

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

**Desempenho morfofisiológico de *Coffea arabica* L em resposta à inoculação
com fungos micorrízicos arbusculares e à concentração de CO₂**

Angélica Tomazeli da Silva
Doctor Scientiae

VIÇOSA - MINAS GERAIS
2026

ANGÉLICA TOMAZELI DA SILVA

Desempenho morfofisiológico de *Coffea arabica* L em resposta à inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e à concentração de CO₂

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Fabio Murilo da Matta

Coorientadores: Samuel C. Vitor Martins
Marliane de C. S. da
Silva

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

S586d
2026

Silva, Angélica Tomazeli da, 1992-
Desempenho morfofisiológico de *Coffea arabica* L. em
resposta à inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e à
concentração de CO₂ / Angélica Tomazeli da Silva. – Viçosa,
MG, 2026.

1 tese eletrônica (84 f.): il. (algumas color.).

Inclui apêndices.

Orientador: Fábio Murilo DaMatta.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Vegetal, 2026.

Referências bibliográficas: f. 43-54.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2026.401>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Café - Metabolismo - Efeito do dióxido de carbono
atmosférico. 2. Café - Metabolismo - Efeito dos fungos do solo.
I. DaMatta, Fábio Murilo, 1966-. II. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de
Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal. III. Título.

CDD 22. ed. 572.42393

ANGÉLICA TOMAZELI DA SILVA

Desempenho morfofisiológico de *Coffea arabica* L em resposta à inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e à concentração de CO₂

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Fisiologia Vegetal, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 4 de março de 2026.

Assentimento:

Angélica Tomazeli da Silva
Autora

Fabio Murilo da Matta
Orientador

Essa tese foi assinada digitalmente pela autora em 08/07/2026 às 12:16:37 e pelo orientador em 09/07/2026 às 19:29:02. As assinaturas têm validade legal, conforme o disposto na Medida Provisória 2.200-2/2001 e na Resolução nº 37/2012 do CONARQ. Para conferir a autenticidade, acesse <https://siadoc.ufv.br/validar-documento>. No campo 'Código de registro', informe o código **SEB9.Y8I9.I5YC** e clique no botão 'Validar documento'.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi realizado com o apoio das seguintes agências de pesquisa brasileiras: Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001, Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) e Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Agradeço primeiramente a Deus, em quem sempre busquei forças e conforto, mesmo quando tudo parecia desmoronar.

Agradeço imensamente aos meus pais, Elisa e Jovenilo, que nunca mediram esforços para minha formação. Mesmo com o coração doendo pela saudade e pelos momentos que deixaram de ser compartilhados, sempre lutaram para nunca deixar faltar nada e para que eu conseguisse alcançar cada degrau que me dispus a subir. Se eu cheguei até aqui foi porque vocês me ajudaram. Muito obrigada por tudo. E aos meus irmãos, Izael e Giovanin, pelo cuidado, apoio e ajuda que sempre deram. Amo demais vocês. Agradeço também a toda a minha família que esteve comigo me apoiando nesse processo.

Expresso minha gratidão também a Universidade Federal de Viçosa, em especial ao Programa de Pós graduação em Fisiologia Vegetal (PPGFV) pelo espaço físico e os conhecimentos adquiridos durante esta etapa da minha formação, e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado pelo incentivo financeiro.

Agradeço imensamente ao meu orientador, Fabio Murilo Damatta, pela amizade, pela paciência enorme que teve comigo, pelos ensinamentos, conselhos, orientação e pela confiança depositada em mim para a execução deste projeto. Aprendi muito durante este período, e agradeço muito por esta oportunidade que me foi concedida.

Expresso meus sinceros agradecimentos aos membros da avaliadora: Profº Paulo Cezar Cavatte, profº Samuel Cordeiro Vitor Martins, profª Marliane de Cassia Soares da Silva, profº Auxiliadora Oliveira Martins, pelo seu tempo, pelos conhecimentos compartilhados e contribuições para este trabalho.

Agradeço imensamente a Thais Marcchiori pelo apoio incondicional, e por sempre acreditar que eu seria capaz, mesmo quando nem eu mesma acreditava. Por me incentivar em cada passo e acreditar que eu conseguiria. Obrigada pelos conselhos, pelo carinho, compreensão, respeito e companheirismo e por nunca me deixar abater pelas dificuldades enfrentadas, e sempre me apoiar em tudo. Você é parte importante de tudo isso.

