

NAYARA MAGRY JESUS MELO

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS OCORRENTES NO  
CERRADO FRENTE À ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub>**

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  
2015

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

T

M528r  
2015  
Melo, Nayara Magry Jesus, 1987-  
Respostas ecofisiológicas de plantas ocorrentes no cerrado frente à elevada concentração de CO<sub>2</sub> / Nayara Magry Jesus Melo. – Florestal, MG, 2015.  
ix, 76f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: João Paulo de Souza.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Inclui bibliografia.

1. Ecofisiologia vegetal. 2. Cerrado. 3. Mudanças Climáticas. 4. Dióxido de carbono. I. Universidade Federal de Viçosa. Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde. Programa de Pós-graduação em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários. II. Título.

CDD 22. ed. 581.7

NAYARA MAGRY JESUS MELO

**RESPOSTAS ECOFISIOLÓGICAS DE PLANTAS OCORRENTES NO  
CERRADO FRENTE À ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub>**

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: 30 de Julho de 2015.

---

Cláudio Pagotto Ronchi

---

Eduardo Gusmão Pereira  
(Co-orientador)

---

João Paulo de Souza  
(Orientador)

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente a Deus, por ter me concedido a vida e pela família fantástica que Ele me deu.

A mulher da minha vida, minha mãe Ivone, que sempre me apoiou em todos os momentos da minha vida, que não mediu esforços para que eu pudesse realizar todos os meus sonhos, que com seu amor incondicional me proporcionou uma vida amorosa e tranquila.

A Rayete, que esteve presente praticamente em toda a execução do meu experimento e que sempre esteve ao meu lado me ajudando com suas palavras carinhosas e seu companheirismo imensurável.

Aos meus grandes amigos Janai, Anael e Marcelo que mesmo distantes, sempre me apoiaram e acreditaram no meu potencial, que sabem a importância da amizade deles em minha vida.

Aos amigos que fiz durante o mestrado, Luiza, Anna Elisa, Tamara e Adriel, que de alguma forma ajudaram no meu experimento e também pelas várias conversas produtivas que tivemos ao longo desses dois anos de mestrado. Obrigado pela amizade construída.

Ao amigo Mardem, que me ajudou nas medidas fenológicas no início do meu experimento, com muita dedicação e responsabilidade.

A amiga Núbia, que com seus conselhos me proporcionou de alguma forma ser uma pessoa mais tolerante com as adversidades da vida.

Aos colegas de laboratório Alessandro, Bruno, Talles, Samuel, Fernanda e Lucas pela ajuda importantíssima com os caminhões de terra. Nunca irei esquecer.

Ao Prof. Dr. João Paulo de Souza, meu orientador, que sempre me ensinou ser uma pesquisadora dedicada e competente. Obrigado por esses anos de orientação, eles foram muito importantes para mim.

Ao Prof. Dr. Eduardo Gusmão, meu co-orientador pela contribuição na minha formação como pesquisadora.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado.

E a todos aqueles que de alguma forma ajudaram para a realização deste trabalho. Muito obrigado!

## SUMÁRIO

RESUMO .....	vi
ABSTRACT .....	viii
INTRODUÇÃO GERAL .....	1
REFERÊNCIAS .....	3

## CAPÍTULO 1

### DESENVOLVIMENTO INICIAL DE UMA ESPÉCIE C<sub>3</sub> ENDÊMICA *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne) EM COMPETIÇÃO COM UMA GRAMÍNEA C<sub>4</sub> INVASORA (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) DO CERRADO FRENTE À ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub>

1. INTRODUÇÃO .....	7
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	10
2.1 Área de estudo .....	10
2.2 Material Vegetal e Solo .....	11
2.3 Desenho experimental.....	12
2.4 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar .....	13
2.5 Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	14
2.6 Massa seca e área foliar .....	15
2.7 Índices biométricos.....	16
2.8 Fenologia vegetativa .....	16
2.9 Análises estatísticas.....	17
3. RESULTADOS .....	17
3.1 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar .....	17
3.2 Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	22
3.3 Massa seca e área foliar .....	25
3.4 Índices biométricos.....	28
3.5 Fenologia vegetativa .....	29
4. DISCUSSÃO .....	31
5. CONCLUSÕES .....	38

6. REFERÊNCIAS.....	38
---------------------	----

## CAPÍTULO 2

### INFLUÊNCIA DA ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub> NO DESENVOLVIMENTO INICIAL DE UMA ESPÉCIE GENERALISTA (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.)

1. INTRODUÇÃO .....	49
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	51
2.1 Área de estudo .....	51
2.2 Material Vegetal e Solo .....	52
2.3 Desenho experimental.....	53
2.4 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar .....	53
2.5 Eficiência fotossintética do uso do nitrogênio .....	54
2.6 Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	54
2.7 Massa seca e área foliar .....	55
2.8 Índices biométricos.....	55
2.9 Fenologia vegetativa .....	55
2.10 Análises estatísticas .....	56
3. RESULTADOS .....	56
3.1 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar .....	56
3.2 Eficiência fotossintética do uso do nitrogênio .....	59
3.3 Fluorescência da clorofila <i>a</i> .....	59
3.4 Massa seca e área foliar .....	61
3.5 Índices biométricos.....	63
3.6 Fenologia vegetativa .....	63
4. DISCUSSÃO .....	65
5. CONCLUSÕES .....	68
6. REFERÊNCIAS.....	68
7. CONCLUSÕES GERAIS.....	75

## RESUMO

MELO, Nayara Magry Jesus, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2015. **Respostas ecofisiológicas de plantas ocorrentes no cerrado frente à elevada concentração de CO<sub>2</sub>**. Orientador: João Paulo de Souza. Co-orientador: Eduardo Gusmão Pereira.

O Cerrado apresenta-se como o segundo maior domínio fitogeográfico brasileiro sendo superado em área apenas pela Amazônia. As mudanças nos padrões de precipitação, secas e enchentes são eventos claros das alterações climáticas do planeta que poderão influenciar todos os ecossistemas naturais. Com o aumento da concentração de CO<sub>2</sub> ([CO<sub>2</sub>]) atmosférico previsto devido às mudanças climáticas globais (MCG), as espécies C<sub>3</sub> e C<sub>4</sub> poderão apresentar respostas ecofisiológicas que em curto prazo serão positivas, porém, em longo prazo devido às características de cada ambiente essas respostas poderão se alterar. O objetivo deste estudo foi o de determinar as respostas ecofisiológicas de três espécies ocorrentes no Cerrado: uma herbácea invasora com metabolismo fotossintético C<sub>4</sub> (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), uma espécie lenhosa endêmica C<sub>3</sub> (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne) e uma espécie lenhosa generalista C<sub>3</sub> (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.). Os experimentos foram realizados em câmaras de topo aberto localizadas na UFV, Campus Florestal. No primeiro capítulo foram mantidos nove indivíduos de *H. stigonocarpa* distribuídos em três parcelas com *M. minutiflora* nas densidades 0% (sem a presença de *M. minutiflora*), 50% (140 sementes em 0,84m<sup>2</sup>) e 100% (280 sementes em 0,84m<sup>2</sup>) em dois tratamentos com diferentes [CO<sub>2</sub>] (380 ppm e 700 ppm). Foram encontradas nas plantas de *H. stigonocarpa* respostas positivas ao aumento da [CO<sub>2</sub>] independente da ausência ou presença de *M. minutiflora*. Houve aumento das trocas gasosas, eficiência quântica efetiva do fotossistema II, dos índices de conteúdo de clorofila e crescimento. No segundo capítulo foram mantidos 20 indivíduos de *E. contortisiliquum* em vasos plásticos em dois tratamentos com diferentes [CO<sub>2</sub>] (380 ppm e 700 ppm). As plantas de *E. contortisiliquum* responderam de forma positiva ao aumento da [CO<sub>2</sub>] em seu desenvolvimento inicial, com aumento das trocas gasosas, índice de conteúdo de clorofila *b* e total,

crescimento e massa seca da raiz. Conclui-se que as plantas de *H. stigonocarpa* (C<sub>3</sub>) com o aumento da [CO<sub>2</sub>] serão beneficiadas nas relações competitivas com as plantas de *M. minutiflora* (C<sub>4</sub>) e que as plantas de *E. contortisiliquum* deverão apresentar respostas ecofisiológicas positivas devido ao efeito isolado do aumento da [CO<sub>2</sub>].

## ABSTRACT

MELO, Nayara Magry Jesus, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July 2015. **Ecophysiological responses of plants occurring in the cerrado face high concentration of CO<sub>2</sub>**. Adviser: João Paulo de Souza. Co-adviser: Eduardo Gusmão Pereira.

The Cerrado is the second largest Brazilian phytogeographic domain surpassed in area only by the Amazon. Changes in rainfall patterns, droughts and floods are clear events of climate change in the planet which can influence all natural ecosystems. With increase concentration of atmospheric CO<sub>2</sub> due to global climate change (GCC), C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> species may present ecophysiological responses that in short term will be positive, but in the long term due to the characteristics of each environment these responses may change. The objective of this study was to determine the ecophysiological responses of three species occurring in the Cerrado: an herbaceous alien grass with C<sub>4</sub> photosynthetic metabolism (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), an endemic C<sub>3</sub> woody species (*Hymenaea stigonocarpa* Mart Ex Hayne.) and a generalist C<sub>3</sub> woody species (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.). The experiments were conducted in open-top chambers located at UFV, *Campus Florestal*. In the first chapter nine individuals of *H. stigonocarpa* were maintained in each of three plots with different *M. minutiflora* densities: 0% (without *M. minutiflora*), 50% (140 seeds of *M. minutiflora* in 0,84m<sup>2</sup>) and 100% (280 seeds of *M. minutiflora* in 0,84m<sup>2</sup>) in two treatments with different [CO<sub>2</sub>] (380 ppm and 700 ppm). It was found in the *H. stigonocarpa* plants positive responses to increase [CO<sub>2</sub>], independent of the absence or presence of *M. minutiflora*. There was an increase in leaf gas exchange, effective quantum efficiency of photosystem II, chlorophyll content index and growth. In the second chapter it was maintained 20 individuals of *E. contortisiliquum* in plastic pots in two treatments with different [CO<sub>2</sub>] (380 ppm and 700 ppm). *E. contortisiliquum* plants responded positively to the increase in [CO<sub>2</sub>] in its early development, with increased leaf gas exchange, chlorophyll *b* and total chlorophyll index, growth and root dry mass. We concluded that *H. stigonocarpa* (C<sub>3</sub>) plants grown in high [CO<sub>2</sub>] will benefit in competition with *M. minutiflora* (C<sub>4</sub>) and *E.*

*contortisiliquum* plants will present positive ecophysiological responses due to the isolated effects of high [CO<sub>2</sub>].

## INTRODUÇÃO GERAL

O Cerrado apresenta-se como o segundo maior domínio fitogeográfico brasileiro, sendo superado em área apenas pela Amazônia. É composto por vegetação em forma de mosaicos que são ricos em espécies endêmicas. A área originalmente coberta pelo Cerrado é estimada em 2 milhões de km<sup>2</sup> do território nacional (22%) e é considerado a última fronteira agrícola do planeta (BORLAUG, 2002; OLIVEIRA-FILHO e RATTER, 2002). O Cerrado não é um bioma único, mas um complexo de biomas (BATALHA, 2011). O clima dessa região é estacional, onde o período chuvoso, que dura de outubro a março, é seguido pelo período seco, de abril a setembro. A precipitação média anual é de 1.500mm e as temperaturas médias são geralmente amenas ao longo do ano, entre 22°C e 27°C (KLINK e MACHADO, 2005).

O Cerrado é considerado um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (MYERS et al., 2000; DA SILVA e BATES, 2002), porém, sua biodiversidade é geralmente menosprezada. O número de plantas vasculares é superior àquele encontrado na maioria das regiões do mundo: plantas herbáceas, arbustivas, arbóreas e cipós somam mais de 7.000 espécies (MENDONÇA et al., 1998). Ainda de acordo com Mendonça et al. (1998) as famílias Leguminosae, Asteraceae, Orchidaceae, Poaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae e Lythraceae contribuem com mais de 51% da riqueza florística do Cerrado. Poaceae é a família com maior número de espécies no estrato herbáceo, que pode conter até 25% do número total de espécies em áreas de Cerrado na região central do Brasil (FILGUEIRAS et al., 1998). Aproximadamente 23% das espécies de Poaceae ocorrentes no Cerrado são exóticas (RODRIGUES-DA-SILVA e FILGUEIRAS, 2003), evidenciando que a invasão por espécies de gramíneas representa um alto risco à biodiversidade de espécies nativas nessa vegetação.

A invasão de espécies exóticas representa um grave problema para o funcionamento dos ecossistemas (MENGARDO e PIVELLO, 2014) e ameaça a diversidade vegetal nas unidades de conservação. Além de alterar o funcionamento dos ecossistemas, as espécies exóticas se beneficiam no

processo de seu estabelecimento e desenvolvimento, em detrimento às espécies nativas que podem desaparecer do habitat devido à competição por recursos (BARUCH et al., 1985; PIVELLO et al., 1999; BARUCH e JACKSON, 2005). No Brasil, os estudos sobre invasão biológica em áreas protegidas são escassos, provavelmente porque o impacto é relativamente lento, no longo prazo, e pouco evidente nas fases de estabelecimento e dispersão (PIVELLO et al., 1999; PIVELLO, 2011; MENGARDO e PIVELLO, 2014).

As mudanças climáticas globais atualmente são umas das maiores preocupações mundiais (BUCKERIDGE et al., 2007). Alguns estudos acerca das mudanças climáticas levam em consideração apenas avaliações pontuais das plantas em resposta a um único fator: o incremento da concentração de CO<sub>2</sub> ([CO<sub>2</sub>], AIDAR et al., 2002; BUNCE, 2014). Entretanto, a simplificação dos efeitos de apenas um único fator ambiental, medido em limitados períodos, pode levar a conclusões equivocadas sobre os efeitos globais das mudanças climáticas nos ecossistemas naturais (PAOLETTI et al., 2010). As mudanças na [CO<sub>2</sub>] atmosférico vêm acompanhadas de interações ecológicas com outros fatores ambientais igualmente importantes, como intensificação da seca, altas temperaturas, poluentes, patógenos, enchentes e invasão de espécies exóticas. Essas interações são ainda pobremente entendidas e relatadas no meio científico (MCNULTTY e BOGGS, 2010). Estudos que enfocam os efeitos de mudanças climáticas sobre a ecologia de espécies de Cerrado são escassos (HOFFMANN et al., 2000). No Cerrado existe um panorama que se acentua com o incremento da [CO<sub>2</sub>], aumento da temperatura e estresse hídrico, devido à cerca de metade da área original do Cerrado ter sido transformada por ações antrópicas (MYERS et al., 2000; KLINK e MACHADO, 2005; FRANCO et al., 2014).

Assim, visamos com este estudo identificar a influência da elevada [CO<sub>2</sub>] nas trocas gasosas, índices de conteúdo de clorofila, fluorescência da clorofila *a*, crescimento e padrão de alocação de biomassa entre as raízes, caules e folhas em três espécies ocorrentes no Cerrado: uma herbácea invasora com metabolismo fotossintético C<sub>4</sub> (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), uma espécie lenhosa endêmica C<sub>3</sub> (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne) e uma espécie lenhosa generalista C<sub>3</sub> (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.). O

primeiro capítulo investiga a possível influência da espécie herbácea invasora C<sub>4</sub> (*M. minutiflora*) no desenvolvimento inicial da espécie lenhosa endêmica C<sub>3</sub> (*H. stigonocarpa*) ambas crescendo em elevada [CO<sub>2</sub>]. O segundo capítulo apresenta as respostas ecofisiológicas no desenvolvimento inicial de uma espécie lenhosa generalista (*E. contortisiliquum*) crescendo em elevada [CO<sub>2</sub>].

## REFERÊNCIAS

AIDAR, M.P.M.; MARTINEZ, C.A.; COSTA, P.M.F; DIETRICH, S.M.C.; BUCKERDGE, M.S. **Effect of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the establishment of seedlings of jatobá, *Hymenaea courbaril* L.(Leguminosae, Caesalpinioideae).** Biota Neotropica, v. 2, n. 1, p. 1-10, 2002.

BARUCH, Z.; LUDLOW, M. M.; DAVIS, R. **Photosynthetic responses of native and introduced C<sub>4</sub> grasses from Venezuelan savannas.** Oecologia, v. 67, n. 3, p. 388-393, 1985.

BARUCH, Z.; JACKSON, R. B. **Responses of tropical native and invader C<sub>4</sub> grasses to water stress, clipping and increased atmospheric CO<sub>2</sub> concentration.** Oecologia, v. 145, n. 4, p. 522-532, 2005.

BATALHA, M. A. **O cerrado não é um bioma.** Biota Neotropica, v. 11, n. 1, p. 1-4, 2011.

BORLAUG, N. E. **Feeding a world of 10 billion people: the miracle ahead.** In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, v. 38, n. 2, p. 221-228, 2002.

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.

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?**. IN: REGO, G.M.; NEGRELLE, R.R.B.; MORELLATO, L.P.C. Fenologia – Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos (Editores Técnicos). Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2007 (prelo).

DA SILVA, J.M.C.; BATES, J.M. **Biogeographic Patterns and Conservation in the South American Cerrado: A Tropical Savanna Hotspot**. BioScience, v. 52, n. 3, p. 225-234, 2002.

FILGUEIRAS T.S.; FAGG, J.M.F.; SILVA JR, M.C.; NOGUEIRA, P.E. **Floristic and structural comparison of cerrado (sensu stricto) vegetation in Central Brasil**. In: Forest Biodiversity in North, Central and South America, and the Caribbean. Research and Monitoring. New York, UNESO/MAB-The Parthenon Press. 1998.

FRANCO, A.C.; ROSSATTO, D.R.; SILVA, L.C.R; FERREIRA, C.S. **Cerrado vegetation and global change: the role of functional types, resource availability and disturbance in regulating plant community responses to rising CO<sub>2</sub> levels and climate warming**. Theoretical and Experimental Plant Physiology, v. 26, n. 1, p. 19-38, 2014.

HOFFMANN, W.A.; BASSAZ, F.A.; CHATTERTON, N.J.; HARRISON, P.A.; JACKSON, R.B. **Elevated CO<sub>2</sub> enhances resprouting of a tropical savanna tree**. Oecologia, v. 123, n. 3, p. 312-317, 2000.

KLINK, C.A.; MACHADO, R.B. **A conservação do Cerrado brasileiro**. Megadiversidade, v. 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

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.

MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JÚNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P.E. **Flora vascular do cerrado**. In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (eds.). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: Embrapa-CPAC, p. 287-556, 1998.

MENGARDO, A.L.T.; PIVELLO, V.R. **The effects of an exotic palm on a native palm during the first demographic stages: contributions to ecological management**. Acta Botanica Brasilica, v. 28, n. 4, p. 552-558, 2014.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R.A.; MITTERMEIER, C.G.; FONSECA, G.A.B.; KENT, J. **Biodiversity hotspots for conservation priorities**. Nature, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; RATTER, JA. **Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome**. The Cerrados of Brazil. Ecology and natural history of a neotropical savanna, p. 91-120, 2002.

PAOLETTI, E.; SCHAUB, M.; MATYSSEK, R.; WIESER, G.; AUGUSTAITIS, A.; BASTRUP-BIRK, A.M.; BYTNEROWICZ, A.; GÜNTHARDT-GOERG, M.S.; MÜLLER-STARCK, G.; SERENGIL, Y. **Advances of air pollution science: from forest decline to multiple-stress effects on forest ecosystem services**. Environmental pollution, v. 158, n. 6, p. 1986-1989, 2010.

PIVELLO, V.R.; CARVALHO, V.M.C.; LOPES, P.F.; PECCININI, A.A.; ROSSO, S. **Abundance and distribution of native and alien grasses in a "Cerrado"(Brazilian Savanna) biological reserve**. Biotropica, v. 31, n. 1, p. 71-82, 1999.

PIVELLO, V.R. **Invasões biológicas no cerrado brasileiro: efeitos da introdução de espécies exóticas sobre a biodiversidade**. ECOLOGIA. INF, v.33, 2011.

RODRIGUES DA SILVA, R.; FILGUEIRAS, T.S. **Gramíneas (Poaceae) da área de relevante interesse ecológico (ARIE) “Santuário de Vida Silvestre do Riacho Fundo” Distrito Federal, Brasil.** Acta Botanica Brasilica, v. 17, n. 3, p. 467-486, 2003.

## CAPITULO 1

### DESENVOLVIMENTO INICIAL DE UMA ESPÉCIE C<sub>3</sub> ENDÊMICA (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne) EM COMPETIÇÃO COM UMA GRAMÍNEA C<sub>4</sub> INVASORA (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) DO CERRADO FRENTE À ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub>

#### 1. INTRODUÇÃO

O Brasil possui uma das maiores biodiversidades mundiais e grande parte dela encontra-se no Cerrado. O Cerrado abrange 2 milhões de km<sup>2</sup> (22% do território nacional), compreendendo uma larga variedade de fisionomias savânicas que dominam o Centro-Oeste brasileiro (MARTINS et al., 2004). O Cerrado é caracterizado por intensa competição por recursos entre as espécies vegetais que ocorrem neste domínio fitogeográfico que é o segundo maior do Brasil, superado em área apenas pela Amazônia (KLINK e MACHADO, 2005). Mesmo apresentando alta riqueza de espécies endêmicas (cerca de 44%) e sendo considerada a savana tropical mais diversa do mundo, a diversidade do Cerrado é muitas vezes desvalorizada (MENDONÇA et al., 1998).

