, structural and ecological aspects of the unusual leaf nectaries of *Calolisianthus* species (Gentianaceae).** Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, v. 206, n. 7, p. 676–683, 2011.

DELUCIA, E. H. et al. **Climate Change: Resetting Plant-Insect Interactions.** Plant Physiology, v. 160, n. 4, p. 1677–1685, 2012.

DONOVAN, L. A. et al. **The evolution of the worldwide leaf economics spectrum.** Trends in Ecology and Evolution, v. 26, n. 2, p. 88–95, 2011.

FERNÁNDEZ, M. D. et al. **Effects of a natural source of very high CO₂ concentration on the leaf gas exchange, xylem water potential and stomatal characteristics of plants of *cannifolium* *Spaatiphyllum* and *Bauhinia mul tzneria*.** New Phytologist, v. 138, p. 689–697, 1998.

FERRIS, R.; SAMBATTI, M.; MEGLIETTA, F.; MILLS, S. R.; TAYLOR G. **Leaf area is stimulated in *Populus* by free air CO₂ enrichment (POPFACE), through increased cell expansion and production.** Plant, Cell and Environment, n. 24, p. 305–15, 2001.

GATEHOUSE, J. A. **Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction.** New Phytologist, v. 156, n. 2, p. 145–169, 2002.

GODOY, J. R. et al. **A dinâmica da floresta neotropical e as mudanças climáticas Globais.** Naturalia, v. 32, n.01, p. 53–66, 2009.

HARTIG, K.; BECK, E. **Crosstalk between auxin, cytokinins, and sugars in the plant cell cycle.** Plant Biology, v. 8, n. 3, p. 389–396, 2006.

HEIL, M.; HILPERT, A.; FIALA, B.; LINSENMAIR, K. E. **Nutrient availability and indirect (biotic) defense in a Malaysian ant–plant.** *Oecologia*.126, p.404–408, 2001.

IVERSEN, C. M. **Digging deeper: Fine-root responses to rising atmospheric CO₂ concentration in forested ecosystems.** *New Phytologist*, v. 186, n. 2, p. 346–357, 2010.

KINSMAN, E. A. et al. **Elevated CO₂ stimulates cells to divide in grass meristems: a differential effect in two natural populations of *Dactylis glomerata*.** *Plant cell and Environment*, v. 20, p. 1309–1316, 1997.

KITAJIMA, K. et al. **Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree species.** *American Journal of Botany*, v. 89, n. 12, p. 1925–1932, 2002.

LANGENHEIM, J. H.; HALL, G. D. **Sesquiterpene deterrence of a leaf-tying lepidopteran, *Stenoma ferrocane*, on *Hymenaea stigonocarpa* in Central Brazil.** *Biochemical Systematics and Ecology*, v. 11, n. 1, p. 29–36, 1983.

LONG, S. P. et al. **Rising atmospheric carbon dioxide: Plants FACE the Future.** *Annual Review of Plant Biology*, v. 55, n. 1, p. 591–628, 2004.

LUOMALA, E. M. et al. **Stomatal density, anatomy and nutrient concentrations of Scots pine needles are affected by elevated CO₂ and temperature.** *Plant, Cell and Environment*, v. 28, n. 6, p. 733–749, 2005.

MACEDO, T. B. et al. **Wheat Stem Sawfly, *Cephus cinctus norton*, impact on wheat primary metabolism: An ecophysiological approach.** *Environ. Entomol.*, v. 34, n. 3, p. 719–726, 2005.

MASLE, J. **The effects of elevated CO₂ concentrations on cell division rates, growth patterns, and blade anatomy in young wheat plants are modulated by factors related to leaf position, vernalization, and genotype.** *Plant Physiol*, v. 122, n. 4, p. 1399–1415, 2000.

MCDADE, L. A.; TURNER, M. D. **Structure and development of bracteal nectary glands in *Aphelandra* (Acanthaceae)**. *American Journal of Botany*, v. 84, n. 1, p. 1, 1997.