Agradeço aos colegas e amigos da pós-graduação: Yara Araújo, João Paulo, Jailson Castro, Carlos (Juninho), pelos momentos compartilhados de conhecimentos e risadas, e pelos auxílios na execução das análises e coletas de dados.

Agradeço também ao Prof. Danilo Daloso e ao grupo ForCE Metabolômica (UFC) pelo apoio na execução das análises de perfil metabólico. Estendo também os meus agradecimentos ao Centro de Análise de Biomoléculas (NuBioMol – UFV), sob a coordenação do Prof. Humberto Ramos, pelas contribuições essenciais para a execução das análises de perfil hormonal.

Expresso minha gratidão também aos servidores da UFV pelo auxílio prestado durante esse período. Estendo meus agradecimentos também aos demais professores pelos conhecimentos compartilhados ao longo do curso.

A todos vocês muito obrigada!

“Não fui eu que lhe ordenei? Seja forte e corajoso! Não se apavore, nem se desanime, pois o Senhor, o seu Deus, estará com você por onde você andar”.

Josué 1:9

RESUMO

SILVA, Angélica Tomazeli da, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, março de 2026. **Desempenho morfofisiológico de *Coffea arabica* L em resposta à inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e à concentração de CO₂.** Orientador: Fabio Murilo da Matta. Coorientadores: Samuel Cordeiro Vitor Martins e Marliane de Cassia Soares da Silva.

O aumento da concentração atmosférica de CO₂ (Ca) constitui uma das principais mudanças globais com potenciais impactos sobre culturas de importância econômica, como *Coffea arabica*. Embora a elevação da Ca possa estimular a fotossíntese e o crescimento de plantas C₃, podem ocorrer alterações na partição de biomassa, na nutrição mineral e nas limitações à fotossíntese. Paralelamente, a associação com fungos micorrízicos arbusculares (FMA) pode modular respostas fisiológicas e nutricionais das plantas. Diante desse contexto, avaliou-se o desempenho morfofisiológico de mudas de cafeeiro cultivadas sob duas concentrações de CO₂ (425 ppm – ambiente; 700 ppm – elevado) e duas condições de inoculação (comunidade nativa de FMA (-M) e suplementação com inóculo adicional (+M)), em delineamento inteiramente casualizado, em arranjo fatorial 2 × 2. Foram analisados parâmetros de crescimento e partição de biomassa, colonização micorrízica, trocas gasosas, fluorescência da clorofila a, curvas A/C_c, limitações à fotossíntese, teores foliares de N e P, além de perfis metabólico e hormonal. A elevada concentração de CO₂ promoveu aumentos na assimilação líquida de carbono e na eficiência do uso da água, acompanhados por reduções na condutância estomática, sem evidências de retroregulação fotossintética. A performance fotossintética e suas limitações foram predominantemente governadas pelo fator CO₂, enquanto a micorrização contribuiu para o aumento da capacidade bioquímica da fotossíntese. Observou-se maior acúmulo de biomassa em resposta tanto ao eCO₂ quanto à micorrização, com efeitos essencialmente aditivos, enquanto a partição de assimilados foi principalmente influenciada pela associação micorrízica, resultando em maior alocação de biomassa para o sistema radicular. A inoculação com FMA elevou a taxa de colonização micorrízica, promoveu modificações na arquitetura radicular e contribuiu para maior absorção de nutrientes, especialmente P. As respostas à interação entre eCO₂ e FMA foram limitadas para a maioria das variáveis, mas mais evidentes nos perfis metabólico e hormonal, indicando uma complexa reorganização do metabolismo central e do balanço regulatório. De modo geral, os resultados indicam que a associação micorrízica pode atuar de forma adicional aos efeitos benéficos da elevada concentração de CO₂ sobre

o crescimento e a performance fotossintética do cafeeiro, contribuindo para maior eficiência no uso de recursos, ainda que acompanhada por ajustes na composição bioquímica das folhas. Esses achados ampliam a compreensão dos mecanismos integrados que regulam o balanço de carbono e a nutrição em cafeeiros sob condições de CO₂ elevado, fornecendo subsídios para estratégias de manejo mais sustentáveis da cultura.