A invasão biológica é o segundo fenômeno causado pelo homem que mais provocou extinção de espécies até a atualidade, superando as alterações climáticas e as mudanças na composição da atmosfera (DE SOUZA et al., 2005). Apenas a ocupação de terras causou maior número de espécies extintas. Em áreas invadidas por espécies exóticas, podem ocorrer alterações nos processos do ecossistema, resultando em mudanças de caráter composicional e funcional (D'ANTONIO e VITOUSEK, 1992; FREITAS E PIVELLO, 2005; PETENON e PIVELLO, 2008; ZENNI e ZILLER, 2011). Uma das ameaças à biodiversidade do Cerrado é o fenômeno da invasão biológica, no qual espécies exóticas com alta capacidade competitiva dominam as áreas naturais e acabam por extinguir ou deslocar as espécies nativas (PIVELLO, 2011). As gramíneas invasoras mais comuns do Cerrado são *Melinis*

*minutiflora* Beauv., *Brachiaria decumbens* Stapf, *Hyparrhenia rufa* (Ness) Stapf, *Andropogon gayanus* Kunth e *Panicum maximum* Jacq., e essas espécies aparentemente entram no Cerrado através das fronteiras se estabelecendo em locais perturbados e depois se espalhando por toda área (PIVELLO, 1999a).

Alguns cenários de mudanças climáticas predizem diminuições na distribuição de espécies arbóreas do Cerrado em mais de 50% devido ao aumento da temperatura, diminuição da precipitação e modificações no uso da terra (SIQUEIRA e PETERSON, 2003). As transformações decorrentes das mudanças climáticas globais no Cerrado podem alterar a competição inter e intraespecífica por recursos escassos e, assim, acarretar modificações na composição e na estrutura das comunidades, pela imigração de novas espécies adaptadas à nova condição (FRANCO, 2005).

A coexistência dos estratos arbóreo e herbáceo, aspecto característico do cerrado *stricto sensu* e outras formações savânicas, demonstra que plântulas de espécies arbóreas, inseridas na densa matriz graminosa, devem possuir eficientes mecanismos de competição por recursos e adaptações morfofisiológicas que lhes permitam desenvolver-se por meses ou anos no estrato dominado por herbáceas (NARDOTO et al., 1998; HOFFMANN et al., 2004). Franco (2002) discute as diferenças na capacidade fotossintética, nas adaptações ecofisiológicas e nos mecanismos de tolerância ao estresse hídrico entre as espécies lenhosas e herbáceas do Cerrado. O estabelecimento de espécies lenhosas C<sub>3</sub> no Cerrado é fortemente limitado pela alta competição com herbáceas C<sub>4</sub> por luz, água e nutrientes (MEDINA e SILVA, 1990; FRANCO, 2002; ROSSATTO et al., 2014). A competição entre espécies herbáceas e lenhosas (em estágio inicial de crescimento) ocorre principalmente por água (FRANCO, 2002), devido ao Cerrado apresentar uma limitação hídrica nas camadas superficiais do solo (FRANCO et al., 1996) durante o período seco de abril a setembro (KLINK e MACHADO, 2005). Entretanto, quando o acesso à água não é limitado durante o período chuvoso, a baixa incidência de luz apresenta-se como um fator negativo para a sobrevivência e desenvolvimento inicial de plantas lenhosas (BARROS et al., 2012) aumentando assim, a competição por luz entre indivíduos lenhosos e herbáceos.

Devido às diferenças encontradas entre espécies  $C_3$  e  $C_4$ , é possível que as alterações provocadas pelas mudanças climáticas globais sejam distintas entre esses dois grupos funcionais vegetais. Segundo Wand et al. (1999), o aumento na assimilação de  $CO_2$  é semelhante entre espécies  $C_3$  e  $C_4$ , porém Ainsworth e Long (2005) encontraram um aumento da assimilação de  $CO_2$  nas espécies  $C_3$  três vezes maiores do que nas  $C_4$ . Em plantas  $C_3$ , é esperado que um dos principais efeitos da elevada  $[CO_2]$  ocorra próximo ao ponto de compensação luminoso da fotossíntese, tornando as plantas mais eficientes em baixa intensidade luminosa. Em espécies  $C_3$  mantidas em elevadas  $[CO_2]$  é esperado um aumento da eficiência no uso da água, diminuição da transpiração e condutância estomática (AINSWORTH e ROGERS, 2007). Em relação à produção de matéria seca espécies  $C_3$  apresentam aumento de 47% quando mantidas em elevadas  $[CO_2]$  (POORTER e PÉREZ-SOBA, 2001). Porém, segundo Ainsworth e Long (2005) espécies  $C_4$  não apresentam mudanças na produção de matéria seca. De acordo com Ainsworth e Long (2005), em geral plantas  $C_3$  mantidas em elevadas  $[CO_2]$  apresentam maior altura, diâmetro do caule e aumento do número de folhas. Como em espécies  $C_3$  a fotossíntese é limitada pela quantidade de Rubisco ativa é esperado um aumento no uso da energia fotoquímica em plantas mantidas em elevadas  $[CO_2]$  (HYMUS et al., 1999; LI et al., 2008).

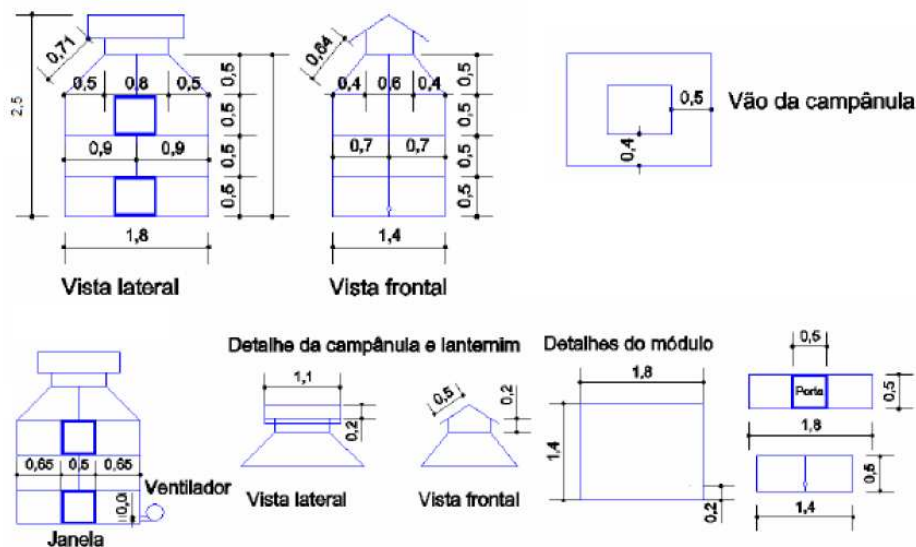
Assim, nesse trabalho foi avaliado a influência da elevada  $[CO_2]$  nas trocas gasosas, índices de conteúdo de clorofila, na fluorescência da clorofila *a*, crescimento e padrão de alocação de biomassa entre as raízes, caules e folhas em uma espécie lenhosa endêmica  $C_3$  (*Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne) e uma herbácea invasora  $C_4$  (*Melinis minutiflora* P. Beauv.) ocorrentes no Cerrado. Nossa hipótese foi de que a elevada  $[CO_2]$  poderá favorecer *H. stigonocarpa* ( $C_3$ ) na competição com a espécie invasora *M. minutiflora* ( $C_4$ ). Devido ao mecanismo  $C_3$  *H. stigonocarpa* deverá apresentar um maior incremento na fotossíntese líquida máxima ( $A_{máx}$ ), maior eficiência no uso da água (EUA), redução da transpiração foliar ( $E$ ) e condutância estomática ( $gs$ ). Em adição poderá apresentar maior eficiência quântica efetiva do fotossistema II ( $\Phi_{FSII}$ ), maior produção de biomassa e crescimento e menor coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ) em relação à espécie

herbácea invasora  $C_4$  (*M. minutiflora*). Esses ajustamentos ecofisiológicos poderão alterar as relações competitivas entre as espécies com distintos metabolismos de carbono, favorecendo a espécie lenhosa endêmica  $C_3$  do Cerrado.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

O experimento foi realizado em câmaras de topo aberto (Figura 1) localizadas no Laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais, setor de fruticultura da Universidade Federal de Viçosa, *Campus Florestal*, MG (19° 52' 29" S e 44° 25' 12" O). As câmaras de topo aberto utilizadas são compostas por módulos retangulares com portas laterais que facilitam a coleta dos dados (SILVA, 2010). A entrada de ar nas câmaras foi controlada através de um sistema de injeção de ar composto de um ventilador centrífugo, com hélice de 20 cm de diâmetro e tubos de PVC perfurados com diâmetro de 50 mm. Neste sistema o fluxo de ar proveniente do ventilador era direcionado para dentro das câmaras através dos tubos de PVC. Para o enriquecimento da atmosfera das câmaras com  $CO_2$  durante o experimento, foram utilizados cilindros de armazenagem de  $CO_2$  com capacidade de 25 kg cada. O fluxo primário de  $CO_2$  para as câmaras foi regulado por um manômetro de pressão especial (White Martins – R201C). O fluxo foi regulado e direcionado para as câmaras através de mangueiras de alta pressão (500 psi). A exposição das plantas ao  $CO_2$  foi feita durante o período diurno (06:00 às 18:00). A concentração de  $CO_2$  no interior das câmaras foi monitorada diariamente com auxílio de um medidor de  $CO_2$  (modelo Testo 535). Para evitar o excesso de umidade dentro das câmaras os ventiladores foram programados por temporizadores para ligarem no período diurno. Conforme médias anuais climatológicas calculadas a partir de uma série de 30 anos de dados observados para estação chuvosa em Florestal, a precipitação média anual equivale a 1426,8 mm, a temperatura mínima média a 13,1°C e a temperatura máxima média a 28°C (INMET, 2015). A área do município se estende por 191,42 Km<sup>2</sup> sendo o domínio vegetacional de transição entre Mata Atlântica e Cerrado (IBGE, 2015).



**Figura 1.** Detalhes da estrutura e das dimensões (m) dos módulos e das câmaras de topo aberto com a campânula que foram utilizadas no experimento. Modificado a partir de Silva (2010).

## 2.2 Material Vegetal e Solo

As espécies de plantas utilizadas foram: *Hymenaea stigonocarpa* Mart. Ex Hayne (LORENZI, 1992; MENDONÇA et al., 1998), C<sub>3</sub> lenhosa endêmica e *Melinis minutiflora* P. Beauv. C<sub>4</sub>, herbácea invasora de áreas de Cerrado (PIVELLO et al., 1999b). No laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais, UFV/CAF, as sementes de *H. stigonocarpa* passaram por um protocolo de assepsia, com hipoclorito de sódio 2%, durante cinco minutos (BOTELHO et al., 2000) e em seguida foi usado o método de escarificação mecânica para quebrar a dormência física das sementes. As sementes escarificadas foram colocadas para germinar em papel filtro, em incubadora tipo B.O.D (SOLAB, SL.225), localizada no laboratório de sementes, UFV-CAF, em temperaturas alternadas de 20-30 °C e fotoperíodo de 12 horas durante 30 dias (BOTELHO et al., 2000). No trigésimo primeiro dia as plântulas (a germinação foi considerada quando a radícula estava visível) de *H. stigonocarpa* foram plantadas nos vasos plásticos com capacidade de 10L de solo e posteriormente transplantadas para o solo dentro das câmaras de topo aberto no quadragésimo dia. As sementes de *M. minutiflora* foram plantadas

diretamente no solo das câmaras de topo aberto. O solo utilizado para o crescimento das espécies foi típico de áreas de cerrado *stricto sensu* ocorrentes no estado de Minas Gerais. As características químicas foram: pH em H<sub>2</sub>O=6,1; H+Al=3,54 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; Al<sup>3+</sup>=1,83 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; Ca<sup>2+</sup>=0,33 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; Mg<sup>2+</sup>=0,07 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; P=0,8 mg/dm<sup>3</sup>; K=8 mg/dm<sup>3</sup>; Soma de bases=0,42 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; Capacidade de troca catiônica=3,96 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; capacidade efetiva de troca catiônica=2,25 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; índice de saturação de Alumínio=81,20% e índice de saturação de bases =10,68%. A análise de solos foi realizada no Laboratório de Química Agropecuária do Instituto Mineiro de Agropecuária (IMA). Devido à saturação de bases ter sido menor que 30% o solo foi classificado como distrófico (EMBRAPA, 2009).

### 2.3 Desenho experimental

As plantas foram divididas em dois tratamentos com diferentes [CO<sub>2</sub>]: T1 – grupo de plantas em seis câmaras em elevada [CO<sub>2</sub>] a 700 ppm; T2 – grupo de plantas em seis câmaras em [CO<sub>2</sub>] ambiente a 380 ppm (sem enriquecimento com CO<sub>2</sub>). Em cada tratamento foram mantidos nove indivíduos de *H. stigonocarpa* distribuídos em três parcelas com *M. minutiflora* em diferentes densidades (Figura 2). Com base no trabalho de Freitas e Pivello (2005) sobre as densidades de ocorrência de *M. minutiflora* em áreas naturais de Cerrado, foram determinadas três densidades 0% (sem a presença de *M. minutiflora*), 50% (140 sementes em 0,84 m<sup>2</sup>) e 100% (280 sementes em 0,84 m<sup>2</sup>). As plantas foram monitoradas periodicamente utilizando diversas análises fisiológicas e morfológicas.



**Figura 2.** Câmaras de topo aberto contendo plantas de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora* em elevada  $[CO_2]$  a 700 ppm (**A**) e em  $[CO_2]$  ambiente a 380 ppm (**B**). Vista lateral (**C**) e frontal (**D**) das câmaras de topo aberto utilizadas no experimento. Fotos: Nayara Magry Jesus Melo

#### 2.4 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar

As medições de trocas gasosas foliares em plantas de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora*, foram realizadas em duas folhas em cinco indivíduos ( $n=10$  folhas por espécie) em cada tratamento. Essas medidas foram realizadas quando as plantas apresentavam 180 (julho), 210 (agosto), 240 (setembro), 270 (outubro), 300 (novembro) e 330 (dezembro) dias de idade e estavam mantidas em elevada  $[CO_2]$  a 170, 200, 230, 260, 290 e 320 dias, respectivamente. As folhas utilizadas estavam totalmente expandidas, sem sinais de senescência, ataque de patógenos e herbivoria. O horário de medição foi entre as 8:00 – 10:00 da manhã, pois corresponde ao melhor período para as trocas gasosas em espécies de Cerrado (PRADO e MORAES, 1997). Nessas medições foram determinados os valores de fotossíntese líquida máxima ( $A_{máx}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) e concentração interna de carbono ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). A partir dos valores de  $A_{máx}$  e  $E$  foi obtida a eficiência do uso da água (EUA,  $A_{máx}/E$ ,  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ). O aparelho utilizado foi o analisador de gases no infravermelho IRGA (LCA-4, ADC, Analytical Development Company, Hodesdon, UK) trabalhando em modo aberto. O  $CO_2$  atmosférico no interior da câmara foliar foi em média de  $450 \mu\text{mol } CO_2 \text{ mol}^{-1}$  e irradiância de  $1500 \mu\text{mol}$

$\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . O tempo mínimo pré-estabelecido para a estabilização das leituras foi de 120 segundos. Para a determinação do índice de conteúdo de clorofila (ICC) nas plantas de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora*, foram utilizadas uma folha por indivíduo em dez indivíduos ( $n=10$  folhas por espécie) em cada tratamento. O índice de conteúdo de clorofila foi medido utilizando o equipamento clorofiLOG, (modelo CFL1030, FALKER, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, BR). Essas medidas foram realizadas nas mesmas datas das medidas de trocas gasosas.

## 2.5 Fluorescência da clorofila a

Os mesmos indivíduos utilizados na determinação do índice de conteúdo de clorofila foram utilizados para a medição das variáveis de fluorescência da clorofila *a* nas plantas de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora*. Essas medidas foram feitas nas mesmas datas das medidas de trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila. As medidas das variáveis de fluorescência da clorofila *a* foram feitas com um medidor de fluorescência modulado Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Germany). Uma folha ou um folíolo no caso de *H. stigonocarpa* por indivíduo, em dez indivíduos ( $n=10$  folhas ou folíolos por espécie) em cada tratamento foi aclimatada ao escuro com auxílio de uma pinça de metal colocada na região central da superfície adaxial de folhas ou folíolos completamente expandidos, livres de necrose ou ferimentos durante 30 minutos. Após esse período, os tecidos foliares foram expostos a um fraco pulso de luz vermelho de aproximadamente  $1 \mu\text{mol} \text{ fótons m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , para a determinação da fluorescência inicial ( $F_0$ ). Posteriormente um pulso de luz saturante, de  $1200 \mu\text{mol} \text{ fótons m}^{-2}\text{s}^{-1}$  e com duração de 0,8 s, foi utilizado para determinar a fluorescência máxima ( $F_m$ ). A partir desses resultados, foram estimados a eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II ( $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ ) (KITAJIMA e BUTER, 1975). Posteriormente, a folha ou folíolo foi exposto por 40 segundos à radiação fotossinteticamente ativa (PAR) de  $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{fótons m}^{-2}\text{s}^{-1}$  e logo após o 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), eficiência quântica efetiva do fotossistema II ( $\Phi_{\text{FSII}} = (F_m' - F)/F_m'$ ) (GENTY et al., 1989), coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência ( $\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$ ) (BILGER e

BJÖRKMAN, 1990), taxa de transporte de elétrons do fotossistema II ( $ETR = \Phi_{FSII} \times PAR \times 0,5 \times I_A$ ) 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 Massa seca e área foliar

A área foliar foi determinada em todas as folhas de cinco indivíduos (os mesmos indivíduos utilizados nas trocas gasosas) em *H. stigonocarpa* e em *M. minutiflora*. Todas as folhas do perfilho principal foram utilizadas para determinação da área foliar com o auxílio de um medidor portátil de área foliar (LI-3000C, Li-Cor Inc., EUA). Essas medidas foram feitas nas mesmas datas das medidas de trocas gasosas. Um grupo de cinco indivíduos (diferentes dos utilizados nas medidas de área foliar) de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora* em cada tratamento foi utilizado para as medidas destrutivas: determinação do comprimento da raiz (CR, cm), massa seca do caule (MSC, g), massa seca foliar (MSF, g), massa seca da raiz (MSR, g) e massa seca total (MST, g). Essa medida foi realizada no final do experimento quando as plantas apresentavam 330 dias de idade e estavam mantidas em elevada  $[CO_2]$  à 320 dias. O comprimento da raiz foi determinado com o auxílio de uma régua de plástico milimetrada de 30 cm. A massa seca de cada caule foi determinada após a remoção de todas as gemas laterais e folhas anexadas no caule, quando a massa das folhas também foi determinada (as mesmas folhas destacadas dos caules). A massa seca de cada raiz também foi determinada junto com a massa seca dos caules. 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), pertencente ao laboratório de sementes da UFV/CAF. A massa seca total foi obtida pela somatória das massas secas de raiz, caule e folhas em um mesmo indivíduo. Usando essa metodologia foi possível obter a massa dos caules, raízes e folhas em cada planta. Nesses mesmos indivíduos foram determinados área foliar média (AFM, área foliar total/número de folhas,  $cm^2$ ) e peso seco foliar médio (PSFM, massa seca foliar/número de folhas, g).

## 2.7 Índices biométricos

Após a determinação dos caracteres morfológicos: área e massa de folhas e massa e comprimento das raízes e caules, das plantas de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora* foram calculados os índices biométricos: razão de área foliar (RAF, área foliar total/massa seca total,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), área foliar específica (AFE, área foliar total/massa seca foliar total,  $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ ), e razão raiz parte aérea (RRPA, massa seca de raiz/massa seca da parte aérea,  $\text{g}^{-1} \text{g}^{-1}$ ).

## 2.8 Fenologia vegetativa

O número de folhas, comprimento (cm) e o diâmetro do caule (cm) foram acompanhados semanalmente por todo o período do experimento (janeiro a dezembro de 2014) em 54 indivíduos de *H. stigonocarpa* mantidos em elevada  $[\text{CO}_2]$  distribuídos em três parcelas com *M. minutiflora* em diferentes densidades (0%, 50% e 100%) e 54 indivíduos mantidos em  $[\text{CO}_2]$  ambiente distribuídos em três parcelas com *M. minutiflora* em diferentes densidades (0%, 50% e 100%). O número de folhas do perfilho principal, comprimento do perfilho principal (cm), número de perfilhos e número de perfilhos por touceira foram acompanhados semanalmente entre os meses de abril a dezembro de 2014 em 24 indivíduos mantidos em elevada  $[\text{CO}_2]$  e 24 indivíduos mantidos em  $[\text{CO}_2]$  ambiente em *M. minutiflora*.