MCNULTY, S.G.; BOGGS, J.L. **A conceptual framework: Redefining forest soil's critical acid loads under a changing climate**. *Environmental Pollution*, v. 158, n. 6, p. 2053-2058, 2010.

MELO, N. M. J. et al. **Rising [CO₂] changes competition relationships between native woody and alien herbaceous Cerrado species**. *Functional Plant Biology*. <https://doi.org/10.1071/FP17333>, 2018.

MONDOR, E. B.; ADDICOTT, J. F. **Conspicuous extrafloral nectaries are inducible in *Vicia faba***. *Ecol. Lett.*, n.6, p.495–497, 2003.

MONDOR, E. B.; TREMBLAY, M. N.; MESSING, R.H. **Extrafloral nectary phenotypic plasticity is damage-and resource-dependent in *Vicia faba***. *Biology Letters*, n. 2, p. 583-585, 2006.

MUNNÉ-BOSCH, S.; ALEGRE, L. **Die and let live: Leaf senescence contributes to plant survival under drought stress**. *Functional Plant Biology*, v. 31, n. 3, p. 203–216, 2004.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; DA FONSECA, G. A. B.; KENT, J. **Biodiversity hotspots for conservation priorities**. *Nature*, n. 403, p. 853-858, 2000.

NORBY, R. J.; ZAK, D. R. **Ecological Lessons from Free-Air CO₂ Enrichment (FACE) Experiments**. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, v. 42, n. 1, p. 181–203, 2011.

PAIVA, É. A. S.; MACHADO, S. R. **Ontogênese, anatomia e ultra-estrutura dos nectários extraflorais de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Fabaceae - Caesalpinioideae)**. *Acta Botanica Brasilica*, v. 20, n. 2, p. 471–482, 2006.

PEARSALL W. H. **Growth studies. VI. On the relative sizes of growing plant organs.** Annals of Botany, v. 41, p. 549–556, 1927.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N. et al. **New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide.** Australian Journal of Botany, v. 61, n. 3, p. 167–234, 2013.

POORTE, A.H; NAGEL, O. **The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: A quantitative review.** IMF Occasional Papers, v. 27, n. 189, p. 595–607, 2000.

PRITCHARD, S. G. et al. **Elevated CO₂ and plant structure: A review.** Global Change Biology, v. 5, n. 7, p. 807–837, 1999.

PULICE, C. E.; PACKER, A. A. **Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*.** Functional Ecology, v. 22, n. 5, p. 801–807, 2008.

R CORE TEAM. **A language and environment for statistical computing.** Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. 2014. URL <http://www.R-project.org/>.

REICH, B. et al. **Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species.** Oecologia, v. 86, p. 16–24, 1991.

ROBINSON, E. A; RYAN, G. D.; NEWMAN, J. A. **Tansley review A meta-analytical review of the effects of elevated CO₂ on plant – arthropod interactions highlights the importance of interacting environmental and biological variables.** New Phytologist, v.194 p. 321–336, 2012.

ROSSIELLO, R. O. P.; ARAÚJO, A. P.; MANZATTO, C. V.; FERNANDES, M. S. **Comparação dos métodos fotoelétricos e da interseção na determinação de área, comprimento e raio médio radicular.** Pesquisa Agropecuária Brasileira, Brasília, v. 30, n. 5, p. 633-638, 1995.

SANTOS, K. M.; PRADO, C. H. B. A.; SOUZA, J. P. **Relationships between crown architecture and available irradiance in two cerrado species with different leaf phenologies.** Brazilian Journal of Botany, v. 35, n. 4, p. 339–345, 2012.

SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH. **Image to ImageJ: 25 years of image analysis.** Nature Methods, v. 9, n. 7, p. 671–675, 2012.

SOUZA, J. P.; PRADO, C. H. B.A.; DAMASCOS, M. A.; ALBINO, A. L. S. **Influence of shoot inclination on irradiance and morphophysiological leaf traits along shoots in cerradotrees with distinct leaf deciduousness.** Brazilian Journal of Plant Physiology, v.21 , n. 4 p. 281-289, 2009.