Palavras-chave: Cafeeiro; eCO₂; fungos micorrízicos arbusculares; metabolismo vegetal; partição de assimilados; trocas gasosas.

ABSTRACT

SILVA, Angélica Tomazeli da, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, March, 2026. **Morphophysiological performance of *Coffea arabica* L. in response to inoculation with arbuscular mycorrhizal fungi and CO₂ concentration.** Adviser: Fabio Murilo da Matta. Co-advisers: Samuel Cordeiro Vitor Martins and Marliane de Cassia Soares da Silva.

The increase in atmospheric CO₂ concentration (Ca) is one of the major global changes with potential impacts on economically important crops such as *Coffea arabica*. Although elevated Ca may stimulate photosynthesis and growth in C3 plants, it can also lead to changes in biomass partitioning, mineral nutrition, and photosynthetic limitations. In parallel, the association with arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) may modulate plant physiological and nutritional responses. Within this context, the morphophysiological performance of coffee seedlings was evaluated under two CO₂ concentrations (425 ppm – ambient; 700 ppm – elevated) and two inoculation conditions (native AMF community (M) and supplementation with additional inoculum (+M)) in a completely randomized design with a 2 × 2 factorial arrangement. Parameters related to growth and biomass partitioning, mycorrhizal colonization, gas exchange, chlorophyll a fluorescence, A/Cc curves, photosynthetic limitations, leaf N and P contents, as well as metabolic and hormonal profiles were analyzed. Elevated CO₂ increased net carbon assimilation (A) and water-use efficiency, accompanied by reductions in stomatal conductance, with no consistent evidence of photosynthetic downregulation. Photosynthetic performance and its limitations were predominantly governed by the CO₂ factor, whereas mycorrhization contributed to increasing the biochemical capacity of photosynthesis. Greater biomass accumulation was observed in response to both elevated CO₂ and mycorrhization, with essentially additive effects, while assimilate partitioning was mainly influenced by the mycorrhizal association, resulting in greater allocation of biomass to the root system. AMF inoculation increased mycorrhizal colonization rates, promoted changes in root architecture, and enhanced nutrient uptake, particularly P. Responses to the interaction between elevated CO₂ and AMF were limited for most variables, but were more evident in the metabolic and hormonal profiles, indicating a complex reorganization of central metabolism and regulatory balance. In general, the results indicate that the mycorrhizal association can act additionally to the beneficial effects of elevated CO₂ concentration on the growth and photosynthetic performance of coffee plants, contributing to greater resource-use efficiency, even though accompanied by changes in leaf biochemical

composition. These findings broaden the understanding of the integrated mechanisms that regulate carbon balance and nutrition in coffee plants under elevated CO₂ conditions, providing insights for more sustainable crop management strategies.

Keywords: Coffee plant; eCO₂; arbuscular mycorrhizal fungi; plant metabolism; assimilate partitioning; gas exchange.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Taxa de colonização micorrízica de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$). 62

Figura 2: (A) Assimilação líquida de CO₂ (A), (B) Condutância estomática (g_s), (C) Taxa de transpiração (E), (D) Concentração de CO₂ na cavidade subestomática (C_i), (E) Eficiência do uso da água (EUA), (F) Taxa de transporte de elétrons (ETR), (G) Razão R_p/A_b e de plantas de café cultivadas e (H) Respiração noturna (R_n) de plantas de café em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$). 63

Figura 3. (A) Velocidade máxima aparente de carboxilação da RubisCO (V_{cmax}), (B) Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}), (C) Gradiente de concentração de CO₂ das cavidades subestomáticas aos sítios de carboxilação ($C_i - C_c$), (D) Concentração de CO₂ no cloroplasto (C_c), (E) Condutância mesofilica ao CO₂ (g_m) e (F) Razão g_m/g_s de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$). 65

Figura 4. (A) Concentração foliar de nitrogênio (N) e (B) Fósforo (P) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm) e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Tukey; $n = 6 \pm EP$). 67