Para avaliar o desenvolvimento foliar nas plantas de *H. stigonocarpa* (n=108 folhas em 54 indivíduos mantidos em elevada  $[\text{CO}_2]$  distribuídos em três parcelas com *M. minutiflora* em diferentes densidades (0%, 50% e 100%) e n=108 folhas e 54 indivíduos mantidos em  $[\text{CO}_2]$  ambiente distribuídos em três parcelas com *M. minutiflora* em diferentes densidades (0%, 50% e 100%)) e das plantas de *M. minutiflora* (n=48 folhas em 24 indivíduos mantidos em elevada  $[\text{CO}_2]$  e n=48 folhas em 24 indivíduos mantidos em  $[\text{CO}_2]$  ambiente) duas folhas foram marcadas antes de suas aberturas para a determinação do tempo de expansão foliar (TEF,  $\text{dias}^{-1}$ ), velocidade de expansão foliar (VEF,  $\text{cm}^2 \text{dias}^{-1}$ ) e o tempo de vida foliar (TVF,  $\text{dias}^{-1}$ ). O comprimento e a largura de cada folha (ou folíolo) marcada foram anotados semanalmente e quando estes apresentavam crescimento estabilizado foi determinado o período final do

tempo de expansão foliar. Nesse mesmo período a área foliar foi determinada multiplicando a largura e comprimento das folhas ou dos folíolos no caso de *H. stigonocarpa* ( $AF = \text{largura} \times \text{comprimento}$ ). A velocidade de expansão foliar foi determinada dividindo a área foliar estabilizada pelo período final do tempo de expansão foliar ( $VEF = AF/TEF$ ). O tempo de vida foliar foi acompanhado semanalmente. O final do tempo de vida foliar foi considerado quando a folha tornou-se amarelada (cerca de 90% da área foliar total), ou quando a folha sofreu abscisão natural da planta. As folhas de *M. minutiflora* não sofreram abscisão natural, por isso não foi possível determinar o TVF.

## **2.9 Análises estatísticas**

O delineamento experimental até os 230 dias após o início do experimento foi em blocos inteiramente casualizados em esquema fatorial 2x3 com duas  $[CO_2]$  (380 ppm e 700 ppm) e três medidas (julho, agosto e setembro) em plantas de *H. stigonocarpa*. O delineamento experimental após os 230 dias de início do experimento foi em blocos inteiramente casualizados em esquema fatorial 2x3x3 com duas  $[CO_2]$  (380 ppm e 700 ppm), três densidades de *M. minutiflora* (0%, 50% e 100%) e três medidas (outubro, novembro e dezembro) em plantas de *H. stigonocarpa*. Durante todo o experimento, o delineamento experimental das plantas de *M. minutiflora* foi em blocos inteiramente casualizados em esquema fatorial 2x6 com duas  $[CO_2]$  (380 ppm e 700 ppm) e seis medidas (julho, agosto, setembro outubro, novembro e dezembro). Calculamos as médias e o erro padrão para todas as variáveis fisiológicas, morfológicas e fenológicas medidas e utilizamos uma análise de variância (ANOVA) para testar diferenças entre os tratamentos. O teste aplicado a posteriori foi o de Tukey a 5% de significância. O programa R (R CORE TEAM, 2014) foi utilizado para as análises estatísticas.

## **3. RESULTADOS**

### **3.1 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar**

As plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada  $[CO_2]$  nos três primeiros meses do experimento (julho, agosto e setembro) apresentaram

maior fotossíntese líquida máxima ( $A_{\text{máx}}$ ). Houve interação entre  $\text{CO}_2$ , densidade e período ( $p < 0,05$ ) para  $A_{\text{máx}}$  (Figura 3A) nos meses de outubro e novembro para as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$  e 0% de *M. minutiflora* e no mês de dezembro para as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$  e 50% de *M. minutiflora* (Figura 3A). As plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$  no mês de setembro apresentaram maior condutância estomática ( $g_s$ , Figura 3B) em relação as plantas mantidas em  $[\text{CO}_2]$  ambiente. Houve interação entre  $\text{CO}_2$  e período ( $p < 0,05$ ) para  $g_s$  (Figura 3B) nos meses de outubro, novembro e dezembro para as plantas mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$  independente se *H. stigonocarpa* estava crescendo com *M. minutiflora* em todas as densidades (ver subitem 2.3 no material e métodos). Nesses meses os indivíduos de *H. stigonocarpa* mantidos em elevada  $[\text{CO}_2]$  apresentaram maiores valores de  $g_s$  (Figura 3B). As plantas de *H. stigonocarpa* independente da  $[\text{CO}_2]$  nos três primeiros meses do experimento não apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos para os valores de transpiração ( $E$ , Figura 3C). Entretanto, nos meses de outubro e novembro as plantas independente da  $[\text{CO}_2]$  apresentaram maior  $E$  em relação aos demais meses, devido ao efeito simples do período (Figura 3C).

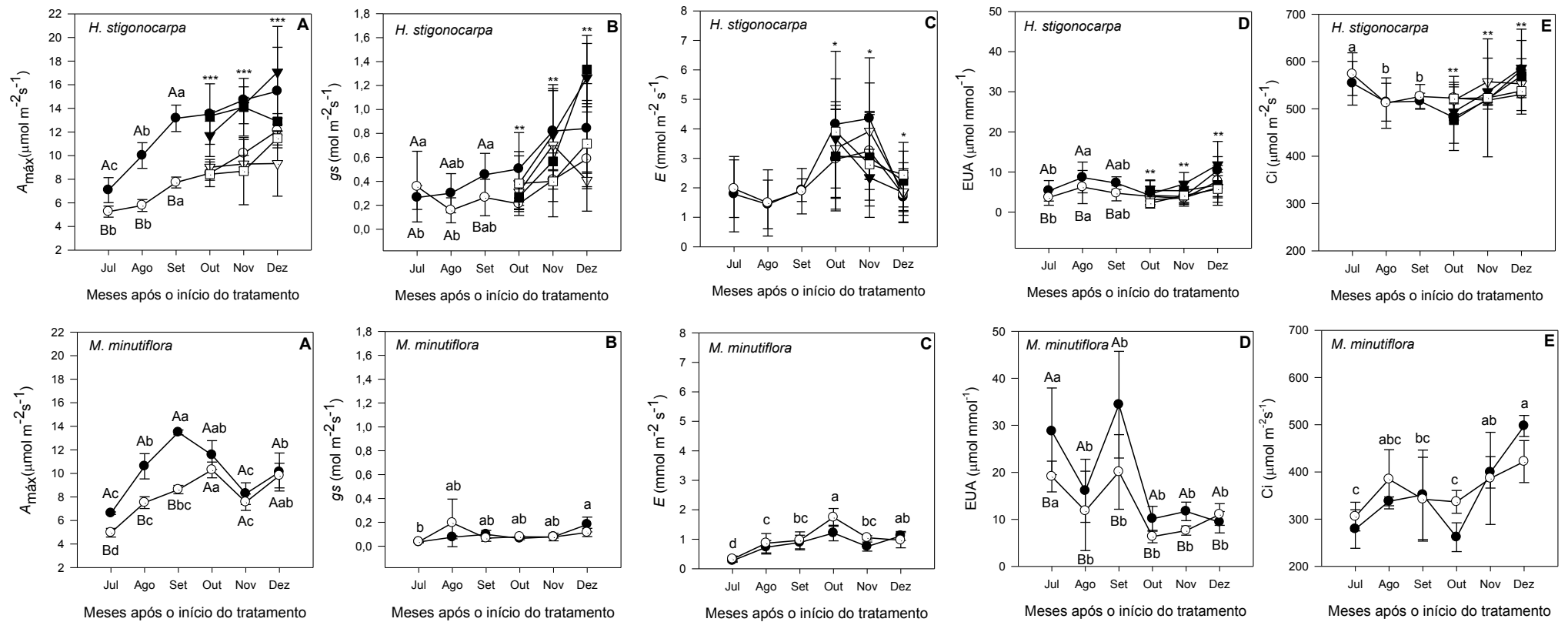
Nos três primeiros meses de medições as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$  apresentaram maior eficiência do uso da água (EUA, Figura 3D). No mês de dezembro as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$  apresentaram maiores valores de EUA devido a interação entre  $\text{CO}_2$  e período ( $p < 0,05$ , Figura 3D). Não houve diferença significativa na concentração interna de carbono ( $C_i$ , Figura 3E) nos três primeiros meses do experimento nas plantas de *H. stigonocarpa* independente da  $[\text{CO}_2]$ . Nos meses de outubro e novembro as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em  $[\text{CO}_2]$  ambiente apresentaram aumento significativo ( $p < 0,05$ ) na  $C_i$  (Figura 3E) em relação as plantas mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$ . Porém, no mês de dezembro houve uma inversão dos valores de  $C_i$  (Figura 3E).

Nos três primeiros meses de medições do experimento devido há interação entre  $\text{CO}_2$  e período as plantas de *M. minutiflora* mantidas em elevada  $[\text{CO}_2]$  apresentaram maiores valores para  $A_{\text{máx}}$  (Figura 3A), porém nos

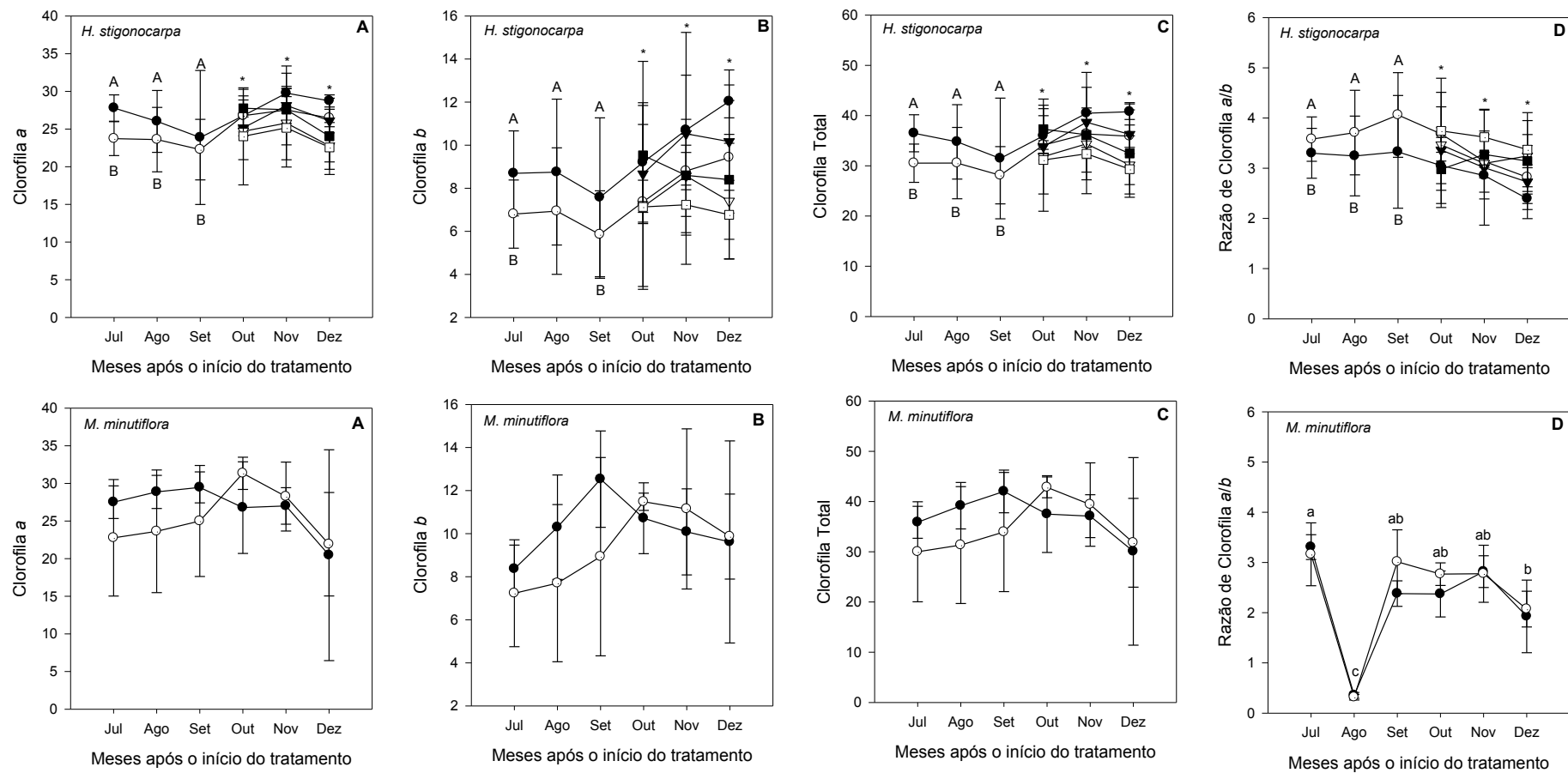
últimos três meses as plantas em [CO<sub>2</sub>] ambiente não apresentaram diferenças significativas (Figura 3A). As plantas de *M. minutiflora* independente da [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa para *g<sub>s</sub>*, *E* e *C<sub>i</sub>* (Figuras 3B,3C,3E). Entre os meses de julho a novembro as plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram maiores valores para EUA (Figura 3D) devido há interação entre CO<sub>2</sub> e período ( $p < 0,05$ ). Porém, no mês de dezembro a EUA (Figura 2D) foi maior nas plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente.

As plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] independente se estavam na ausência (0%) ou presença de *M. minutiflora* (50% e 100%) devido ao efeito simples do CO<sub>2</sub> apresentaram maiores valores para índices de conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e menores valores de razão de clorofilas *a/b* ao longo de todos os meses do experimento em relação as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente (Figura 4).

Não houve diferença significativa no índice de conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e razão de clorofila *a/b* (Figura 4) em plantas de *M. minutiflora* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente.



**Figura 3.** Fotossíntese líquida máxima (A), condutância estomática (B), transpiração (C), eficiência do uso da água (D) e concentração interna de carbono (E). Gráficos superiores: plantas de *H. stigonocarpa* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm e 0% ○, 50% ▽ e 100% de *M. minutiflora* □) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm 0% ●, 50% ▽ e 100% de *M. minutiflora* ■). Gráficos inferiores: plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento. \*Efeito simples, \*\* interação dupla, \*\*\* interação tripla.



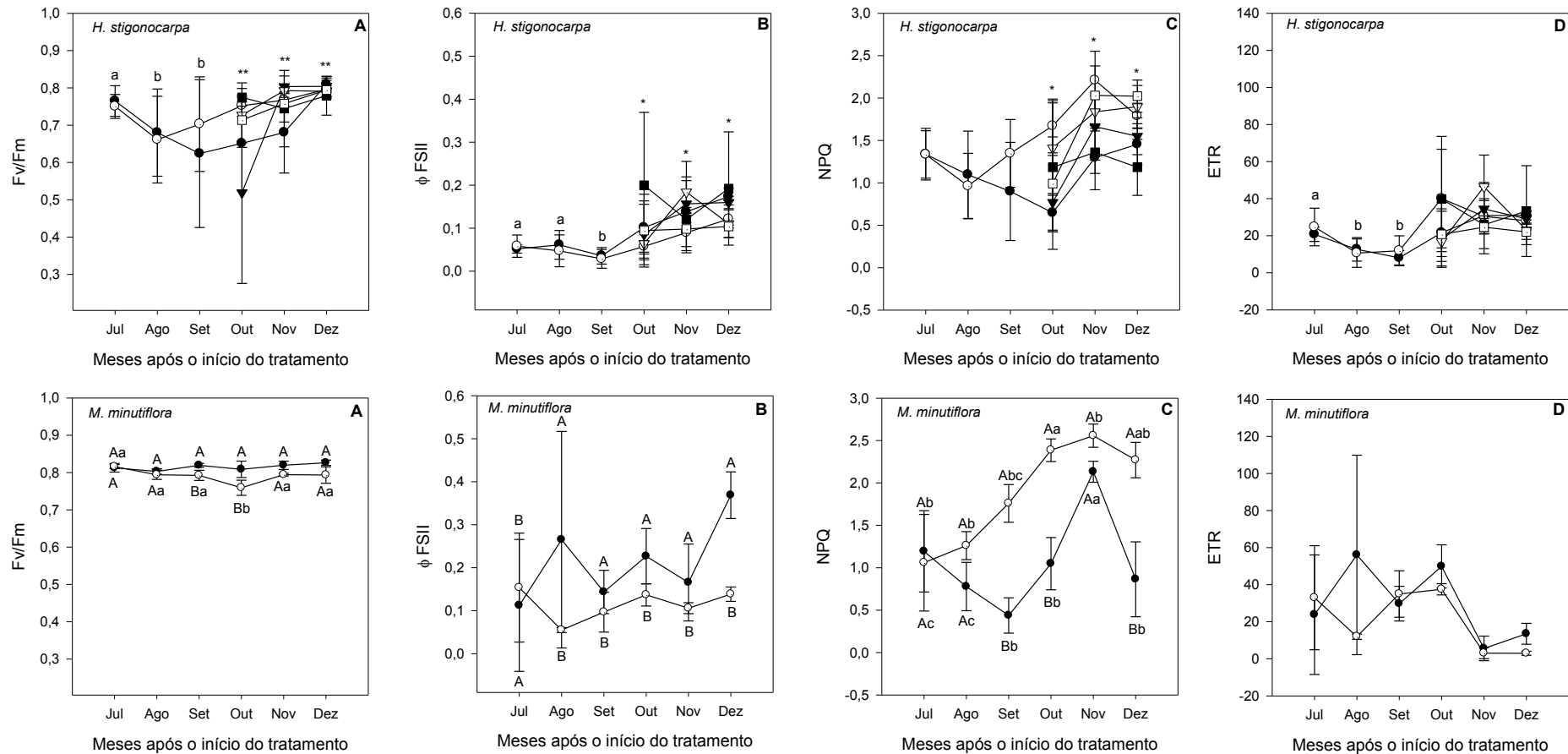
**Figura 4.** Índice de conteúdo de clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C) e razão de clorofila a/b (D). Gráficos superiores: plantas de *H. stigonocarpa* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm e 0% ○, 50% ▽ e 100% de *M. minutiflora* □) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm 0% ●, 50% ▼ e 100% de *M. minutiflora* ■). Gráficos inferiores: plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento. \*Efeito simples, \*\* interação dupla, \*\*\* interação tripla.

### 3.2 Fluorescência da clorofila a

As plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO<sub>2</sub>] nos três primeiros meses do experimento não apresentaram diferença significativa para a eficiência fotoquímica potencial (Fv/Fm) do fotossistema II (FSII), apresentando apenas diferenças ao longo do período (Figura 5A). No entanto, as plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO<sub>2</sub>] apresentaram maiores valores para Fv/Fm no mês de outubro na densidade de 100% de *M. minutiflora*. No mês de novembro as plantas de *H. stigonocarpa* na densidade de 50% de *M. minutiflora* e em dezembro em 0% de *M. minutiflora*, apresentaram maiores valores de Fv/Fm devido à interação entre densidade e período ( $p < 0,05$ , Figura 5A). Independente da [CO<sub>2</sub>] as plantas de *H. stigonocarpa* nos três primeiros meses apresentaram diferenças significativas para eficiência quântica efetiva do FSII ( $\Phi$ FSII) apenas ao longo do período (Figura 5B). Porém, nos últimos meses do experimento as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram maiores valores de  $\Phi$ FSII devido ao efeito simples da [CO<sub>2</sub>] (Figura 5B). Não houve diferença significativa do coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ) nas plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO<sub>2</sub>] nos três primeiros meses do experimento (Figura 5C). Entretanto, nos últimos três meses do experimento, as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente apresentaram maiores valores de NPQ em relação as plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] devido ao efeito simples do CO<sub>2</sub> (Figura 5C). As plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa para taxa de transporte de elétrons (ETR) ao longo de todo o experimento, entretanto nos três primeiros meses, apresentaram apenas diferenças entre os períodos de medições (Figura 5E).

Nos meses de julho, agosto, novembro e dezembro as plantas de *M. minutiflora* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa para Fv/Fm (Figura 5A). Porém, nos meses de setembro e outubro as plantas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram maiores valores para Fv/Fm devido a uma interação entre período e CO<sub>2</sub> ( $p < 0,05$ , Figura 5A). As plantas de *M. minutiflora* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram aumento nos valores de  $\Phi$ FSII (Figura 5B) ao longo de todo o experimento em relação

às plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente devido ao efeito simples do CO<sub>2</sub>. Nos meses de setembro, outubro e dezembro as plantas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram menores valores para NPQ em relação às plantas em [CO<sub>2</sub>] ambiente devido há interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 5 C). Não houve diferenças significativas da ETR entre as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] (Figura 5D).