SOUZA, J. P. et al. **Network analysis of tree crowns distinguishes functional groups of Cerrado species.** Plant Ecology, v. 212, n. 1, p. 11–19, 2011.

SOUZA, J. P. et al. **Responses of woody Cerrado species to rising atmospheric CO₂ concentration and water stress: gains and losses.** Functional Plant Biology, v. 43, n. 12, p. 1183–1193, 2016.

STAMP, N. **Out of the quagmire of plant defense hypotheses.** Quart.Rev. Biol. n.78, p. 23–55, 2003.

STEPHENSON, A. G. **The role of the extrafloral nectaries of *Catalpa speciosa* in limiting herbivory and increasing fruit production.** Ecology n. 63, p. 663–669, 1982.

STILING, P.; CORNELISSEN, T. **How does elevated carbon dioxide (CO₂) affect plant-herbivore interactions? A field experiment and meta-analysis of CO₂- mediated changes on plant chemistry and herbivore performance.** Global Change Biology, v. 13, n. 9, p. 1823–1842, 2007.

STRAUSS, S. Y.; AGRAWAL, A. A. **The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory.** Trends in Ecology and Evolution, v. 14, n. 5, p. 179–185, 1999.

TAYLOR, C. **Plant Vegetative Development: From Seed and Embryo to Shoot and Root.** The Plant cell, v. 9, n. 7, p. 981–988, 1997.

WANG, L.; RUAN, Y.-L. **Regulation of cell division and expansion by sugar and auxin signaling.** Frontiers in Plant Science, v. 4, n. May, p. 1–10, 2012.

WARD, J. O. Y. K.; STRAIN, B. R. **Elevated CO₂ studies : past , present and future.** Tree Physiology , v. 19, p. 211–220, 1999.

YOUNG, T. P. et al. **Effects of Natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya.** Nordic Society Oikos, v. 101, n. 1, p. 171–179, 2003.

ZANGERL, A. R. et al. **Impact of folivory on photosynthesis is greater than the sum of its holes.** Proceedings of the National Academy of Sciences, v. 99, n. 2, p. 1088–1091, 2002.

ZAVALA, J. A.; NABITY, P. D.; DELUCIA, E. H. **An emerging understanding of mechanisms governing insect herbivory under elevated CO₂.** Annual Review of Entomology, v. 58, n. 1, p. 79–97, 2013.

ZHANG, B. et al. **Modeling the compensatory response of an invasive tree to specialist insect herbivory.** Biological Control, v. 117, n. 02, p.128-136, 2018.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Esse estudo contribui para a compreensão das estratégias desenvolvidas por *H. stigonocarpa* frente às novas condições climáticas do planeta. Foi possível verificar o efeito isolado da elevada [CO₂] e da herbivoria simulada, bem como a interação destes dois fatores, o sobre desenvolvimento de uma espécie endêmica do Cerrado. Em um futuro onde é incerto e variável o efeito da temperatura e da [CO₂] sobre desenvolvimento dos herbívoros, se torna importante prever como os vegetais poderão lidar com o possível aumento da pressão de herbívoros. Aqui sugerimos que *H. stigonocarpa* é capaz de se beneficiar com a maior disponibilidade de CO₂ na atmosfera frente o evento de herbivoria. *Hymenaea stigonocarpa* crescendo sob elevada [CO₂] direciona a alocação de recursos para as estruturas aéreas, sendo capaz de se reestabelecer rapidamente após a perda de tecido foliar. Adicionalmente, melhora sua capacidade de competir com o estrato herbáceo através da produção de maior AF e mantém a concentração foliar de nutrientes minerais sem efeito da diluição. Diante dos parâmetros avaliados é possível afirmar que o efeito da herbivoria simulada em *H. stigonocarpa* são atenuados, quando esta cresce sob elevada [CO₂].