Figura 5. (A) Ácido abscísico (ABA), (B) Aminociclopropano carboxilato (ACC), (C) Metil jasmonato (MeJA), (D) Ácido salicílico (AS), (E) Ácido jasmônico (AJ), (F) Zeatina e (G) Ácido indolacético (AIA) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias

seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$). 72

Figura 6. Perfil metabólico foliar de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram determinados alanina, valina, prolina, glicina, serina, treonina, aspartato, asparagina, glutamato, fenilalanina, lisina, eritritol, xilulose, ribose, xilitol, fucose, frutose, glicose, manitol, sorbitol, d-pinitol, mio-inositol, glicose-6-fosfato, sacarose, trealose, maltotriose, galactinol, rafinose, glicerol, cis-cafeiato, cis-cafeiol-quinato, trans-cafeiol-quinato, lactato, glicolato, ureia, succinato, glicerato, fumarato, malato, 4-amino-butilato, shiquimato, citrato, quinato, fosfato, galactonato. Tons brancos representam o tratamento controle (aCO₂ -M), tons azuis representam os valores inferiores ao controle e tons vermelhos valores superiores ao controle. 73

Figura 7. (A) Análise de componentes principais (PCA) baseada nos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). As letras indicam as seguintes características: V1: TCM; V2: AF; V3: Altura; V4: NRP; V5: DRO; V6: MST; V7: SR/PA; V8: RMF; V9: RMC; V10: RMR; V11: Ψ_{am} ; V12: A ; V13: g_s ; V14: C_i ; V15: ETR ; V16: E ; V17: R_n ; V18: V_{cmax} ; V19: J_{max} ; V20: C_c ; V21: Amido; V22: Car; V23: Chl Total; V24: Frutose; V25: Sacarose; V26: Aa; V27: Proteínas; V28: NFT; V29: PFT; V30: AJ; V31: ABA; V32: AS; V33: ACC; V34: Zeatina; V35: MeJA.(B) Separação das quatro combinações de tratamentos com base em características fisiológicas, bioquímicas e de crescimento. 75

Figura 8. (A) Análise de componentes principais (PCA) baseada nos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). As letras indicam as seguintes características: V36: Valina; V37: Alanina; V38: Prolina; V39: Glicina; V40: Serina; V41: Aspartato; V42: Asparagina; V43: Glutamato; V44: Lisina; V45: Ribose; V46: Fucose; V47: Frutose; V48: Manitol; V49: Sorbitol; V50: D-Pinitol; V51: *mio*-Inositol; V52: Glicose-6-P; V53: Sacarose; V54: Trealose; V55: Maltotriose; V56: Galatinol; V57: Rafinose; V58: Glicerol; V59: *cis*-Cafeiato; V60: *cis*-cafeiol-quinato; V61: Lactato; V62: Glicerato; V63: Fumarato; V64: Malato; V65: Xiquimato; V66: Citrato; V67: Quinato; V68: Fosfato; V69: Galactonato.(B) Separação das quatro combinações de tratamentos com base na caracterização metabólica. 76

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Resultados da ANOVA fatorial e da análise de tamanho de efeito mostrando os efeitos das concentrações de CO₂ (CO₂) e micorrização (Mic) e a interação entre ambos (CO₂ x Mic) sobre a taxa de colonização micorrízica, trocas gasosas e fluorescência, parâmetros bioquímicos, metabólicos e de crescimento, relações hídricas e perfil hormonal de plantas de café. Para cada variável são apresentados o p valor e os respectivos níveis de significância, acompanhados do eta quadrado parcial (η^2), que expressa a proporção da variância atribuída a cada fator, permitindo estimar a magnitude do efeito e sua relevância biológica. Os efeitos significativos são indicados para $P \leq 0,05$ (*), $P \leq 0,01$ (**) e $P \leq 0,001$ (***). As abreviações estão descritas no texto principal.....55

Tabela 2. Limitações à fotossíntese determinadas a partir dos parâmetros das curvas $A \times C_c$ de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram quantificadas as limitações estomáticas (I_s), mesofilicas (I_m) e bioquímicas (I_b) à assimilação líquida de CO₂. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$). 66

Tabela 3. Potencial hídrico antemanhã e meio dia (Ψ_{am} e Ψ_{md}) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram quantificadas as limitações estomáticas (I_s), mesofilicas (I_m) e bioquímicas (I_b) à assimilação líquida de CO₂. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$). 66