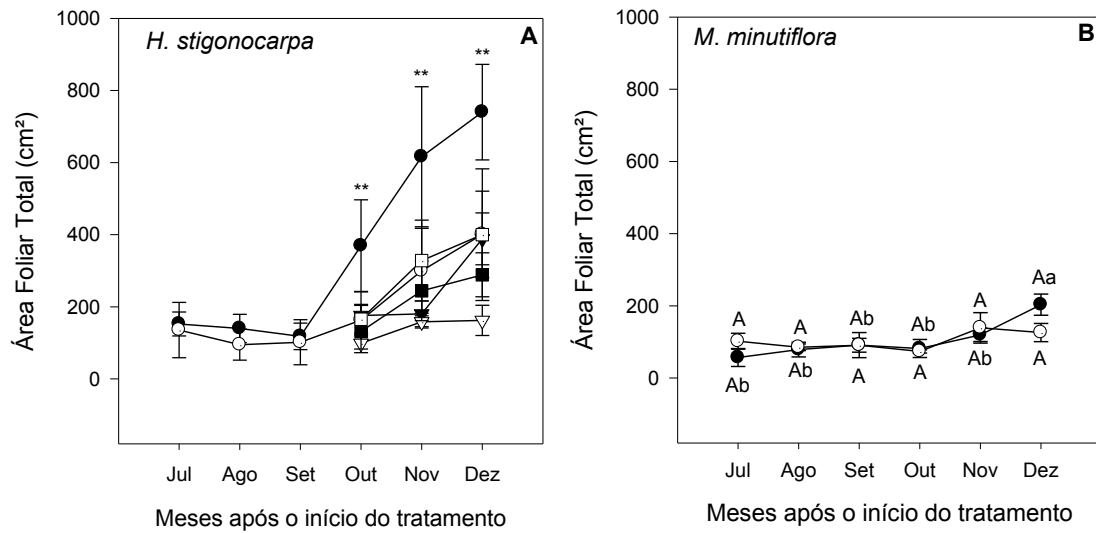
**Figura 5.** Eficiência fotoquímica potencial do FSII (A), eficiência quântica efetiva do FSII (B) coeficiente de extinção não fotoquímica (C) e taxa de transporte de elétrons (D). Gráficos superiores: plantas de *H. stigonocarpa* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm e 0% ○, 50% ▽ e 100% de *M. minutiflora* □) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm 0% ●, 50% ▼ e 100% de *M. minutiflora* ■). Gráficos inferiores: plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento. \*Efeito simples, \*\* interação dupla, \*\*\* interação tripla.

### 3.3 Massa seca e área foliar

Nos três primeiros meses do experimento as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa nos valores de área foliar (Figura 6). Porém, nos meses de outubro, novembro e dezembro as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] e 0% de *M. minutiflora* apresentaram maior área foliar em comparação com os demais tratamentos devido há interação entre CO<sub>2</sub> e densidade ( $p < 0,05$ , Figura 5). Os indivíduos de *M. minutiflora* independente da [CO<sub>2</sub>] apresentaram um padrão de incremento de área foliar, no entanto, não houve diferença significativa entre os tratamentos (Figura 6).

As plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] e na ausência (0%) ou presença de *M. minutiflora* em diferentes densidades (50% e 100%) nas apresentaram diferenças significativas em relação a massa seca da raiz (MSR), massa seca do caule (MSC), massa seca total (MST), peso seco foliar médio (PSFM) e comprimento da raiz (CR, Tabela 1). Plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] e densidade de 0% de *M. minutiflora* apresentaram maiores valores de massa seca foliar (MSF) em relação aos demais tratamentos devido ao efeito simples da densidade (Tabela 1). As plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] e densidade de 0% de *M. minutiflora* apresentaram maiores valores de área foliar média (AFM) em relação aos outros tratamentos devido ao efeito simples da [CO<sub>2</sub>] (Tabela 1).

As plantas de *M. minutiflora* independente da [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferenças significativas para: MSR, MSF, MST, AFM, PSFM, CR (Tabela 1). Porém, os indivíduos de *M. minutiflora* mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram valores mais elevados para MSC em relação às plantas mantidas [CO<sub>2</sub>] ambiente (Tabela 1).



**Figura 6.** Área foliar total em plantas de *H. stigonocarpa* (A) em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm e 0% *M. minutiflora* ○, 50% ▽ e 100% de *M. minutiflora* □) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm 0% ●, 50% ▼ e 100% de *M. minutiflora* ■) e em plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento. \*Efeito simples, \*\* interação dupla, \*\*\* interação tripla.

**Tabela 1.** Características morfológicas em plantas de *H. stigonocarpa* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm) com *M. minutiflora* em diferentes densidades (0%, 50% e 100%) e em plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm). Dens.: densidade; MSR: massa seca da raiz; MSC: massa seca do caule; MSF: massa seca foliar; MST: massa seca total; AFM: área foliar média; PSFM: peso seco foliar médio; CR: comprimento da raiz. Na coluna, letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre as densidades.

Espécies	CO <sub>2</sub>	Dens.	MSR (g)	MSC (g)	MSF (g)	MST (g)	AFM (cm <sup>2</sup> )	PSFM (g)	CR (cm)
<i>H. stigonocarpa</i>	380 ppm	0%	7,39 ± 3,50	2,6 ± 0,95	2,78 ± 1,04 a	12,78 ± 5,16	38,39 ± 8,48 Ba	1,05 ± 0,42	59,8 ± 22,11
		50%	5,98 ± 2,64	1,63 ± 0,60	1,76 ± 0,63 b	9,38 ± 3,77	29,08 ± 4,04 Bab	0,74 ± 0,23	60,1 ± 29,05
		100%	8,80 ± 3,80	3,31 ± 1,06	2,40 ± 1,15 ab	14,52 ± 5,92	20,66 ± 5,84 Bb	1,2 ± 0,40	48 ± 6,41
	700 ppm	0%	9,26 ± 3,43	5,36 ± 3,46	5,88 ± 3,16 a	20,51 ± 9,98	50,62 ± 19,05 Aa	1,29 ± 0,54	60,6 ± 6,49
		50%	7,11 ± 1,74	2,27 ± 0,44	2,45 ± 0,54 b	11,84 ± 2,36	41,93 ± 12,44 Aab	0,99 ± 0,31	68,2 ± 20,17
		100%	6,91 ± 5,17	3,08 ± 1,97	2,62 ± 1,98 ab	12,62 ± 9,10	25,23 ± 8,36 Ab	0,88 ± 0,21	74,3 ± 19,52
<i>M. minutiflora</i>	380 ppm	-	2,88 ± 0,63	5,32 ± 2,31 B	4,44 ± 1,53	12,65 ± 4,45	9,37 ± 4,95	0,27 ± 0,06	33,6 ± 12,30
	700 ppm	-	3,95 ± 1,91	10,26 ± 2,33 A	4,88 ± 1,16	19,09 ± 4,07	6,92 ± 3,42	0,25 ± 0,05	32,8 ± 13,77

### 3.4 Índices biométricos

As plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente independente da ausência (0%) ou presença de *M. minutiflora* (50 % e 100%), apresentaram maiores valores da razão raiz parte aérea (RRPA, Tabela 2) em relação as plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] independente da densidade de *M. minutiflora* (0%, 50% e 100%). Não houveram diferenças para a razão de área foliar (RAF) e área foliar específica (AFE) entre as plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO<sub>2</sub>] (Tabela 2). No entanto, independente da [CO<sub>2</sub>], as plantas de *H. stigonocarpa* apresentaram menor RAF na presença de 100% de *M. minutiflora* (Tabela 2). Os indivíduos de *H. stigonocarpa* independente da [CO<sub>2</sub>] e na presença de *M. minutiflora* na densidade de 50% apresentaram maior AFE em relação as plantas nos outros tratamentos em ambas as [CO<sub>2</sub>] e densidade de 0% e 100% de *M. minutiflora* (Tabela 2).

Não foram encontradas diferenças significativas da RAF, AFE e RRPA em plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] (Tabela 2).

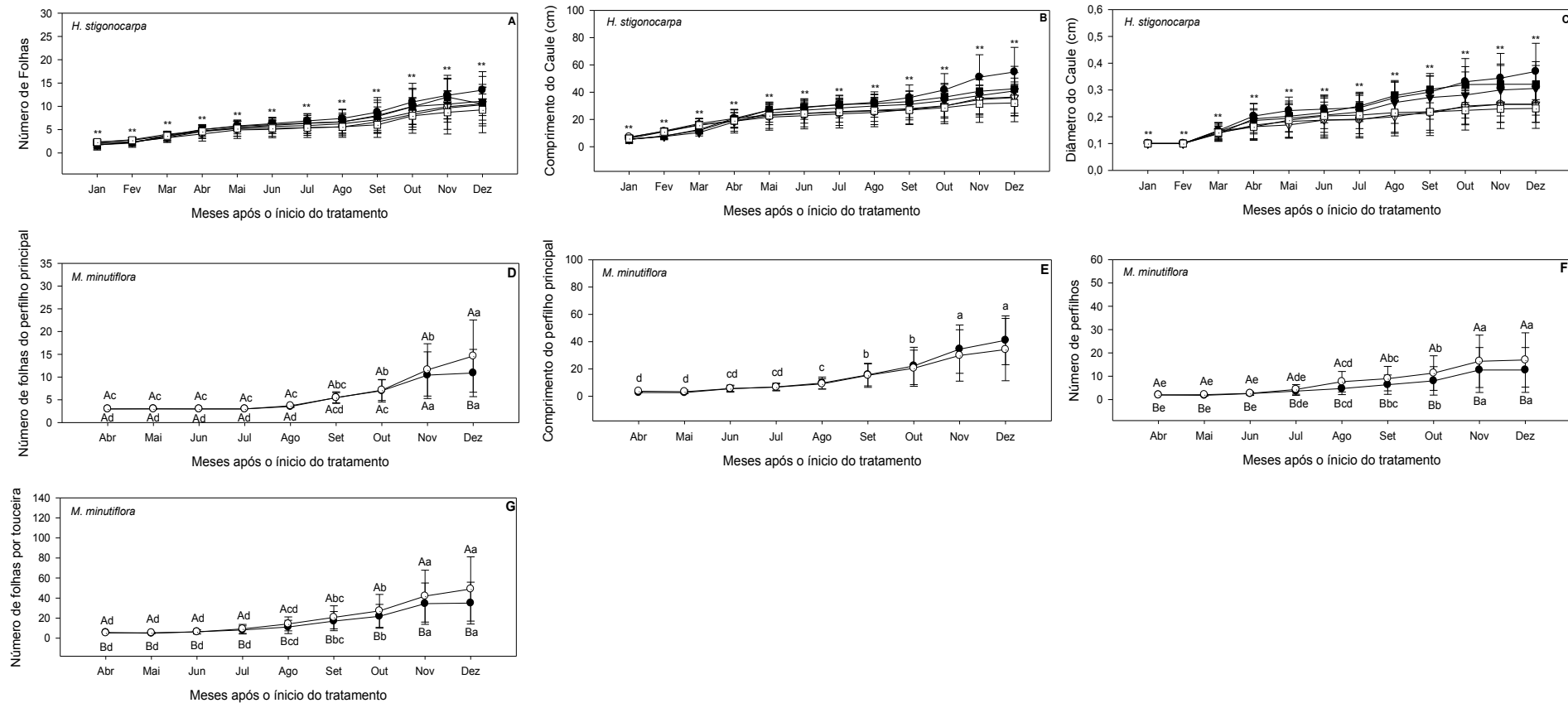
**Tabela 2.** Índices biométricos em plantas de *H. stigonocarpa* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm) com *M. minutiflora* em diferentes densidades (0%, 50% e 100%) e em plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm). Dens.: densidade; RAF: razão de área foliar; AFE: área foliar específica; RRPA: razão raiz-parte aérea. Na coluna, letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre as densidades.

Espécies	CO <sub>2</sub>	Dens.	RAF (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	RRPA (g <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> )
<i>H. stigonocarpa</i>	380 ppm	0%	44,43 ± 24,41 a	176,13 ± 27,90 b	1,32 ± 0,52 Ab
		50%	46,04 ± 23,56 a	211,23 ± 45,73 a	1,68 ± 0,53 Aa
		100%	17,50 ± 3,42 b	106,14 ± 11,10 c	1,51 ± 0,29 Aab
	700 ppm	0%	40,03 ± 3,14 a	142,85 ± 17,51 b	0,93 ± 0,21 Bb
		50%	42,33 ± 6,33 a	205,55 ± 33,71 a	1,49 ± 0,24 Ba
		100%	28,56 ± 4,18 b	139,42 ± 21,33 c	1,18 ± 0,16 Bab
<i>M. minutiflora</i>	380 ppm	-	32,13 ± 15,69	90,59 ± 42,98	0,31 ± 0,05
	700 ppm	-	27,64 ± 14,00	107,50 ± 52,41	0,26 ± 0,11

### 3.5 Fenologia vegetativa

As plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] independente da ausência (0%) ou presença de *M. minutiflora* (densidade de 50% e 100%) apresentaram maior número de folhas (NF), comprimento do caule (CC), diâmetro do caule (DC) do que as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente (Figura 7). Os indivíduos de *M. minutiflora* mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente apresentaram maior número de perfilhos e número de folhas por touceira em relação aos indivíduos mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] (Figura 7F, 7G). Apenas no mês de dezembro, os indivíduos mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente apresentaram maior número de folhas do perfilho principal em relação aos indivíduos mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] (Figura 7D). Houve diferença no comprimento do perfilho principal em *M. minutiflora* entre os períodos de medições (Figura 7E). Independente da [CO<sub>2</sub>] os indivíduos aumentaram linearmente a produção de perfilhos, folhas e altura do perfilho principal ao longo do período de medição (Figura 6).

As plantas de *H. stigonocarpa* mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram maior velocidade de expansão foliar (VEF), tempo de vida foliar (TVF) e menor tempo de expansão foliar (TEF) em relação as plantas em [CO<sub>2</sub>] ambiente (Tabela 3). A densidade de *M. minutiflora* não influenciou nestas variáveis (Tabela 3). Os indivíduos de *M. minutiflora* mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram maior TEF em relação aos indivíduos mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente (Tabela 3). Porém, não houve diferença significativa na VEF entre os indivíduos mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] (Tabela 3).



**Figura 7.** Número de folhas (A), comprimento do caule (B) e diâmetro do caule (C) em plantas de *H. stigonocarpa* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm e 0% ○, 50% ▽ e 100% de *M. minutiflora* □) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm 0% ●, 50% ▼ e 100% de *M. minutiflora* ■). Número de folhas do perfilho principal (D), comprimento do perfilho principal (E), número de perfilhos (F) e número de folhas por touceira (G) em plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento. \*Efeito simples, \*\* interação dupla, \*\*\* interação tripla.

**Tabela 3.** Desenvolvimento foliar em plantas de *H. stigonocarpa* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm) com *M. minutiflora* em diferentes densidades (0%, 50% e 100%) e em plantas de *M. minutiflora* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm). Dens.: densidade; TEF: tempo de expansão foliar; VEF: velocidade de expansão foliar; TVF: tempo de vida foliar. Na coluna, letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub>.

Espécies	CO <sub>2</sub>	Dens.	TEF (dias <sup>-1</sup> )	VEF (cm <sup>2</sup> /dias <sup>-1</sup> )	TVF (dias <sup>-1</sup> )
<i>H. stigonocarpa</i>	380 ppm	0%	35 ± 0,00 A	0,79 ± 0,31 B	255,07 ± 32,17 B
		50%	34,76 ± 1,25 A	0,87 ± 0,33 B	258,86 ± 38,09 B
		100%	35 ± 0,00 A	0,79 ± 0,31 B	263,16 ± 30,87 B
	700 ppm	0%	28 ± 0,00 B	1,25 ± 0,37 A	275,42 ± 40,21 A
		50%	28 ± 0,00 B	1,14 ± 0,40 A	287,34 ± 28,40 A
		100%	28 ± 0,00 B	1,35 ± 0,37 A	291,5 ± 27,42 A
<i>M. minutiflora</i>	380 ppm	-	36,31 ± 5,91 B	0,07 ± 0,06	-
	700 ppm	-	41,04 ± 5,89 A	0,07 ± 0,06	-

#### 4. DISCUSSÃO

O aumento na  $A_{máx}$  das plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] pode ser resultado do aumento da taxa de carboxilação da Rubisco, diminuindo a oxigenação da Ribulose-1,5-bifosfato (RubP, DRAKE et al., 1999). Vale ressaltar que espécies vegetais com mecanismo de fixação de carbono C<sub>3</sub> só alcançam a saturação da fotossíntese com [CO<sub>2</sub>] de aproximadamente 1000 ppm (KORNER, 2006). Em adição, as respostas das plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] independente da presença ou ausência de *M. minutiflora* refletiram no aumento da condução estomática ( $g_s$ ) e eficiência do uso da água (EUA) e na redução da concentração interna de carbono (Ci). Em geral, as plantas C<sub>3</sub> em elevada [CO<sub>2</sub>] tendem a diminuir a  $g_s$ , devido ao estreitamento do poro estomático mantendo as trocas de CO<sub>2</sub> em níveis satisfatórios para a fotossíntese, porém diminuindo a perda de água via transpiração estomática (FARQUHAR e SHARJEY, 1982; AINSWORTH e LONG, 2005). Entretanto, isso não foi observado nos valores de  $g_s$  em plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>]. Segundo Murray (1995), as mudanças na condutância estomática em plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] seria resultado do ajustamento na abertura dos estômatos. Devido à presença

de água no solo, as plantas de *H. stigonocarpa* que foram utilizadas neste estudo, por possuírem um sistema radicular profundo (FRANCO, 2005), mantiveram os estômatos abertos, resultando em uma maior  $g_s$ . Entretanto, no ambiente natural no período seco, onde as camadas superficiais de solo apresentam déficit hídrico até 1,0 m (FRANCO et al., 1996; KANEGAE et al., 2000), essa estratégia pode não beneficiar as plantas de *H. stigonocarpa* jovens com sistema radicular superficial sendo que a perda de água seria um fator estressante. Porém, mesmo com altos valores de  $g_s$ , o aumento da EUA em plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada  $[CO_2]$  foi devido ao aumento da  $A_{máx}$  e a não alteração nos valores de  $E$ .

A maior  $A_{máx}$  nas plantas de *M. minutiflora* mantidas em elevada  $[CO_2]$  é contrário aos resultados que indicam que a fotossíntese em plantas  $C_4$  não é estimulada em elevadas  $[CO_2]$  (BOWES, 1993; GHANNOUM et al., 2000; POORTER e NAVAS, 2003; DE SOUZA et al., 2005). Porém, Wand et al. (1999), ao analisar 84 trabalhos que tratam sobre as respostas de plantas  $C_3$  e  $C_4$  mantidas em elevadas  $[CO_2]$ , indicaram que os dois tipos funcionais apresentam um incremento significativo na taxa de assimilação de  $CO_2$ , sendo que as taxas fotossintéticas de gramíneas  $C_4$  são em média 25% maiores em plantas mantidas em elevada  $[CO_2]$ .

A partir do mês de outubro as plantas de *M. minutiflora* mantidas em elevada  $[CO_2]$  apresentaram uma redução nos valores de  $A_{máx}$ . Esta diminuição ocorreu possivelmente devido à aclimação fotossintética ou “*down-regulation*”, definida por Stitt (1991) como um conjunto de processos fisiológicos, caracterizada por uma redução no investimento em proteínas relacionadas ao aparato fotossintético que causam diminuição da capacidade fotossintética em plantas mantidas em elevada  $[CO_2]$ . Outro fator que causa o *down-regulation* seria a baixa disponibilidade de nitrogênio no solo (AINSWORTH e LONG, 2005) sendo que em solos pobres como o utilizado no experimento seria um fator agravante.

Com a diminuição dos valores de  $A_{máx}$  (a partir do mês de outubro) e devido à falta de diferenças nos valores de  $g_s$  e  $E$  houve uma diminuição gradativa da EUA em *M. minutiflora*, sendo que na última medida do experimento as plantas em  $[CO_2]$  ambiente apresentaram maior EUA do que as

em elevada [CO<sub>2</sub>]. A maioria das angiospermas, incluindo as C<sub>4</sub>, demonstra uma diminuição progressiva na condutância estomática com elevada [CO<sub>2</sub>], com algumas exceções (LONG et al., 2004). Entretanto, estas respostas são muito variáveis e algumas espécies não alteram a *gs* devido à elevação da [CO<sub>2</sub>] atmosférico (DRAKE et al., 1997).

O aumento nos valores de *gs* em plantas de *H. stigonocarpa* pode ser uma desvantagem no ambiente natural, porque no período seco, as gramíneas com o seu sistema radicular raso e denso poderiam ser melhores competidoras por água (e possivelmente nutrientes) no perfil superficial do solo, do que plantas lenhosas jovens com raízes superficiais (FRANCO, 2005). Assim, a transpiração poderá aumentar causando uma diminuição na EUA. Como *H. stigonocarpa* apresentou mais respostas positivas nas trocas gasosas ao incremento da [CO<sub>2</sub>] do que *M. minutiflora*, o possível prejuízo que o aumento da *gs* pode causar nas condições de campo no período seco, podem ser contrabalanceadas devido ao pequeno estímulo que o incremento da [CO<sub>2</sub>] causou nas trocas gasosas de *M. minutiflora*.

A clorofila *a* é o principal pigmento utilizado na fase fotoquímica (o primeiro estágio do processo fotossintético), enquanto que os demais pigmentos auxiliam na absorção de luz e na transferência da energia radiante para os centros de reação, sendo assim chamados de pigmentos acessórios, como a clorofila *b* (STREIT et al., 2005). As folhas de plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] em geral apresentam uma maior capacidade de utilização da energia luminosa (WULLCHLEGER et al., 1992) devido ao maior investimento na formação do FSII. Reid et al. (1991) observaram que o aumento dos teores de clorofila nas folhas aumenta a capacidade de absorção de luz, em diferentes comprimentos de onda nos picos da fotossíntese. Os resultados encontrados em plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] demonstram uma maior eficiência fotossintética e um maior investimento na formação do aparato fotossintético por estas plantas do que as mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente.

Qaderi et al. (2006) verificaram, em *Brassica napus* mantidas em elevadas [CO<sub>2</sub>], a ocorrência de taxas altas de assimilação fotossintética, acompanhadas de conteúdos elevados de clorofila, quando comparadas às plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente, sugerindo que a maior disponibilidade de

CO<sub>2</sub> promove a produção dessas moléculas fotossintéticas (clorofila *a* e *b*). Entretanto, o mesmo não foi verificado em plantas de *M. minutiflora* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>]. Nessas plantas, o aumento da taxa fotossintética não foi acompanhado por aumento do conteúdo de clorofila.

A maior  $\Phi$ FSII e os baixos valores de NPQ em plantas de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] podem ser devido a uma maior proporção de luz sendo efetivamente utilizada para os processos fotoquímicos, diminuindo assim a dissipação de energia por calor nas plantas (GUTIÉRREZ et al., 2009). Nos meses de setembro e outubro as plantas de *M. minutiflora* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram maiores valores de Fv/Fm. Isso indica um aumento na captura de luz pela clorofila associada ao FSII e um aumento da eficiência fotoquímica (BAKER e ROSENQVST, 2004; KONRAD, 2005).

O aumento na área foliar em plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] pode ser atribuído a mudanças nas características anatômicas foliares como maior quantidade de células do mesofilo ou *morphological upregulation* (caracterizado por células maiores e um número maior de camadas de células na folha, TAYLOR et al., 1994; GARDNER et al., 1995; LUO et al., 1999). Com a elevada [CO<sub>2</sub>] há um aumento da taxa de crescimento, com produção de maior quantidade de matéria vegetativa e aumento da área foliar (MORISON e GIFFORD, 1984). Porém, em nosso trabalho os indivíduos de *H. stigonocarpa* mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] não apresentaram maior produção de matéria seca, somente um incremento da área foliar.

A elevação na [CO<sub>2</sub>] em plantas de *M. minutiflora* não resultou em um aumento nos valores de área foliar, sugerindo que devido ao metabolismo C<sub>4</sub> dessas plantas, a exposição a elevadas [CO<sub>2</sub>] durante a fase de divisão celular teve pouco efeito no crescimento foliar ou no tamanho final da folha (RANASINGHE e TAYLOR, 1996).

O efeito da elevada [CO<sub>2</sub>] nas plantas de *H. stigonocarpa* não resultou em aumento na biomassa da parte aérea, sistema radicular das plantas e comprimento da raiz (CR), possivelmente devido à baixa disponibilidade de nutrientes no solo utilizado. Este resultado é compatível com os resultados encontrados por Curtis & Wang (1998) de que, em elevadas [CO<sub>2</sub>], o

crescimento em solos pobres reduz o ganho de biomassa em espécies lenhosas à metade, na medida em que ambos os fatores (baixa disponibilidade de nutrientes e CO<sub>2</sub>) geram estresse nutricional. É importante ressaltar, que a ausência *M. minutiflora* (0%) em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] favoreceu o incremento de massa seca foliar (MSF), o que mostra que houve maior investimento em massa foliar das plantas de *H. stigonocarpa* independente da [CO<sub>2</sub>] e na ausência de *M. minutiflora*, em relação às demais densidades.

A área foliar total foi maior quando as plantas de *H. stigonocarpa* estavam na ausência de *M. minutiflora* (0%), possivelmente devido a ausência de *M. minutiflora* diminuir a competição por luz e beneficiar a interceptação de luz por todas as folhas na copa com estrutura simples das plantas jovens de *H. stigonocarpa*. De acordo com Souza et al., (2009) e Santos et al., (2012) as plantas que possuem áreas foliares maiores, permitem que as folhas superiores interceptem mais radiação solar para realização da fotossíntese, porém o investimento em área foliar não apresenta-se como uma boa estratégia quando *H. stigonocarpa* cresce junto com *M. minutiflora*, assim é mais vantajoso produzir folhas com menores áreas foliares para diminuir o auto-sombreamento das folhas mais basais e velhas pelas folhas distais e novas no ramo.

A elevação na [CO<sub>2</sub>] não resultou nas plantas de *M. minutiflora* em aumento na biomassa das folhas, raiz das plantas, AFM e PSFM e CR. De acordo com Ainsworth e Long (2005) espécies C<sub>4</sub> não apresentam mudanças na produção de matéria seca. Porém, a maior MSC em *M. minutiflora* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] pode ser resultado da maior concentração de celulose no caule (BUCKERIDGE et al., 2007)

O incremento na [CO<sub>2</sub>] em plantas de *H. stigonocarpa* não influenciou no aumento dos valores de razão de área foliar (RAF), entretanto, nas densidades (0% e 50%) de *M. minutiflora* as plantas de *H. stigonocarpa* mostraram incrementos para esse índice biométrico, aumentando sua capacidade de interceptação de luz pela folha e de tecido fotossintético por biomassa de planta. Conforme Pritchard et al. (1999), o aumento de RAF sugere que as plantas alocam mais carbono para a produção de área foliar. A presença de 50% de *M. minutiflora* possivelmente possibilitou as plantas de *H.*

*stigonocarpa* um ajustamento à baixa luminosidade, apresentando maior proporção de tecido fotossinteticamente ativo na forma de área foliar (MARTINS et al., 2008). Em baixas condições de luminosidade, a parte aérea das plantas retém uma maior quantidade de fotoassimilados, provocando um aumento da área foliar com o objetivo de aumentar sua superfície fotossintética (JONES e MCLEOD 1990). Em adição, não houve diferença na área foliar específica (AFE) em plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>], porém na presença de *M. minutiflora* a 50% as plantas de *H. stigonocarpa* em ambas [CO<sub>2</sub>] apresentaram maiores valores de AFE, parâmetro relacionado à capacidade de interceptação de luz pela folha (POORTER e PÉREZ-SOBA, 2001). O aumento da AFE e RAF nas plantas de *H. stigonocarpa* demonstra que esta espécie na presença de *M. minutiflora* (50%), isto é, em competição moderada com uma espécie herbácea por um recurso, como a luz que é escasso para as plantas lenhosas em fase inicial de crescimento, apresenta um maior investimento em área foliar.

O aumento nos valores de razão raiz parte aérea (RRPA) em plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente, foi devido a um maior investimento em raiz do que em parte aérea, demonstrando que houve remobilização de carbono para este órgão. Essa clara diferenciação entre plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente, investindo mais em parte radicular do que as plantas em elevada [CO<sub>2</sub>] indica que a elevação na [CO<sub>2</sub>] atmosférico poderá alterar as prioridades no padrão de alocação de biomassa em *H. stigonocarpa*. Em [CO<sub>2</sub>] ambiente a competição entre *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora* possivelmente deverá ser mais intensa por água no solo, assim *H. stigonocarpa* tende a investir mais no sistema radicular. Porém, com a elevação da [CO<sub>2</sub>] os indivíduos de *H. stigonocarpa* tendem a investir menos em raiz (aumentando a AFM), possivelmente devido a uma maior competição, por captura de luz, com *M. minutiflora*.

Em geral plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentam maior altura, diâmetro do caule e número de folhas (AINSWORTH e LONG, 2005). Alterações do número de folhas, comprimento do caule e diâmetro do caule são comuns em estudos sobre o efeito da elevada [CO<sub>2</sub>] nas plantas (PRITCHARD et al., 1999). Como mencionado acima, o aumento na [CO<sub>2</sub>]

possibilita com que as plantas acumulem mais carbono, com isso, ocorre aumento na produção de folhas, tamanho e espessura do caule. Através dos nossos resultados, pode-se notar que as plantas de *H. stigonocarpa* respondem a elevada [CO<sub>2</sub>] na atmosfera com maior produção de folhas, comprimento e diâmetro do caule já no primeiro ano do experimento como observado em diversos experimentos com *FACEs* (*free air CO<sub>2</sub> experiments*, AINSWORTH e LONG, 2005).

As folhas das plantas de *H. stigonocarpa* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] aumentaram o tempo de vida foliar, possivelmente compensando os gastos que tiveram na produção e na manutenção das mesmas (maior área foliar e índice de conteúdo de clorofila), como suporte biomecânico, abastecimento de água e nutrientes e o armazenamento de carboidratos de reserva (REICH et al., 1991). Plantas desenvolvidas em elevada [CO<sub>2</sub>] possivelmente maximizam o ganho de carbono para uma maior capacidade fotossintética (CHAZDON et al., 1996). A estratégia de expandir mais rapidamente as folhas desenvolvidas em elevadas [CO<sub>2</sub>] (como apresentado em *H. stigonocarpa*) aumentando assim o ganho de carbono de cada folha poderia ser uma estratégia ecológica para que em menor tempo, todo o aparato fotossintético esteja pronto e maduro para realizar a fotossíntese em altos níveis, maximizando o ganho de carbono ao longo do tempo de vida da folha (REICH et al., 1991).

O aumento nos valores de tempo de expansão foliar (TEF) em plantas de *M. minutiflora* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] pode estar relacionada com a possibilidade dos efeitos da [CO<sub>2</sub>] no crescimento vegetal serem dependentes do tempo de exposição (POORTER et al.; 1993) ou das características da espécie (SCHÄPPI e KÖRNER, 1996). Em *M. minutiflora* os parâmetros fenológicos indicam um desenvolvimento vegetativo mais lento, o que possivelmente pode ser o resultado da acumulação de carboidratos não estruturais no caule auxiliando na aclimação fotossintética (DE SOUZA et al., 2005).

## 5. CONCLUSÕES

O aumento da [CO<sub>2</sub>] favoreceu a espécie lenhosa C<sub>3</sub> (*H. stigonocarpa*) em seu desenvolvimento inicial com maiores valores de fotossíntese, teor de clorofila e área foliar, o que indica uma vantagem na competição com a espécie invasora C<sub>4</sub> (*M. minutiflora*) por luz.

O maior investimento em área foliar nas plantas de *H. stigonocarpa* na ausência de *M. minutiflora* sugere que quando em competição *H. stigonocarpa* investe menos na produção de folhas largas evitando o auto-sombreamento dentro da copa para o melhor aproveitamento da luz por todas as folhas no caule.

Em elevada [CO<sub>2</sub>] *H. stigonocarpa* apresenta melhora em características funcionais foliares que poderão beneficiar seu desenvolvimento e na competição por luz com *M. minutiflora*. A falta de diferenças na produção de matéria seca nas espécies crescendo em elevada [CO<sub>2</sub>] pode ser devido ao tempo de exposição ter sido curto para alterar as respostas de produção de biomassa.

## 6. REFERÊNCIAS

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

AINSWORTH, E.A.; ROGERS, A. **The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions.** *Plant, cell & environment*, v. 30, n. 3, p. 258-270, 2007.

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.

BARROS, F.D.V.; GOULART, M.F.; SÁ TELLES, S. B.; LOVATO, M.B.; VALLADARES, F.; DE LEMOS-FILHO, J. P. **Phenotypic plasticity to light of two congeneric trees from contrasting habitats: Brazilian Atlantic Forest versus cerrado (savanna).** Plant Biology, v. 14, n. 1, p. 208-215, 2012.

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.

BOTELHO, S.A.; FERREIRA, R.A.; MALAVASI, M.M.; DAVIDE, A.C. **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.

BOWES, G. **Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO<sub>2</sub>.** Annual review of plant biology, v. 44, n. 1, p. 309-332, 1993.

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?.** IN: REGO, G.M.; NEGRELLE, R.R.B.; MORELLATO, L.P.C. Fenologia – Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos (Editores Técnicos). Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2007 (prelo).

CHAZDON, R.L.; PEARCY, R.W.; LEE, D.W.; FETCHER, N. CHAZDON, R.L. **Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments.** In: Tropical forest plant ecophysiology. (STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BAZZAZ, F.A.; MULKEY, S.S.; CHAZDON, R.L.; SMITH, A.P.) Springer US, 1996. p. 5-55.

CURTIS, P.S.; WANG, X. **A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology.** *Oecologia*, v. 113, n. 3, p. 299-313, 1998.

D'ANTONIO, C.M.; VITOUSEK, P.M. **Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change.** *Annual review of ecology and systematics*, p. 63-87, 1992.

DE SOUZA, A.; DE MORAES, M.G.; RIBEIRO, R.C.L.F. **Gramíneas do cerrado: carboidratos não-estruturais e aspectos ecofisiológicos.** *Acta bot. bras*, v. 19, n. 1, p. 81-90, 2005.

DRAKE, B.G.; GONZÁLEZ-MELER, M.A.; LONG, S.P. **More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO<sub>2</sub>?** *Annual review of plant biology*, v. 48, n. 1, p. 609-639, 1997.

DRAKE, B.G.; AZCON-BIETO, J.; BUNCE, J.; DIJKSTRA, P.; FARRAR, J.; WULLSCHLEGER, S. **Does elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration inhibit mitochondrial respiration in green plants?** *Plant, Cell & Environment*, v. 22, n. 6, p. 649-657, 1999.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). **Sistema brasileiro de classificação de solos.** – Rio de Janeiro : EMBRAPA-SPI, 2009.

FARQUHAR, G.D.; SHARKEY, T.D. **Stomatal conductance and photosynthesis.** *Annual review of plant physiology*, v. 33, n. 1, p. 317-345, 1982.

FRANCO, A.C.; NARDOTO, G.B.; SOUZA, M.P. **Patterns of soil water potential and seedling survival in the cerrados of central Brazil.** *Simpósio sobre o cerrado*, 1996.

FRANCO, A.C. **Ecophysiology of woody plants**. In: The cerrados of Brazil. (OLIVEIRA, P.S. e MARQUIS, R.J., eds.). Columbia University Press, New York, p. 178-197, 2002.

FRANCO, A.C. **Biodiversidade de forma e função: implicações ecofisiológicas das estratégias de utilização de água e luz em plantas lenhosas do Cerrado**. In Cerrado: ecologia, biodiversidade e conservação. (SCARIOT, A.; SOUZA-SILVA, J.C.; e FELFILI, J.M., orgs.). Ministério do Meio Ambiente, Brasília, p.179-196, 2005.

FREITAS, G.K.; PIVELLO, V. **A ameaça das gramíneas exóticas à biodiversidade**. In: O Cerrado Pé-de-Gigante: ecologia e conservação-Parque Estadual de Vassununga. (PIVELLO, V.R. e VARANDA, E.M. (orgs.)). Secretária de Meio Ambiente, São Paulo, p. 283-296, 2005.

GARDNER, S.D.L; TAYLOR, G.; BOSAC, C. **Leaf growth of hybrid poplar following exposure to elevated CO<sub>2</sub>**. New Phytologist, v. 131, n. 1, p. 81-90, 1995.

GENTY, B.; BRIANTAIS, J.M.; BAKER, N.R. **The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence**. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects, v. 990, n. 1, p. 87-92, 1989.

GHANNOUM, O.; CAEMMERER, S.V.; ZISKA, L.H.; CONROY, J.P. **The growth response of C<sub>4</sub> plants to rising atmospheric CO<sub>2</sub> partial pressure: a reassessment**. Plant, Cell & Environment, v. 23, n. 9, p. 931-942, 2000.

GUTIÉRREZ, D.; GUTIÉRREZ, E.; PÉREZ, P.; MORCUENDE, R.; VERDEJO, A.L.; MARTINEZ-CARRASCO, R. **Acclimation to future atmospheric CO<sub>2</sub> levels increases photochemical efficiency and mitigates photochemistry inhibition by warm temperatures in wheat under field chambers**. Physiologia Plantarum, v. 137, n. 1, p. 86-100, 2009.

HOFFMANN, W.A.; ORTHEN, B.; FRANCO, A.C. **Constraints to seedling success of savanna and forest trees across the savanna-forest boundary.** *Oecologia*, v. 140, n. 2, p. 252-260, 2004.

HYMUS, G.J.; ELLSWORTH, D.S.; BAKER, N.R.; LONG, S.P. **Does free-air carbon dioxide enrichment affect photochemical energy use by evergreen trees in different seasons? A chlorophyll fluorescence study of mature loblolly pine.** *Plant Physiology*, v. 120, n. 4, p. 1183-1192, 1999.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Disponível em: <<http://www.cidades.ibge.gov.br/xtras/perfil.php?lang=&codmun=312600&search=minas-gerais|florestal|infograficos:-informacoes-completas>> Acesso em 01 de junho de 2015.

INMET, Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/>> Acesso em 19 de maio de 2015.

JONES, R.H.; MCLEOD, K.W. **Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallowtree and Carolina ash seedlings.** *Forest Science*, v. 36, n. 4, p. 851-862, 1990.

KANEGAE, M.F.; BRAZ, V. Da S.; FRANCO, A.C. **Efeitos da seca sazonal e disponibilidade de luz na sobrevivência e crescimento de *Bowdichia virgilioides* em duas fitofisionomias típicas dos cerrados do Brasil Central.** *Revista Brasileira de Botânica*, v. 23, n. 4, p. 459-468, 2000.

KITAJIMA, M.; BUTLER, W. L. **Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone.** *Biochimica et Biophysica Acta (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.

KONRAD, M.L.F.; SILVA, J.A.B.; FURLANI, P.R.; MACHADO, E.C. **Trocas gasosas e fluorescência da clorofila em seis cultivares de cafeeiro sob estresse de alumínio**. *Bragantia*, v. 64, n. 3, p. 339-347, 2005.

KÖRNER, C. **Plant CO<sub>2</sub> responses: an issue of definition, time and resource supply**. *New phytologist*, v. 172, n. 3, p. 393-411, 2006.

LI, Q.M.; LIU, B.B.; Wu, Y.; ZOU, Z.R. **Interactive effects of drought stresses and elevated CO<sub>2</sub> concentration on photochemistry efficiency of cucumber seedlings**. *Journal of integrative plant biology*, v. 50, n. 10, p. 1307-1317, 2008.

LONG, S.P.; AINSWORTH, E.A.; ROGERS, A.; ORT, D.R. **Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the Future\***. *Annu. Rev. Plant Biol.*, v. 55, p. 591-628, 2004.

LORENZI, H. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Nova Odessa: Editora Plantarum 352p.-col. illus. Por Geog, v. 4, 1992.

LUO, Y.; REYNOLDS, J.; WANG, Y.; WOLFE, D. **A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO<sub>2</sub>]**. *Global Change Biology*, v. 5, n. 2, p. 143-156, 1999.

MARTINS, C.R.; LEITE, L.L.; HARIDASAN, M. **Capim-gordura (*Melinis minutiflora* P. Beauv.), uma gramínea exótica que compromete a recuperação de áreas degradadas em unidades de conservação**. *Revista Árvore*, v. 28, n. 5, p. 739-747, 2004.

MARTINS, J. R.; ALVARENGA, A.A.; CASTRO, E.M.; PINTO, J.E.B.P.; SILVA, A.P.O. **Avaliação do crescimento e do teor de óleo essencial em plantas**

de *Ocimum gratissimum* L. cultivadas sob malhas coloridas. Revista Brasileira de Plantas Mediciniais, v. 10, n. 4, p. 102-107, 2008.

MEDINA, E.; SILVA, J.F. **Savannas of northern South America: a steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability.** Journal of Biogeography, p. 403-413, 1990.

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.

MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JÚNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P.E. **Flora vascular do cerrado.** In: SANO, S.M.; ALMEIDA, S.P. (eds.). Cerrado: ambiente e flora. Planaltina: Embrapa-CPAC, p. 287-556, 1998.

MORISON, J I.L.; GIFFORD, R.M. **Plant growth and water use with limited water supply in high CO<sub>2</sub> concentrations. I. Leaf area, water use and transpiration.** Functional Plant Biology, v. 11, n. 5, p. 361-374, 1984.

MURRAY, D.R. **Plant responses to carbon dioxide.** American Journal of Botany, p. 690-697, 1995.

NARDOTO, G.B.; SOUZA, M.P.; FRANCO, A.C. **Estabelecimento e padrões sazonais de produtividade de *Kielmeyera coriacea* (Spr) Mart. nos cerrados do Planalto Central: efeitos do estresse hídrico e sombreamento.** Brazilian Journal of Botany, v. 21, n. 3, 1998.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DIAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M.S.; CORNWELL, W.K.; CRAINE, J.M.; GURVICH, D.E.; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E.J.;

REICH, P.B.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J.G.; VOS, A.C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J.G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H.D.; STEEGER, H. TER; HEIJDEN, A. VAN DER; SACK, L.; BLONDER, B; POSCHOLD, P.; VAIERETTI, M.V.; CONTI, G.; STAYER, A.C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J.H.C. **New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide**. Australian Journal of Botany, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

PETENON, D.; PIVELLO, V.R. **Plantas invasoras: representatividade da pesquisa dos países tropicais no contexto mundial**. Natureza & Conservação, v. 6, n. 1, p. 65-77, 2008.

PIVELLO, V.R.; CARVALHO, V.M.C.; LOPES, P.F.; PECCININI, A.A.; ROSSO, S. **Abundance and distribution of native and alien grasses in a “Cerrado”(Brazilian Savanna) biological reserve**. Biotropica, v. 31, n. 1, p. 71-82, 1999a.