Tabela 4: Concentrações de compostos bioquímico foliares de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm) e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram estimados os seguintes compostos bioquímicos: pigmentos foliares (Clorofilatotal (Chl $a + b$) e carotenoides (car)), fenóis solúveis totais (FST), amido, glicose, frutose, sacarose, carbonos não estruturais (CNE), aminoácidos e proteínas. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Tukey; $n = 6 \pm EP$). 68

Tabela 5: Características de crescimento vegetativo e partição de biomassa de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram determinados os seguintes parâmetros: massa seca total (MST); razão de massa foliar, caulinar e radicular (RMF, RMC e RMR, respectivamente); altura da planta; área foliar total (AF); área foliar específica (AFE); razão de área foliar (RAF), razão de biomassa raiz/parte aérea (Raiz/PA) número de ramos plagiotrópicos (NRP) e diâmetro do ramo ortotrópico (DRO). Médias seguidas pela mesma

letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Tukey; $n = 5 \pm EP$).....69

Tabela 6. Características morfométricas de raízes de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente – 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada- 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram determinados os seguintes parâmetros: comprimento, área superficial e volume de raízes, subdivididas em raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$), finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$) e grossas ($\varnothing > 2,5$). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Student; $n = 5 \pm EP$).....70

LISTA DE TABELAS SUPLEMENTARES

Tabela Suplementar 1. Resultado da análise química do solo Realizada Laboratório de Análise de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizante, na UFV. pH em água; H+Al - Extrator Acetato de Cálcio 0,5 mol/L - pH 7,0; SB = Soma de Bases Trocáveis; t - Capacidade de Troca Catiônica Efetiva; T - Capacidade de Troca Catiônica a pH 7,0; V= Índice de Saturação por Bases; m= Índice de Saturação por Alumínio; MO= Mat. Orgânica; P-rem = Fósforo Remanescente.....77

Tabela Suplementar 2. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram estimados os seguintes parâmetros: rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m); eficiência de captura de energia pelos centros de reação abertos (F_v'/F_m'); eficiente fotoquímica do fotossistema II (Φ_{FSII}); coeficiente de dissipação não fotoquímica (NPQ) e fotoquímica (q_p). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 5 \pm EP$).....78

Tabela Suplementar 3. Perfil metabólico foliar de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm) e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram determinados alanina, valina, prolina, glicina, serina, treonina, aspartato, asparagina, glutamato, fenilalanina, lisina, eritritol, xilulose, ribose, xilitol, fucose, frutose, glicose, manitol, sorbitol, d-pinitol, mio-inositol, glicose-6-fosfato, sacarose, trealose, maltotriose, galactinol, rafinose, glicerol, cis-cafeiato, cis-cafeiol-quinato, trans-cafeiol-quinato, lactato, glicolato, ureia, succinato, glicerato, fumarato, malato, 4-amino-butirato, shiquimato, citrato, quinato, fosfato, galactonato. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$).....79

Tabela Suplementar 4. Variância explicada pelos fatores CO₂ e micorriza e pela interação entre esses fatores, em plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada- 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (sem inoculação (-M) ou com inoculação (+M)). Teste F: ^{ns}, não significativo, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).....81

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	16
MATERIAL E MÉTODOS.....	20
Material vegetal e condições experimentais	20
Quantificação da taxa de colonização micorrízica (TCM)	22
Crescimento vegetativo	22
Morfologia da raiz	23
Medições fotossintéticas	23
Trocas gasosas e fluorescência da clorofila <i>a</i>	23
Curvas de resposta ao CO₂ (<i>A/C_i</i>)	24
Avaliações metabólicas	25
Pigmentos cloroplastídicos	26
Açúcares e amido	26
Proteínas	27
Teores foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P)	27
Perfil metabólico	27
Perfil hormonal	28
Delineamento experimental e análise estatística	28
RESULTADOS	29
DISCUSSÃO	36
CONCLUSÃO	43
REFERÊNCIAS	44
FIGURAS E TABELAS	55

INTRODUÇÃO

A concentração atmosférica de CO_2 (C_a) tem aumentado nas últimas décadas, estando atualmente em torno de 425 ppm e podendo chegar, até o final deste século, a 1000 ppm, fato associado principalmente à queima de combustíveis fósseis (IPCC, 2023). Esses aumentos em C_a têm ocorrido em paralelo a aumentos na temperatura média global e ondas de calor e alterações nos padrões de precipitação (e.g., secas mais prolongadas e alagamentos) (IPCC, 2023), acarretando prejuízos tanto aos ecossistemas naturais quanto agrícolas (AbdElgawad et al., 2016). Espera-se, portanto, que as plantas enfrentem estresses abióticos, como disponibilidade limitada de água e temperaturas supra ótimas, em maior extensão do que no ambiente em que evoluíram naturalmente. Essas condições estressantes representam desafios significativos para a sustentabilidade global, acarretando impactos quantitativos e qualitativos às culturas (DaMatta et al., 2010).