PIVELLO, V.R.; SHIDA, C.N.; MEIRELLES, S.T. **Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity**. Biodiversity & Conservation 8: 1281-1294, 1999b.

PIVELLO, V.R. **Invasões biológicas no cerrado brasileiro: efeitos da introdução de espécies exóticas sobre a biodiversidade**. ECOLOGIA. INFO, v. 33, 2011.

POORTER, H. **Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO<sub>2</sub> concentration**. Vegetatio, v. 104, n. 1, p. 77-97, 1993.

POORTER, H.; PÉREZ-SOBA, M. **The growth response of plants to elevated CO<sub>2</sub> under non-optimal environmental conditions**. Oecologia, v. 129, n. 1, p. 1-20, 2001.

POORTER, H.; NAVAS, M.L. **Plant growth and competition at elevated CO<sub>2</sub>: on winners, losers and functional groups**. *New Phytologist*, v. 157, n. 2, p. 175-198, 2003.

PRADO, C.H.B de A.; MORAES, J.A.P.V. **Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions**. *Photosynthetica*, v. 33, n. 1, p. 103-112, 1997.

PRITCHARD, S.; ROGERS, H.; PRIOR, S.A.; PETERSON, C. **Elevated CO<sub>2</sub> and plant structure: a review**. *Global Change Biology*, v. 5, n. 7, p. 807-837, 1999.

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

RANASINGHE, S.; TAYLOR, G. **Mechanism for increased leaf growth in elevated CO<sub>2</sub>**. *Journal of Experimental Botany*, v. 47, n. 3, p. 349-358, 1996.

REICH, P.B.; UHL, C.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. **Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 Amazonian tree species**. *Oecologia*, v. 86, n. 1, p. 16-24, 1991.

REID, D.M.; BEALL, F.D.; PHARIS, R.P. **Environmental cues in plant growth and development**. *Plant Physiology—A Treatise*, v. 10, p. 65-181, 1991.

ROSSATTO, D.R.; SILVA, L.C.R.; STEMBERG, L.S.L.; FRANCO, A.C. **Do woody and herbaceous species compete for soil water across topographic gradients? Evidence for niche partitioning in a Neotropical savanna**. *South African Journal of Botany*, v. 91, p. 14-18, 2014.

SANTOS, K.M.; CONSOLARO, H.N.; MORENO, M.I.C.; PRADO, C.H.B.; 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.

SCHÄPPI, B.; KÖRNER, C. **Growth responses of an alpine grassland to elevated CO<sub>2</sub>.** Oecologia, v. 105, n. 1, p. 43-52, 1996.

SILVA, J.B.L. **Respostas das culturas de feijão submetido ao estresse hídrico e de milho em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>.** 2010. Tese de doutorado (Doutorado em Engenharia Agrícola). Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

SIQUEIRA, M.F.; PETERSON, A.T. **Consequences of global climate change for geographic distributions of cerrado tree species.** Biota Neotropica, v. 3, n. 2, p. 1-14, 2003.

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

STITT, M. **Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells.** Plant, Cell & Environment, v. 14, n. 8, p. 741-762, 1991.

SREIT, N.M., CANTERLE, L. P.; CANTO, M.W.D.; HECKTHEUER, L.H.H. **The chlorophylls.** Ciência Rural, v. 35, n. 3, p. 748-755, 2005.

TAYLOR, G.; RANASINGHE, S.; BOSAC, C.; GARDNER, S.D.L.; FERRIS, R. **Elevated CO<sub>2</sub> and plant growth: cellular mechanisms and responses of whole plants.** Journal of Experimental Botany, v. 45, n. Special Issue, p. 1761-1774, 1994.

QADERI, M.M.; KUREPIN, L.V.; REID, D.M. **Growth and physiological responses of canola (*Brassica napus*) to three components of global climate change: temperature, carbon dioxide and drought.** *Physiologia Plantarum*, v. 128, n. 4, p. 710-721, 2006.

WAND, S.J.; MIDGLEY, G.; JONES, M.H.; CURTIS, P.S. **Responses of wild C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions.** *Global Change Biology*, v. 5, n. 6, p. 723-741, 1999.

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.

ZENNI, R.D.; ZILLER, S.R. **An overview of invasive plants in Brazil.** *Brazilian Journal of Botany*, v. 34, n. 3, p. 431-446, 2011.

## CAPITULO 2

### INFLUÊNCIA DA ELEVADA CONCENTRAÇÃO DE CO<sub>2</sub> NO DESENVOLVIMENTO INICIAL DE UMA ESPÉCIE GENERALISTA (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.)

#### 1. INTRODUÇÃO

Espécies podem ser generalistas para alguns recursos e condições e especialistas em relação a outros (KREBS, 2009). Plasticidade fenotípica é a capacidade de um genótipo de manifestar fenótipos distintos em resposta a um estímulo do ambiente (BOSCHILIA et al.), com isso, espécies generalistas possivelmente possuem grande plasticidade fenotípica em indivíduos com genótipos parecidos ou grande polimorfismo genético entre os indivíduos, em comparação as espécies endêmicas. As comunidades onde essas espécies generalistas ocorrem apresentam alta variabilidade. As espécies generalistas são classificadas como estrategistas no que diz respeito à sustentabilidade ecológica, sendo destacadas também por sua ampla ocorrência e adaptação nos diversos biomas brasileiros (FRANCO et al., 2003).

As mudanças nos padrões de precipitação e na frequência e intensidade de eventos como secas, enchentes e ciclones tropicais são eventos claros das alterações climáticas do planeta (IPCC, 2014). Essas mudanças são decorrentes principalmente da emissão de gases do efeito estufa (GEE), tais como metano (CH<sub>4</sub>), óxidos nitrosos (NO<sub>x</sub>), clorofluorcarbonos (CFCs) e dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>, SAMPAIO et al.; 2008). Entretanto, o CO<sub>2</sub> é considerado o principal gás responsável pela alteração na composição química da atmosfera devido à quantidade que é emitido pelas ações antrópicas (BERNSTEIN et al., 2007). As mudanças climáticas devido às ações antrópicas estão associadas ao aumento da emissão de gases de efeito estufa, de queimadas, com o desmatamento, a formação de ilhas urbanas de calor e mudanças no uso da terra (NOBRE et al., 2007). O Cerrado é considerado a

última fronteira agrícola do planeta (BORLAUG, 2002), e as possíveis alterações provenientes das mudanças climáticas podem ser mais severas devido a cerca de 55% da área original do Cerrado já terem sido desmatadas ou transformadas pela ação do homem (KLINK e MACHADO, 2005).

Mudanças climáticas poderão ocorrer tanto em nível regional como global, causando alterações nos padrões de precipitação, tempestades e furacões (mais numerosos e fortes) e com isso, mais perda e fragmentação de habitats, aumento de doenças tropicais, deslocamentos de zonas agrícolas, aumento na demanda por irrigação e alterações fenológicas nas plantas com prejuízos ainda imprevisíveis (PETERS e DARLING, 1985; SIMMS, 2006). Com o aquecimento da Terra, é possível que algumas espécies vegetais tenham que migrar para maiores latitudes e/ou altitudes em busca de temperaturas mais próximas da sua condição natural (BUCKERIGE, 2007). O desmatamento e a fragmentação em florestas também podem acelerar as mudanças climáticas, tanto localmente, modificando o microclima, quanto regionalmente, aumentando o aquecimento da superfície e até mesmo diminuindo os níveis de precipitação (MALHI e PHILIPS, 2004).

Existem evidências indicando que as mudanças climáticas ocorridas no século 20 causaram vários impactos sobre a biodiversidade (HUGHES, 2000; WALTHER et al., 2002; WALTHER et al., 2005). De acordo com Vale et al. (2009), se as espécies possuírem grande habilidade de dispersão, potencialmente elas poderão abandonar áreas que se tornaram inabitáveis e colonizar áreas mais favoráveis. Ainda de acordo com Vale et al. (2009), as espécies que conseguirem se adaptar evolutivamente as mudanças climáticas ou possuírem plasticidade fenotípica suficiente para manter-se nos ecossistemas alterados através de aclimação, provavelmente poderão persistir na mesma área original. Entretanto, se as espécies não apresentarem habilidade para dispersão ou rápido ajustamento, a probabilidade de extinção local será grande.

As plantas que crescem em elevada concentração de CO<sub>2</sub> ([CO<sub>2</sub>]) exibem aumento de biomassa devido a maiores taxas de fotossíntese (GRANDIS et al., 2010). Aidar et al. (2002), investigou as respostas fisiológicas do jatobá (*Hymenaea courbaril* L.), uma árvore generalista que ocorre em toda

a região Neotropical, submetido a elevadas  $[CO_2]$  na atmosfera (aproximadamente  $720 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) e encontrou que nessas condições, as plantas jovens do jatobá aumentam sua fotossíntese, o que resulta num aumento de biomassa e se relaciona com mais açúcares nas folhas e mais celulose no caule. Siqueira e Peterson (2003) analisaram as distribuições de 162 espécies arbóreas do Cerrado em cenários futuros de mudanças climáticas, os resultados indicaram que todas as espécies experimentarão severa contração de mais de 50% em sua área de distribuição geográfica. Nas projeções em um cenário otimista, com aumento de até  $2^\circ\text{C}$  na temperatura média, 18 espécies desapareceriam por falta de área climaticamente favorável no futuro. Já no cenário mais realista, com aumento de até  $4^\circ\text{C}$ , este número totalizaria 56 espécies. Com base nos dois cenários de mudanças climáticas globais discutidos por Siqueira e Peterson (2003), as projeções de possíveis áreas de distribuição de quatro espécies *Qualea grandiflora*, *Acosmium subelegans*, *Qualea parviflora*, e *Rapanea guianensis* em 2055, indicam efeitos graves sobre a diversidade das árvores no Cerrado (com ampla distribuição geográfica) nas próximas décadas.

Assim, nesse trabalho foram investigadas as respostas nas trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, índice de conteúdo de clorofila, crescimento e padrão de alocação de biomassa entre as raízes, caules e folhas de uma espécie generalista (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong.) frente à elevada  $[CO_2]$ . Nossa hipótese foi que a elevada  $[CO_2]$  irá favorecer o desenvolvimento inicial da espécie generalista (*E. contortisiliquum*), devido essa espécie possuir metabolismo  $C_3$ . *E. contortisiliquum* poderá apresentar maior fotossíntese líquida máxima, crescimento, produção e alocação de biomassa. Esses ajustamentos ecofisiológicos, poderão beneficiar *E. contortisiliquum* frente as novas condições climáticas previstas.

## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

O experimento foi realizado em câmaras de topo aberto (conforme subitem 2.1 no material e métodos do capítulo 1) na Universidade Federal de

Viçosa – *Campus* Florestal, MG (19° 52' 29" S e 44° 25' 12" O). Conforme médias anuais climatológicas calculadas a partir de uma série de 30 anos de dados observados para estação chuvosa nesse município, a precipitação média anual equivale a 1426,8 mm, a temperatura média mínima e 13,1 °C e a temperatura máxima a 28 °C (INMET, 2015). A área do município se estende por 191,42 Km<sup>2</sup> sendo o domínio vegetacional de transição entre Mata Atlântica e Cerrado (IBGE, 2015).

## 2.2. Material Vegetal e Solo

A espécie de planta utilizada foi: (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong., espécie considerada generalista (LIMA et al., 2009; ARAÚJO e PAIVA SOBRINHO, 2011) ocorrente de formações florestais nativas, especialmente do domínio de Mata Atlântica (LIMA et al., 2009). Esta espécie também ocorre no domínio do Cerrado e Caatinga, no nordeste do Brasil (MESQUITA, 1990). Fora do Brasil, esta espécie ocorre na Argentina, Bolívia, Paraguai e Uruguai (MUÑIZ, 1993). No laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais, UFV/CAF, as sementes de *E. contortisiliquum* passaram por um protocolo de assepsia, com hipoclorito de sódio 2%, durante cinco minutos (MALAVASI e MALAVASI, 2004) em seguida foi usado o método de escarificação mecânica para quebrar a dormência física das sementes. Posteriormente, as sementes foram colocadas para germinar em papel filtro, em incubadora tipo B.O.D (SOLAB, SL.225), localizada no laboratório de sementes, UFV-CAF, em temperaturas alternadas de 20-30°C e fotoperíodo de 12 horas durante 30 dias (MALAVASI e MALAVASI, 2004). No trigésimo primeiro dia as plântulas de *E. contortisiliquum* foram plantadas nos vasos plásticos com capacidade de 10L de solo. No quadragésimo dia, as plântulas de *E. contortisiliquum* foram transferidas diretamente para as câmaras de topo aberto. O solo utilizado para o crescimento das espécies foi típico de áreas de cerrado *stricto sensu* com alta concentração de Al e pobre em nutrientes (HARIDASAN, 2000). As características químicas foram: pH em H<sub>2</sub>O=6,1; H+Al=3,54 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; Al<sup>3+</sup>=1,83 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; Ca<sup>2+</sup>=0,33 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; Mg<sup>2+</sup>=0,07 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; P=0,8 mg/dm<sup>3</sup>; K=8 mg/dm<sup>3</sup>; soma de bases=0,42 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; capacidade de troca catiônica=3,96

cmol.carga/dm<sup>3</sup>; capacidade efetiva de troca catiônica= 2,25 cmol.carga/dm<sup>3</sup>; índice de saturação de Alumínio=81,20% e índice de saturação de bases=10,68%. A análise de solos foi realizada no Laboratório de Química Agropecuária do Instituto Mineiro de Agropecuária (IMA). O solo pode ser classificado como distrófico devido à saturação de bases ter sido inferior a 30% (EMBRAPA, 2009).

### 2.3 Desenho experimental

As plantas de *E. contortisiliquum*, foram divididas em dois tratamentos com diferentes [CO<sub>2</sub>]: T1 – grupo de plantas em uma câmara de topo aberto em [CO<sub>2</sub>] ambiente a 380 ppm (sem enriquecimento); T2 – grupo de plantas em uma câmara de topo aberto em elevada [CO<sub>2</sub>] a 700 ppm. Em cada tratamento foram mantidos 20 indivíduos (n=40 no total) de *E. contortisiliquum* (Figura 1).



**Figura 1.** Câmaras de topo aberto contendo plantas de *E. contortisiliquum* em elevada [CO<sub>2</sub>] a 700 ppm (A) e em [CO<sub>2</sub>] ambiente a 380 ppm (B). Fotos: Nayara Magry Jesus Melo.

### 2.4 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar

As medições de trocas gasosas foliares nas plantas de *E. contortisiliquum* foram realizadas em duas folhas em cinco indivíduos (n=10 folhas por espécie) em cada tratamento. Essas medidas foram feitas quando as plantas apresentavam 180 (julho), 210 (agosto), 240 (setembro), 270 (outubro), 300 (novembro) e 330 (dezembro) dias de idade e estavam em elevada [CO<sub>2</sub>] a 170, 200, 230, 260, 290 e 320 dias, respectivamente. As folhas escolhidas estavam totalmente expandidas, sem sinais de senescência, ataque de

patógenos e herbivoria. O horário de medição foi entre as 8:00 – 10:00 da manhã, pois corresponde ao melhor período para as trocas gasosas (PRADO e MORAES, 1997). Nessas medições foram determinados os valores de fotossíntese líquida máxima ( $A_{m\acute{a}x}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), condutância estomática ( $g_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), transpiração ( $E$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), concentração interna de carbono ( $C_i$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). A partir dos valores de  $A_{m\acute{a}x}$  e  $E$  foi obtida a eficiência do uso da água (EUA,  $A_{m\acute{a}x}/E$ ,  $\mu\text{mol mmol}^{-1}$ ). O aparelho utilizado foi o analisador de gases no infravermelho IRGA (LCA-4, ADC, Analytical Development Company, Hodesdon, UK) trabalhando em modo aberto. O  $\text{CO}_2$  atmosférico no interior da câmara foliar foi em média de  $450 \mu\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1}$  e irradiância de  $1500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . O tempo mínimo pré-estabelecido para a estabilização das leituras foi de 120 segundos. Para a determinação do índice de conteúdo de clorofila (ICC) nas plantas de *E. contortisiliquum*, foram utilizadas uma folha por indivíduo em dez indivíduos ( $n=10$  folhas por espécie) em cada tratamento. O índice de conteúdo de clorofila foi medido utilizando o equipamento clorofiLOG (modelo CFL1030, FALKER, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, BR). Essas medidas foram feitas nas mesmas datas das medidas de trocas gasosas.

## 2.5 Eficiência fotossintética do uso do nitrogênio

Em cinco indivíduos de *E. contortisiliquum* (os mesmos cinco indivíduos utilizados nas medidas destrutivas para determinação da massa seca foliar) foram feitas as análises de nitrogênio foliar. A análise de nitrogênio foliar foi realizada no Laboratório de Análise de Solo Viçosa (Viçosa, MG). A partir dos valores de  $A_{m\acute{a}x}$  e de nitrogênio foi obtida a eficiência fotossintética do uso do nitrogênio (EFUN,  $A_{m\acute{a}x}/N$ ) nas folhas de *E. contortisiliquum*.

## 2.6 Fluorescência da clorofila a

Os mesmos indivíduos utilizados na determinação do índice de conteúdo de clorofila foram utilizados para a medição das variáveis de fluorescência da clorofila a nas plantas de *E. contortisiliquum*. Essas medidas foram feitas nas mesmas datas das medidas de trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila. As medidas das variáveis de fluorescência da clorofila a foram feitas

com um medidor de fluorescência modulado Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Germany, conforme subitem 2.5 no material e métodos do capítulo 1).

## **2.7 Massa seca e área foliar**

A área foliar foi determinada em todas as folhas de cinco indivíduos (os mesmos indivíduos utilizados nas trocas gasosas) de *E. contortisiliquum* com o auxílio de um medidor portátil de área foliar (LI-3000C, Li-Cor Inc., EUA). Essas medidas foram feitas nas mesmas datas das medidas de trocas gasosas. Um outro grupo de cinco indivíduos de *E. contortisiliquum* em cada tratamento foi utilizado para as medidas destrutivas (conforme subitem 2.6 no material e métodos do capítulo 1). A massa seca total foi obtida pela somatória das massas secas de raiz, caule e folhas em um mesmo indivíduo. Usando essa metodologia foi possível obter a massa dos caules, raízes e folhas em cada planta. Nesses mesmos indivíduos foram determinados área foliar média (AFM, área foliar total/número de folhas, cm<sup>2</sup>) e peso seco foliar médio (PSFM, massa seca foliar/número de folhas, g).

## **2.8 Índices biométricos**

Após a determinação dos caracteres morfológicos: área e massa de folhas e massa e comprimento das raízes e caules, das plantas de *E. contortisiliquum* foram calculados os índices biométricos: razão de área foliar (RAF, área foliar total/massa seca total, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>), área foliar específica (AFE, área foliar/massa foliar, cm<sup>2</sup> g<sup>-1</sup>) e razão raiz parte aérea (RRPA, massa seca de raiz/massa seca da parte aérea, g<sup>-1</sup> g<sup>-1</sup>).

## **2.9 Fenologia vegetativa**

O número de folhas, comprimento (cm) e o diâmetro do caule (cm) foram acompanhados semanalmente entre os meses de fevereiro a dezembro de 2014 em 20 indivíduos mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] e 20 indivíduos mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente em cada tratamento na espécie de *E. contortisiliquum*.

Para determinar o desenvolvimento foliar nas plantas de *E. contortisiliquum* duas folhas (n=40 folhas em 20 indivíduos mantidos em [CO<sub>2</sub>]

ambiente e n=40 folhas em 20 indivíduos mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>]) foram marcadas antes de suas aberturas para a determinação do tempo de expansão foliar (TEF, dias<sup>-1</sup>), velocidade de expansão foliar (VEF, cm<sup>2</sup> dias<sup>-1</sup>) e o tempo de vida foliar (TVF, dias<sup>-1</sup>). O comprimento e a largura de cada folha marcada foram anotados semanalmente e quando estes apresentavam crescimento estabilizado foi determinado o período final do tempo de expansão foliar e a área foliar foi determinada multiplicando a largura e comprimento das folhas (AF= largura x comprimento). A velocidade de expansão foliar foi determinada dividindo a área foliar estabilizada pelo período final do tempo de expansão foliar (VEF=AF/TEF). O tempo de vida foliar foi acompanhado semanalmente. O fim do tempo de vida foliar foi considerado quando a folha tornou-se amarelada (cerca de 90% da área foliar total), ou quando a folha sofreu abscisão natural da planta.

## **2.10 Análises estatísticas**

O delineamento experimental das plantas de *E. contortisiliquum* foi em blocos inteiramente casualizados em esquema fatorial 2x6 com duas [CO<sub>2</sub>] (380 ppm e 700 ppm) e seis medidas (julho, agosto, setembro outubro, novembro e dezembro). Calculamos as médias e o erro padrão para todas as variáveis fisiológicas, morfológicas e fenológicas medidas e utilizamos uma análise de variância (ANOVA) para testar diferenças entre os tratamentos. O teste aplicado a posteriori foi o de Tukey a 5% de significância. O programa R (R CORE TEAM, 2014) foi utilizado para as análises estatísticas.

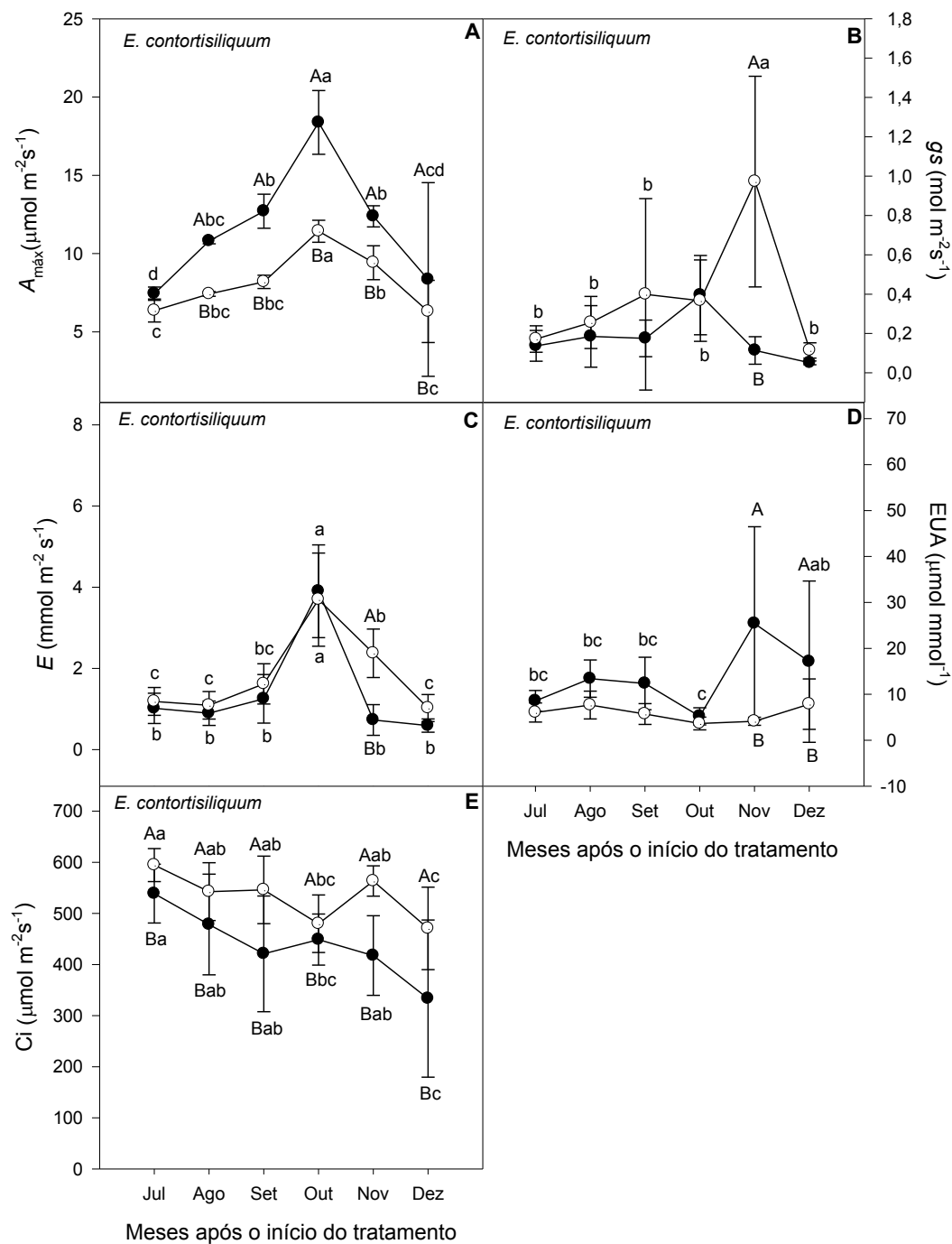
## **3. RESULTADOS**

### **3.1 Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar**

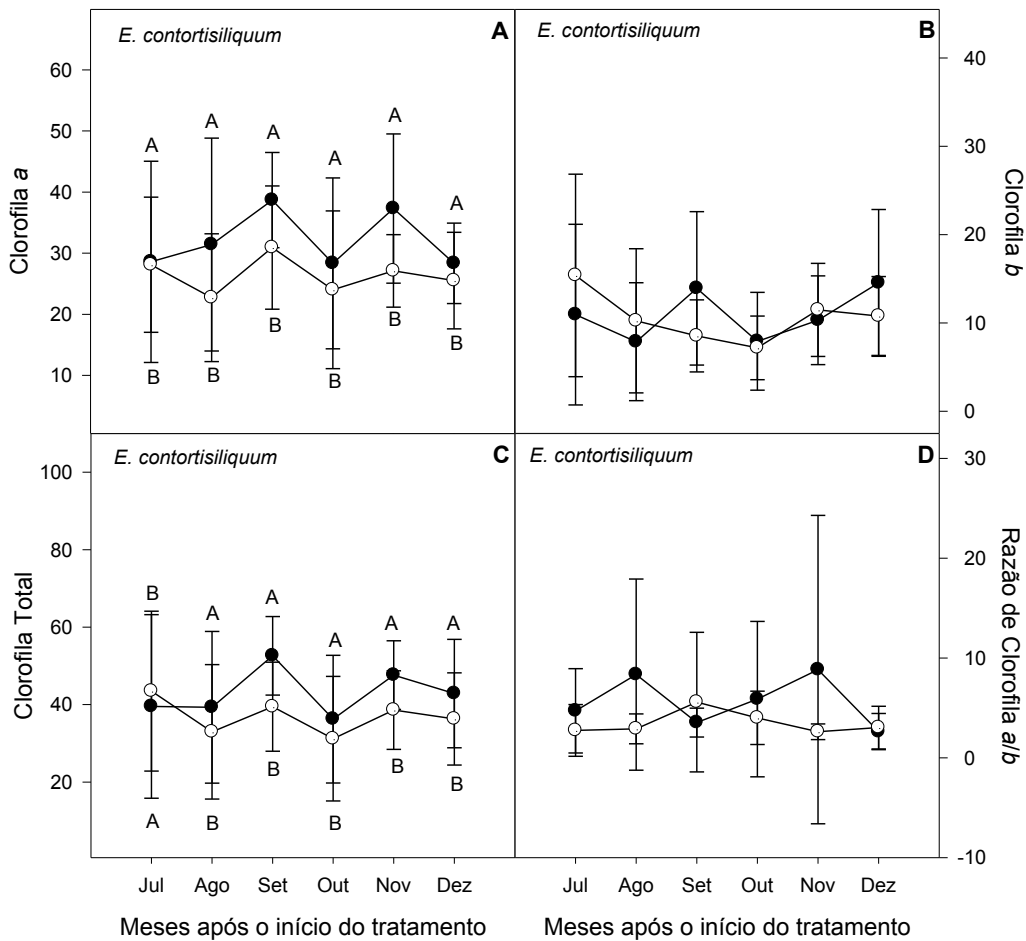
As plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram aumento significativo ( $p < 0,05$ ) na fotossíntese líquida máxima ( $A_{\text{máx}}$ ) nos quatro primeiros meses do experimento, devido há interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 2A). Apenas no mês de novembro houve diminuição significativa ( $p < 0,05$ ) nos valores de condutância estomática ( $g_s$ , Figura 2B) e transpiração ( $E$ , Figura 2C) em plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em

elevada [CO<sub>2</sub>]. Por outro lado, houve aumento significativo na eficiência no uso da água (EUA) nos dois últimos meses, em plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] devido há interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 2D). As plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram redução significativa ( $p < 0,05$ ) durante todo o período de execução do experimento na concentração interna de carbono (C<sub>i</sub>) devido há interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 2E).

Plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram aumento significativo ( $p < 0,05$ ) no índice de conteúdo de clorofila *a* (Figura 3A) e clorofila total (Figura 5C) devido a interação entre CO<sub>2</sub> e período em comparação as plantas em [CO<sub>2</sub>] ambiente. Já para o índice de conteúdo de clorofila *b* (Figura 3B) e razão de clorofilas *a/b* (Figura 5D) não houveram diferença entre os tratamentos.



**Figura 2.** Fotossíntese líquida máxima (A), condutância estomática (B), transpiração (C), eficiência do uso da água (D) e concentração interna de carbono (E) em plantas de *E. contortisiliquum* em  $[\text{CO}_2]$  ambiente ( $\circ$ ) e em elevada  $[\text{CO}_2]$  ( $\bullet$ ). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam  $\pm$  o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de  $\text{CO}_2$  e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento.



**Figura 3.** Índice de conteúdo de clorofila a (A), clorofila b (B), clorofila total (C) e razão de clorofila a/b (D) em plantas de *E. contortisiliquum* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento.

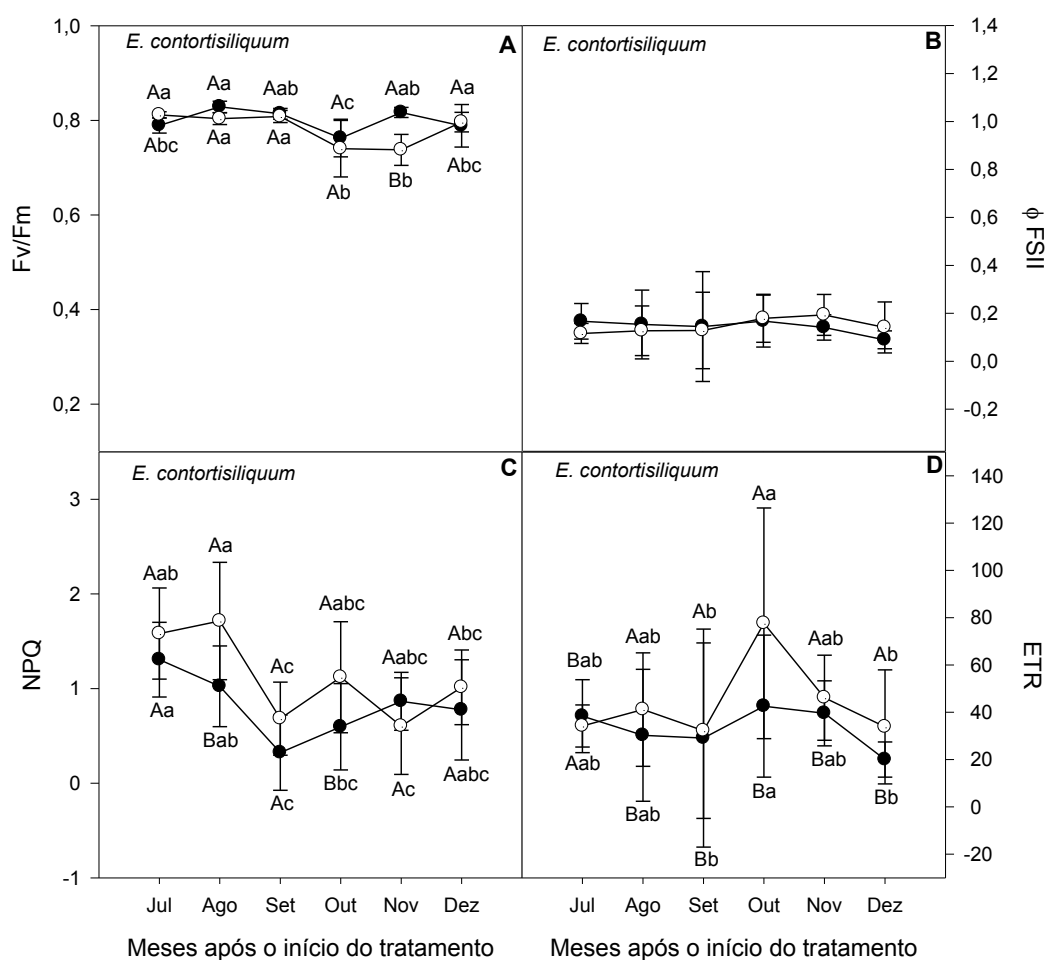
### 3.2 Eficiência fotossintética do uso do nitrogênio

A eficiência fotossintética do uso do nitrogênio (EFUN,  $A_{máx}/N$ ) foi 37,55 nos indivíduos de *E. contortisiliquum* mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente e 56,65 nos indivíduos de *E. contortisiliquum* mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>].

### 3.3 Fluorescência da clorofila a

No mês de novembro as plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram aumento significativo ( $p < 0,05$ ) para a eficiência fotoquímica potencial ( $F_v/F_m$ ) do fotossistema II (FSII) em relação as plantas

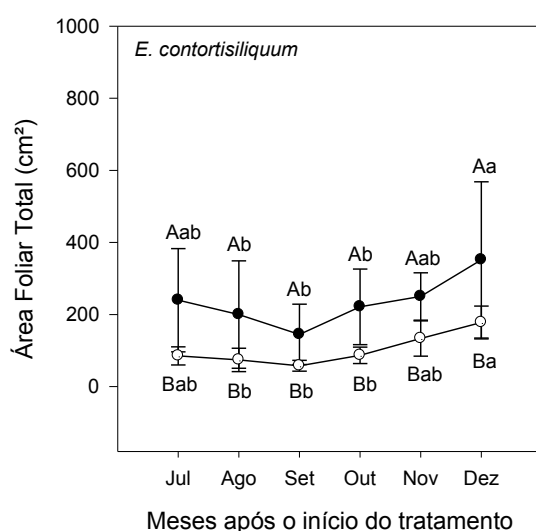
mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente devido a interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 4A). Nos meses de agosto e outubro as plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente apresentaram redução significativa (p<0,05) para coeficiente de extinção não fotoquímica (NPQ) em relação as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente devido a interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 4C). Ao longo de todo o período de medições do experimento as plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram redução significativa (p<0,05) para taxa de transporte de elétrons (ETR) devido a interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 4D). As plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa para eficiência quântica efetiva do FSII ( $\Phi$ FSII, Figura 4B).



**Figura 4.** Eficiência fotoquímica potencial do FSII (A), eficiência quântica efetiva do FSII (B) coeficiente de extinção não fotoquímica (C) e taxa de transporte de elétrons (D) em plantas de *E. contortisiliquum* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●) Os valores representam a média das plantas e as barras indicam  $\pm$  o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento.

### 3.4 Massa seca e área foliar

As plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram aumento significativo ( $p < 0,05$ ) no valor de área foliar ao longo de todos os meses, quando comparadas as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente devido a interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 5). Os indivíduos de *E. contortisiliquum* mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa para massa seca do caule (MSC), massa seca foliar (MSF), massa seca total (MST), área foliar média (AFM), peso seco foliar médio (PSFM) e comprimento da raiz (CR, Tabela 1). Porém, os indivíduos de *E. contortisiliquum* mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram aumento significativo ( $p < 0,05$ ) na massa seca da raiz (MSR) em relação os indivíduos mantidos em [CO<sub>2</sub>] ambiente devido a interação entre CO<sub>2</sub> e período (Tabela 1).



**Figura 5.** Área foliar total em plantas de *E. contortisiliquum* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam  $\pm$  o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento.

**Tabela 1.** Características morfológicas em plantas de *E. contortisiliquum* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm). MSR: massa seca da raiz; MSC: massa seca do caule; MSF: massa seca foliar; MST: massa seca total; AFM: área foliar média; PSFM: peso seco foliar médio; CR: comprimento da raiz. Na coluna, letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre as densidades.

Espécie	CO <sub>2</sub>	MSR (g)	MSC (g)	MSF (g)	MST (g)	AFM (cm <sup>2</sup> )	PSFM (g)	CR (cm)
<i>E. contortisiliquum</i>	380 ppm	18,53 ± 8,33 B	2,45 ± 3,17	2,20 ± 2,78	23,19 ± 13,83	27,61 ± 9,24	3,65 ± 2,06	39,8 ± 4,66
	700 ppm	32,01 ± 11,61 A	6,32 ± 2,64	3,26 ± 0,81	41,60 ± 14,86	48,06 ± 15,51	3,95 ± 1,21	33,8 ± 5,41

### 3.5 Índices biométricos

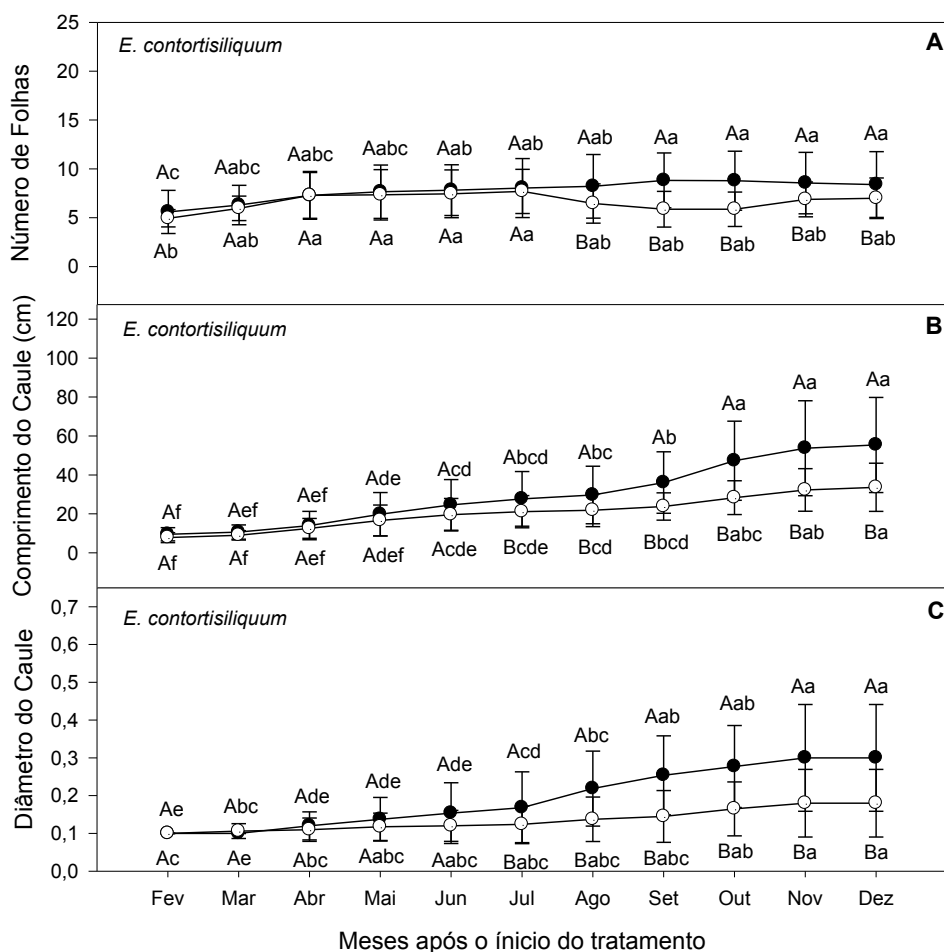
As plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa para razão de área foliar, área foliar específica e razão raiz parte aérea (Tabela 2) em relação as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente.

**Tabela 2.** Índices biométricos em plantas de *E. contortisiliquum* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm). RAF: razão de área foliar; AFE: área foliar específica; RRPA: razão raiz-parte aérea.

Espécie	CO <sub>2</sub>	RAF (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	RRPA (g <sup>-1</sup> g <sup>-1</sup> )
<i>E. contortisiliquum</i>	380 ppm	9,99 ± 5,38	178,33 ± 90,00	7,35 ± 3,25
	700 ppm	13,41 ± 5,16	154,04 ± 37,24	3,31 ± 0,26

### 3.6 Fenologia vegetativa

As plantas de *E. contortissiliquum* em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram aumento significativo (p<0,05) no número de folhas (a partir de Agosto), comprimento do caule e diâmetro do caule (a partir de Julho) em comparação as plantas em [CO<sub>2</sub>] ambiente devido a interação entre CO<sub>2</sub> e período (Figura 6). As plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e em elevada [CO<sub>2</sub>] não apresentaram diferença significativa para tempo de expansão foliar (TEF), velocidade de expansão foliar (VEF) e tempo de vida foliar (TVF, Tabela 3).



**Figura 6.** Número de folhas (A), comprimento do caule (B) e diâmetro do caule (C) em plantas em plantas de *E. contortisiliquum* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (○) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (●). Os valores representam a média das plantas e as barras indicam ± o erro padrão. Letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub> e letras minúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento.

**Tabela 3.** Desenvolvimento foliar em plantas de *E. contortisiliquum* em [CO<sub>2</sub>] ambiente (~380 ppm) e em elevada [CO<sub>2</sub>] (~700 ppm). Dens.: densidade; TEF: tempo de expansão foliar; VEF: velocidade de expansão foliar; TVF: tempo de vida foliar. Na coluna, letras maiúsculas comparam diferenças entre tratamentos de CO<sub>2</sub>.