Relatos na literatura mostram que a exposição prolongada das plantas a aumentos em C_a podem ocasionar retroregulação das taxas fotossintéticas líquidas (A), associada principalmente a reduções em investimentos da enzima ribulose-1,5-bifosfato carboxilase/oxigenase (RuBisCO), e também em reduções na sua velocidade máxima de carboxilação (V_{cmax}) e na taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}) (Ainsworth e Long, 2005; Ainsworth e Rogers, 2007; Kirschbaum, 2011). No entanto, acredita-se que as plantas C3 possam se beneficiar das elevadas C_a , que, em certa medida, podem mitigar os efeitos negativos das elevadas temperaturas, ondas de calor, seca e alagamentos (AbdElgawad et al., 2016; Rodrigues et al., 2016). As elevadas C_a podem promover o aprimoramento da capacidade fotossintética, com maiores A associadas principalmente à maior atividade carboxilativa da RuBisCO (por aumentar a relação CO_2/O_2), em detrimento de sua atividade oxigenativa. Como um todo, esses fatos devem traduzir-se numa redução marcante do processo fotorrespiratório e na produção de espécies reativas de oxigênio (ERO) (Ainsworth e Rogers, 2007; Leakey et al., 2009) e, em última instância, contribuindo para potencializar a produtividade primária líquida da vegetação.

Tem-se observado, em plantas sob elevada C_a (eCO_2), diminuição na condutância estomática (g_s) (Gao et al., 2015; Uddin et al., 2018; Tang et al., 2024; Levy et al., 2025), o que tem levado concomitantemente a uma menor taxa transpiracional (E) (Bader et al., 2016; Mndela et al., 2022; Ahmad et al., 2023; Levy et al., 2025). Incrementos em A em paralelo a reduções em g_s , em resposta à eCO_2 , levam a uma maior eficiência do uso da água (EUA) (Wei et al., 2018; Mndela et al., 2022; Tang et al., 2024). Em paralelo, os

aumentos em A em plantas sob eCO_2 geram maiores incrementos em biomassa e crescimento das plantas em comparação àquelas cultivadas em C_a ambiente (aCO_2) (Ainsworth e Long, 2005; Mndela et al., 2022; Han et al., 2023).

São bem conhecidas as respostas morfofisiológicas das plantas em um contexto de mudanças climáticas, como mencionados acima e também citados, mas pouco se tem conhecimento em como as interações ecológicas das plantas com alguns microrganismos podem responder a essas mudanças (Muhammad et al., 2024; Jeon et al., 2025). Uma das interações mais difundidas diz respeito à interação das plantas com Fungos Micorrízicos Arbusculares (FMA), que vêm sendo estudados como um fator que pode modular as respostas das plantas a eCO_2 (Cairney, 2000; Verbruggen et al., 2012; Santander et al., 2017; Adeyemi et al., 2020). Os FMA pertencem ao filo Glomeromycota, e estão associados com mais de 80% das plantas em uma gama de ecossistemas agrícolas e naturais (Brundrett, 2009; Martin e Van der Heijden, 2024). Uma das estratégias principais para utilização de FMAs consiste na inoculação via solo, promovendo o contato direto dos esporos com o sistema radicular, especialmente durante a fase de produção de mudas. Essa abordagem favorece o estabelecimento precoce da simbiose, permitindo a multiplicação do inóculo e assegurando colonização eficiente, o que contribui para melhor crescimento e desenvolvimento das plantas (Bettoni et al., 2014). Os FMAs podem aumentar a tolerância das plantas a estresses bióticos e abióticos (Barea et al., 2013), por diferentes mecanismos, tais como o aumento da absorção de nutrientes minerais (via produção de hifas que absorvem os elementos minerais do solo, principalmente nitrogênio (N) e fósforo (P), e os transferem para as raízes), aumento da atividade fotossintética e aumento também da produção de metabólitos secundários, em troca de parte dos fotoassimilados produzidos pelas plantas, para seu crescimento e reprodução (Bárzana et al., 2015; Hashem et al., 2018; Frew et al., 2021; Wahab et al., 2023). Em adição, a maior tolerância das plantas tanto a estresses bióticos como abióticos usualmente envolve alterações no perfil de vários hormônios, incluindo auxinas, citocininas, estrigolactonas, e, especialmente, hormônios associados à tolerância e/ou resiliência das plantas a estresses, como etileno, jasmonatos, ácido salicílico e ABA (Kandalgaonkar e Barvkar, 2025). Por extensão, variações nos níveis desses hormônios devem também afetar a regulação do crescimento e processos de desenvolvimento de maneira geral.

O melhor desempenho fotossintético em plantas sob eCO₂ aumenta-lhes as demandas nutricionais para atender aos requisitos de crescimento, e os FMA poderiam aumentar o acesso das plantas aos nutrientes encontrados no solo, podendo suprir em parte esse requerimento nutricional (Dong et al., 2018; Frew et al., 2021). Trabalhando com cultivo de cebola sob eCO₂ e inoculação com FMA, Bettoni et al. (2014) observaram maior acúmulo de biomassa tanto na parte aérea como no sistema radicular (com maior razão de biomassa raiz/parte aérea) nas plantas sob eCO₂ e FMA, em comparação com as plantas cultivadas sob aCO₂ com ou sem inoculação com FMA. Padrões semelhantes também foram relatados por Mohammed et al. (2022), onde a atuação individual ou em combinação desses dois fatores aumentaram a biomassa vegetal, com crescimento pronunciado do sistema radicular. Além de crescimento, a colonização micorrízica pode promover alterações na longevidade radicular e modificações na arquitetura do sistema radicular, uma vez que, após o estabelecimento da simbiose, o sistema radicular torna-se mais ramificado, por meio de exsudados fúngicos denominados *myc-factors*, aumentando assim os locais adequados para a colonização micorrízica (Saggin Júnior e Silva, 2006; Mukherjee e Ané, 2011; Galindo-Castañeda et al., 2018; Wang et al., 2022).

Diante desse cenário, avaliar essas interações em culturas estratégicas para a segurança alimentar e econômica global é especialmente relevante frente às mudanças climáticas. O café é umas das *commodities* agrícolas mais populares e negociadas no mundo, sendo consumido por cerca de um terço da população mundial, e estima-se que 25 milhões de famílias utilizam essa cultura como meio de subsistência em países em desenvolvimento (DaMatta et al., 2018; DaMatta et al., 2019). O cafeeiro é um arbusto C3 perene, que pertence ao gênero *Coffea*, família Rubiaceae (Berthaud e Charrier, 1988). Ocorre em climas tropicais, sendo reconhecidas atualmente mais de 130 espécies de café (Davis e Rokatonasolo, 2021), dessas espécies, apenas duas, *Coffea canephora* Pierre ex Froehner (Café conilon) e *C. arabica* L. (Café arábica), têm importância econômica e respondem por cerca de 99% da produção global (Ferrão et al., 2007; DaMatta et al., 2018). Essas espécies têm sido cultivadas nas zonas intertropicais do mundo, regiões onde fatores ambientais (e.g. temperaturas supraótimas, intensidade e distribuição de chuvas, radiação solar, bem como a interação entre esses fatores) afetam diretamente o crescimento e a produção cafeeira (DaMatta et al., 2018). Vários estudos de modelagem predizem que aumentos na temperatura e mudanças nos padrões de precipitações poderão ocasionar perdas em áreas adequadas ao cultivo de café, com reduções de até 60% nas

áreas aptas ao desenvolvimento de populações naturais de cafeeiro (Bunn et al., 2015; Moat et al., 2017; Peruta et al., 2025).