Espécie	CO <sub>2</sub>	TEF (dias <sup>-1</sup> )	VEF (cm <sup>2</sup> /dias <sup>-1</sup> )	TVF (dias <sup>-1</sup> )
<i>E. contortisiliquum</i>	380 ppm	32,84 ± 6,93	1,76 ± 0,96	230,34 ± 45,35
	700 ppm	30,25 ± 3,26	2,13 ± 1,66	208,42 ± 30,09

#### 4. DISCUSSÃO

A maior  $A_{m\acute{a}x}$  em plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada  $[CO_2]$  pode estar relacionada com o aumento da disponibilidade de carbono a ser captado pelas folhas (CEULEMANS et al., 1999) resultando assim, em um estímulo da fotossíntese (POLLEY et al., 2003). Os estômatos na maioria das plantas tendem a fechar com o incremento da  $[CO_2]$  (AINSWORTH e ROGER, 2007). Entretanto, nem todas as plantas respondem ao incremento da  $[CO_2]$  com uma redução na condutância estomática, como evidenciado por Curtis (1996), que não encontrou evidências de resposta significativa ao incremento  $[CO_2]$  em 41 espécies lenhosas. Mesmo sem alteração nos valores de  $E$ , o aumento da  $A_{m\acute{a}x}$  auxiliou no aumento dos valores da EUA nos últimos dois meses do experimento em nas plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada  $[CO_2]$ .

A diminuição nos valores de  $A_{m\acute{a}x}$  a partir do mês de novembro em plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada  $[CO_2]$  ocorreu possivelmente por causa de um conjunto de processos fisiológicos que causam diminuição da capacidade fotossintética em plantas mantidas em atmosfera enriquecida com  $CO_2$ , comum em plantas  $C_3$  (STITT, 1991) como é o caso de *E. contortisiliquum*. A diminuição da fotossíntese geralmente ocorre devido à inibição da expressão dos genes relacionados à fotossíntese, particularmente aqueles que codificam a síntese da Rubisco, causada pelo acúmulo dos açúcares (principalmente a sacarose) nas folhas (FARRAR et al., 2000; LONG et al., 2004; STITT, 1991;). Esse mecanismo é geralmente encontrado em folhas jovens e leva à aclimação das plantas pela elevada  $[CO_2]$ . Um outro fator que resulta na aclimação da  $A_{m\acute{a}x}$ , é a baixa disponibilidade de nitrogênio (N) no solo (AINSWORTH e LONG, 2005; ISOPP et al., 2000). A eficiência fotossintética do uso do nitrogênio (EFUN) foi baixa nos indivíduos de *E. contortisiliquum* (tanto em  $[CO_2]$  ambiente quanto em elevada  $[CO_2]$ ). Assim, aliado aos baixos valores de N no solo *E. contortisiliquum* apresenta baixa EFUN o que resultou possivelmente na aclimação na  $A_{m\acute{a}x}$ , tanto nas plantas mantidas em  $[CO_2]$  ambiente quanto em elevada  $[CO_2]$ .

O aumento nos valores do índice de conteúdo de clorofila *a* indica maior investimento no aparato fotossintético. Os resultados obtidos com *E. contortisiliquum* sugerem que as plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] investiram mais na formação do fotossistema II (PAULA et al., 2005) do que as plantas mantidas em [CO<sub>2</sub>] ambiente e pode estar ligado em investimento para aumentar a captação de luz para realização da fotossíntese. Scaloni et al. (2002) afirmam que o aumento da clorofila *b* nas folhas é uma característica importante, porque a clorofila *b* capta energia de outros comprimentos de onda e a transfere para a clorofila *a* que efetivamente atua nas reações fotoquímicas da fotossíntese. Em adição, o acréscimo nos valores de teor de clorofila *b* indicam que há um investimento na formação do complexo antena. Em nosso experimento ficou evidenciado que as plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] apresentaram investimento apenas na formação do fotossistema II.

Algumas espécies de plantas são capazes de responderem a elevada [CO<sub>2</sub>] com um incremento nos valores de Fv/Fm (LI et al., 2008). O incremento nos valores de Fv/Fm nas plantas de *E. contortisiliquum* (no mês de novembro) mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>], provavelmente foi devido a resposta da planta ao incremento de CO<sub>2</sub>, garantindo uma maior eficiência de captura, ou de uso da luz, estável e sem indício de fotoinibição (RIBEIRO et al., 2005). O decréscimo nos valores de NPQ, em *E. contortisiliquum* (nos meses de agosto e outubro) mantidos em elevada [CO<sub>2</sub>], indica um maior investimento nos processos fotoquímicos e uma menor dissipação de luz em forma de calor das folhas nas plantas mantidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>. De acordo com BAKER et al. (2007), os valores de NPQ permitem quantificar a dissipação de luz em forma de calor nas plantas, porém, não permite uma avaliação direta da proporção de alteração no fotossistema II. A diminuição nos valores de ETR das plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] foi possivelmente devido à baixa disponibilidade de nutrientes no solo utilizado, como por exemplo, o nitrogênio que afeta a resposta fotoquímica da fotossíntese em elevada [CO<sub>2</sub>] (Stitt e Krapp 1999).

Em plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] foi encontrado maiores valores de área foliar. De um modo geral espécies

lenhosas tendem a aumentar a área foliar quando mantidas em elevadas [CO<sub>2</sub>] (AINSWORTH e LONG, 2005) o que pode causar aumento na interceptação de luz pelas folhas e diminuir a disponibilidade de irradiância para as espécies nos estratos inferiores da vegetação (WARD e STRAIN, 1999). De acordo com Jones e McLeod (1990) o acréscimo nos valores de AF em plantas mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>] é possivelmente devido a uma maior retenção de fotoassimilados, provocando um aumento da área foliar com o propósito de aumentar a superfície fotossintética. De acordo com esses autores, não há consenso sobre os efeitos quantitativos do aumento da [CO<sub>2</sub>] no desenvolvimento das plantas devido às diferenças entre as espécies e também, porque o efeito de fatores ambientais pode limitar a resposta da planta.

Como o solo onde as plantas de *E. contortisiliquum* cresceram permaneceu úmido, a água proporcionou que os nutrientes ficassem prontamente disponíveis para a absorção radicular (KÖRNER, 2006) o que possivelmente resultou na maior MSR de plantas de *E. contortisiliquum* mantidas em elevada [CO<sub>2</sub>]. De acordo com Ronquim et al., (2009) e Khurana e Singh (2001) maior alocação de biomassa para os órgãos vegetais ( como o sistema radicular) responsáveis pela captação de recursos limitantes indica sucesso para o crescimento das espécies vegetais. A capacidade de alocar mais recursos para o sistema radicular pode ser uma estratégia que explica a ampla distribuição de espécies arbóreas nos ecossistemas (RONQUIM et al., 2009), como é o caso do *E. contortisiliquum*.

A elevada [CO<sub>2</sub>] em plantas de *E. contortisiliquum* favoreceu o incremento do número de folhas, comprimento e diâmetro do caule, sendo que esse aumento aconteceu possivelmente devido a uma maior retenção de fotoassimilados para a parte aérea. Em elevadas [CO<sub>2</sub>] as respostas dependem da espécie, do parâmetro e da fase do experimento analisada. O maior número de folhas poderia estar relacionado à maior retenção das folhas antigas (ou menor taxa de queda de folhas) e não devido a uma maior produção de folhas novas (MARABESI, 2007). Porém, em nosso experimento o tempo de vida foliar (TVF) não se alterou em *E. contortisiliquum*, assim o maior número de folhas é devido ao aumento da produção foliar.

## 5. CONCLUSÕES

O aumento da  $[CO_2]$  favoreceu a espécie generalista  $C_3$  (*E. contortisiliquum*) em seu desenvolvimento inicial com maiores valores de fotossíntese (nos meses de agosto, setembro e outubro), eficiência do uso da água e menores valores de condutância estomática, transpiração (no mês de novembro). Em *E. contortisiliquum* a aclimação da  $A_{máx}$  ( no mês de novembro) ocorreu devido à baixa eficiência fotossintética no uso do nitrogênio tanto nas plantas mantidas em  $[CO_2]$  ambiente como em elevada  $[CO_2]$ .

O tempo de exposição a elevadas  $[CO_2]$  pode ter sido baixo para resultar na maior produção de matéria seca para as plantas de *E. contortisiliquum*. A maior MSR em *E. contortisiliquum* pode ser uma característica que beneficiará essa espécie na competição por água, principalmente em ambientes secos sazonalmente.

O maior investimento em alocação de biomassa para órgãos que captam recursos limitantes é uma característica importante em espécies que ocorrem em diversos tipos vegetacionais (generalistas).

## 6. REFERÊNCIAS

AIDAR, M.P.M.; MARTINEZ, C.A.; COSTA, P.M.F; DIETRICH, S.M.C.; BUCKERDGE, M.S. **Effect of atmospheric  $CO_2$  enrichment on the establishment of seedlings of jatobá, *Hymenaea courbaril* L.(Leguminosae, Caesalpinioideae).** Biota Neotropica, v. 2, n. 1, p. 1-10, 2002.

AINSWORTH, E. A.; LONG, S.P. **What have we learned from 15 years of free-air  $CO_2$  enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising  $CO_2$ .** New Phytologist, v. 165, n. 2, p. 351-372, 2005.

AINSWORTH, E.A.; ROGERS, A. **The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO<sub>2</sub>]: mechanisms and environmental interactions.** Plant, cell & environment, v. 30, n. 3, p. 258-270, 2007.

ARAÚJO, A.P.; PAIVA SOBRINHO, S. **Germination and production of seedlings of tamboril (*Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong) on different substrates.** Revista Árvore, v. 35, n. 3, p. 581-588, 2011.

BAKER, N.R.; HARBINSON, J.; KRAMER, D.M. **Determining the limitations and regulation of photosynthetic energy transduction in leaves.** Plant, Cell & Environment, v. 30, n. 9, p. 1107-1125, 2007.

BERNSTEIN, L.; BOSCH, P.; CANZIANI, O.; CHEN, Z. **Summary for policymakers. Cambridge: Intergovernmental Panel on Climate Change,** 2007. Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

BORLAUG, N.E. **Feeding a world of 10 billion people: the miracle ahead.** In Vitro Cellular & Developmental Biology-Plant, v. 38, n. 2, p. 221-228, 2002.

BOSCHILIA, S.M.; THOMAZ, S.M.; PIANA, P.A. **Plasticidade morfológica de *Salvinia herzogii* (de La Sota) em resposta à densidade populacional.** Acta Scientiarum. Biological Sciences, v. 28, n. 1, p. 35-39, 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?** IN: REGO, G.M.; NEGRELLE, R.R.B.; MORELLATO, L.P.C. Fenologia – Ferramenta para conservação e manejo de recursos vegetais arbóreos (Editores Técnicos). Colombo, PR: Embrapa Florestas, 2007 (prelo).

CASAZZA, G.; BARBERIS, G.; MINUTO, L. **Ecological characteristics and rarity of endemic plants of the Italian Maritime Alps**. *Biological Conservation*, v. 123, n. 3, p. 361-371, 2005.

CEULEMANS, R.; JANSSENS, I. A.; JACH, M. E. **Effects of CO<sub>2</sub> Enrichment on Trees and Forests: Lessons to be Learned in View of Future Ecosystem Studies**. *Annals of Botany*, v. 84, n. 5, p. 577-590, 1999.

CURTIS, P.S. **A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide**. *Plant, Cell & Environment*, v. 19, n. 2, p. 127-137, 1996.

EMBRAPA. Centro Nacional de Pesquisa de Solos (Rio de Janeiro, RJ). **Sistema brasileiro de classificação de solos**. – Rio de Janeiro: EMBRAPA-SPI, 2009.

FARRAR, J.; POLLOCK, C.; GALLAGHER, J. **Sucrose and the integration of metabolism in vascular plants**. *Plant Science*, v. 154, n. 1, p. 1-11, 2000.

FRANCO, A.A.; RESENDE, A.S.; CAMPELLO, E.F.C. **Importância das leguminosas arbóreas na recuperação de áreas degradadas e na sustentabilidade de sistemas agroflorestais**. *Sistemas Agroflorestais e Desenvolvimento Sustentável, Mato Grosso do Sul*, p. 1-24, 2003.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M.S. **Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais**. *Revista Brasileira de Botânica*, v. 33, n. 1, p. 1-12, 2010.

HARIDASAN, M. **Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado**. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, v. 12, n. 1, p. 54-64, 2000.

HUGHES, L. **Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?**. *Trends in ecology & evolution*, v. 15, n. 2, p. 56-61, 2000.

IBGE, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Disponível em: <<http://www.cidades.ibge.gov.br/xtras/perfil.php?lang=&codmun=312600&search=minas-gerais|florestal|infograficos:-informacoes-completas>> Acesso em 01 de junho de 2015.

INMET, Instituto Nacional de Meteorologia. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/>> Acesso em 19 de maio de 2015.

IPCC, 2014: **Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change** [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.

ISOPP, H.; FREHNER, M.; LONG, S.P.; NÖSBERGER J. **Sucrose-phosphate synthase responds differently to source-sink relations and to photosynthetic rates: *Lolium perenne* L. growing at elevated  $p_{CO_2}$  in the field.** Plant, Cell & Environment, v. 23, n. 6, p. 597-607, 2000.

JONES, R.H.; MCLEOD, K.W. **Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallowtree and Carolina ash seedlings.** Forest Science, v. 36, n. 4, p. 851-862, 1990.

KHURANA, E.K.T.A.; SINGH, J.S. **Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review.** Environmental conservation, v. 28, n. 01, p. 39-52, 2001.

KLINK, C.A.; MACHADO, R.B. **A conservação do Cerrado brasileiro.** Megadiversidade, v. 1, n. 1, p. 147-155, 2005.

KÖRNER, Christian. **Plant CO<sub>2</sub> responses: an issue of definition, time and resource supply.** New phytologist, v. 172, n. 3, p. 393-411, 2006.

KREBS, C.J. Ecology: **The Experimental Analysis of Distribution and Abundance (6th Edition) Loose Leaf** – December 27, 2009.

LAJTHA, K.; WHITFORD, W.G. **The effect of water and nitrogen amendments on photosynthesis, leaf demography, and resource-use efficiency in *Larrea tridentata*, a desert evergreen shrub.** Oecologia, v. 80, n. 3, p. 341-348, 1989.

LI, Q.M.; LIU, B.B.; WU, Y.; ZOU, Z.R. **Interactive effects of drought stresses and elevated CO<sub>2</sub> concentration on photochemistry efficiency of cucumber seedlings.** Journal of integrative plant biology, v. 50, n. 10, p. 1307-1317, 2008.

LIMA, R. S.; OLIVEIRA, P. L.; RODRIGUES, L.R. **Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes.** Revista Brasileira de Botânica, v. 32, n. 2, p. 361-374, 2009.

LONG, St.P.; AINSWORTH, E.A.; ROGERS, A.; ORT, D.R. **Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the Future\***. Annu. Rev. Plant Biol., v. 55, p. 591-628, 2004.

MALAVASI, U.C.; MALAVASI, M.M. **Dormancy breaking and germination of *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong seed.** Brazilian Archives of Biology and Technology, v. 47, n. 6, p. 851-854, 2004.

MALHI, Y.; PHILLIPS, O.L. **Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis.** Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, v. 359, n. 1443, p. 549-555, 2004.

MARABESI, M.A. **Efeito do alto CO<sub>2</sub> no crescimento inicial e na fisiologia da fotossíntese em plântulas *Senna alata* (L.) Roxb.** 2007. Tese de Doutorado. Instituto de Botânica.

MESQUITA, A. L. **Revisão taxonômica do gênero *Enterolobium contortisiliquum* (Mimosoideae), para a região neotropical.** Dissertação de mestrado, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 1990.

MUÑIZ, G.D. **Anatomia da madeira de espécies arbóreas da Floresta Estacional semidecidual de Misiones, Argentina.** Tese para o concurso de professor titular, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1993.

NOBRE, C.A.; SAMPAIO, G.; SALAZAR, L. **Mudanças climáticas e Amazônia.** Ciência e Cultura, v. 59, n. 3, p. 22-27, 2007.

PAULA, S.M.; NAVES, E.R.; FRANCO, I.M.; PADUA, K.J.M.; SILVA, K.R.; FERNANDES, W.P.; MOREIRA, A.S.F.P. **Desempenho fotossintético de folhas jovens e maduras de *Vochysia cinnamomea* (Vochysiaceae) em áreas de cerrado rupestre intactas e pós-queimada.** Bioscience Journal, v. 31, n. 2, 2014.

PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; DIAZ, S.; GARNIER, E.; LAVOREL, S.; POORTER, H.; JAUREGUIBERRY, P.; BRET-HARTE, M.S.; CORNWELL, W.K.; CRAINE, J.M., GURVICH, D.E; URCELAY, C.; VENEKLAAS, E.J.; REICH, P.B.; POORTER, L.; WRIGHT, I.J.; RAY, P.; ENRICO, L.; PAUSAS, J.G.; VOS, A.C.; BUCHMANN, N.; FUNES, G.; QUÉTIER, F.; HODGSON, J.G.; THOMPSON, K.; MORGAN, H.D.; STEEGER, H. TER; HEIJDEN, A. VAN DER; SACK, L.; BLONDER, B; POSCHOLD, P.; VAIERETTI, M.V.; CONTI, G.; STAVER, A.C.; AQUINO, S.; CORNELISSEN, J.H.C. **New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide.** Australian Journal of Botany, v. 61, n. 3, p. 167-234, 2013.

PETERS, R.L.; DARLING, J.D.S. **The greenhouse effect and nature reserves.** Bioscience, p. 707-717, 1985.

POLLEY, H.W.; JOHNSON, H.B.; DERNER, J.D. **Increasing CO<sub>2</sub> from subambient to superambient concentrations alters species composition**

**and increases above-ground biomass in a C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> grassland.** *New Phytologist*, v. 160, n. 2, p. 319-327, 2003.

PRADO, C.H.B de A.; MORAES, J.A.P.V. **Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions.** *Photosynthetica*, v. 33, n. 1, p. 103-112, 1997.

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

RIBEIRO, R.V.; SOUZA, G.M.; OLIVEIRA, R.F.; MACHADO, E.C. **Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions.** *Brazilian Journal of Botany*, v. 28, n. 1, p. 149-161, 2005.

RONQUIM, C.C.; PRADO, C.H.; SOUZA, J.P. **Growth, photosynthesis and leaf water potential in young plants of *Copaifera langsdorffii* Desf.(Caesalpinaceae) under contrasting irradiances.** *Brazilian Journal of Plant Physiology*, v. 21, n. 3, p. 197-208, 2009.

SAMPAIO, G. et al. **A atmosfera e as Mudanças Climáticas.** *Biologia & Mudanças Climáticas no Brasil.* MS Buckeridge (org.), Rima Editora, São Carlos, p. 5-28, 2008.

SCALON, S.D.P.; MUSSURY, R.M.; RIGONI, M.R.; VERALDO, F. **Crescimento inicial de mudas de espécies florestais nativas sob diferentes níveis de sombreamento.** *Revista árvore*, v. 26, n. 1, p. 1-5, 2002.

SIMMS, A.; REID, H. **Up in smoke ? Latin America and the Caribbean.** The threat from climate change to the environment and human development. New Economics Foundation, London, 48 pp, 2006.

SIQUEIRA, M.D.; PETERSON, A.T. **Consequences of global climate change for geographic distributions of cerrado tree species.** *Biota Neotropica*, v. 3, n. 2, p. 1-14, 2003.

STITT, M. **Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells.** *Plant, Cell & Environment*, v. 14, n. 8, p. 741-762, 1991.

STITT, M.; KRAPP, A. **The interaction between elevated carbon dioxide and nitrogen nutrition: the physiological and molecular background.** *Plant, Cell & Environment*, v. 22, n. 6, p. 583-621, 1999.

VALE, M.M.; ALVES, M.A.S.; LORINI, M.L. **Mudanças climáticas: desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade brasileira.** *Oecologia Brasiliensis*, v. 13, n. 3, p. 518-535, 2009.

WALTHER, G.R.; POST, E.; CONVEY, P.; MENZEL, A.; PARMESAN, C.; BEEBEE, T.J.; BAIRLEIN, F. **Ecological responses to recent climate change.** *Nature*, v. 416, n. 6879, p. 389-395, 2002.

WALTHER, G.R.; BERGER, S.; SYKES, M.T. **An ecological 'footprint' of climate change.** *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, v. 272, n. 1571, p. 1427-1432, 2005.

WARD, J.K.; STRAIN, B.R. **Elevated CO<sub>2</sub> studies: past, present and future.** *Tree Physiology*, v. 19, n. 4-5, p. 211-220, 1999.

## **7. CONCLUSÕES GERAIS**

Este estudo pode auxiliar no entendimento das relações competitivas das plantas de *H. stigonocarpa* e *M. minutiflora* frente às novas condições climáticas do planeta, facilitando a aplicação de técnicas de manejo mais

eficientes no controle de espécies invasoras em áreas de Cerrado. Em adição, as respostas apresentadas por *E. contortisiliquum* podem auxiliar no entendimento dos efeitos isolados do aumento da [CO<sub>2</sub>] no desenvolvimento de espécies generalistas (*E. contortisiliquum*) frente as mudanças climáticas globais.

Portanto, sob as condições climáticas previstas, como o aumento da [CO<sub>2</sub>], plântulas de *H. stigonocarpa* poderão apresentar melhores respostas ecofisiológicas, o que poderá resultar em melhor capacidade competitiva nos estágios iniciais de seu crescimento com espécies herbáceas. Com isso, *H. stigonocarpa* por ser endêmica e adaptada as condições ambientais encontradas no Cerrado (solos pobres e precipitação sazonal) deverá se beneficiar mais que *M. minutiflora* no desenvolvimento inicial, ainda que outros parâmetros, como temperatura e disponibilidade de água, provavelmente alterados por conta das mudanças climáticas, não tenham sido considerados nesse trabalho.