O cafeeiro responde à C_a via aumentos consistentes em A , porém com invariabilidade ou até mesmo incremento em g_s e condutância mesofilica (g_m) (Sanches et al., 2017; Rakocevic et al., 2018; Marçal et al., 2021; De Souza et al., 2023), aumento em EUA e maior partição de biomassa para o sistema radicular, resultando em um sistema radicular mais profundo, o que pode contribuir para maior absorção de água e nutrientes (Avila et al., 2020). Rodrigues et al. (2016) observaram que a elevada C_a atua como efeito mitigador das elevadas temperaturas em *Coffea*, com A mais elevadas, maior atividade da RuBisCO, maior EUA , sem promover retroregulação da fotossíntese. Tais fatores podem atuar como efeito mitigador de restrições hídricas no cafeeiro, corroborando outras informações de que a elevada C_a pode pelo menos atenuar os efeitos das mudanças climáticas na cultura em questão (Verhage et al., 2017; Avila et al., 2020). Além disso, altas C_a , por promoverem maior crescimento e incremento de biomassa, podem ocasionar efeito de “diluição” nutricional, como constatado por Martins et al. (2014), em que se observou que cafeeiros expostos a altas C_a apresentaram um efeito moderado de “diluição” nutricional, em especial N, podendo acarretar sintomas de deficiência nos tecidos vegetais.

Muito se fala em como o cafeeiro responde às elevadas C_a , e sabe-se da enorme importância desta cultura para o país. Sabe-se também dos efeitos de FMA no cultivo inicial de *C. arabica*, promovendo maior crescimento e desenvolvimento e acúmulo de nutrientes, principalmente N e P (Suparno et al. 2015; Fonseca et al. 2020; Gomes-Junior et al., 2025), além de propiciar aumentos consideráveis em A , g_s , E e EUA (Cruz et al., 2020). Não se tem explorado, no entanto, as respostas do cafeeiro à presença de FMA em um contexto de mudanças climáticas. Compreender essas relações que se estabelecem entre FMA e *C. arabica* sob elevada C_a são de fundamental importância para a adoção de práticas de manejo sustentáveis que garantam a sustentabilidade da cultura.

No cafeeiro, algumas respostas à micorrização e ao aumento de C_a vão numa mesma direção, e.g., aumento da biomassa e de A . No entanto, o aumento de biomassa em plantas micorrizadas ocorre sem alterações na partição de biomassa, enquanto em elevado C_a pode haver um aumento marcante na partição de assimilados para o sistema radicular (Bettoni et al., 2014; Avila et al., 2021), o que poderia inibir o processo de micorrização devido a excessos de nutrientes (Saggin Júnior e Silva, 2006; Bettoni et al.,

2014). Em adição, enquanto os aumentos em A devido aos FMAs parecem estar associados ao aumento da força do dreno (com aumento de g_s), sob elevada C_a maior A (com invariabilidade de g_s) é decorrência fundamentalmente de aumentos da capacidade da fonte. Por outro lado, a micorrização pode levar a um incremento das concentrações foliares de nutrientes, e.g. N e P, em contraste com o que ocorre sob elevada C_a . Com efeito, plantas em elevada C_a exibem mais facilmente deficiências nutricionais (e requerem maior aporte de nutrientes) (Cotrufo et al., 1998; Martins et al., 2014), ao passo que a taxa de colonização micorrízica pode ser inibida sob condições de alta disponibilidade nutricional. Diante dessas considerações, pergunta-se: (i) a elevada C_a poderá interferir na colonização micorrízica das raízes do cafeeiro? Em que extensão as plantas micorrizadas terão o seu balanço de carbono, o ganho e a partição de biomassa afetados sob elevada C_a ? Haverá ganhos aditivos na performance fotossintética e na eficiência do uso da água em plantas micorrizadas sob elevada C_a ? Como as principais limitações (estomáticas, mesofilicas, fotoquímicas e bioquímicas) à fotossíntese se comportarão numa condição combinada de micorrização e elevada C_a ? Como as respostas às questões supracitadas dependerão da disponibilidade de nutrientes?

Para responder a essas questões, realizou-se uma série de análises morfofisiológicas em plantas de *Coffea arabica* submetidas a dois níveis de CO_2 (atual – 425 ppm; elevado – 700 ppm) e a duas condições de inoculação com FMAs (comunidade nativa, -M; e suplementação com inóculo adicional, +M), em arranjo fatorial. Assim, avaliou-se se a atuação conjunta de FMAs e elevada C_a pode promover, em *C. arabica*, maior desempenho fotossintético, crescimento e aporte nutricional em comparação aos efeitos isolados desses fatores, bem como elucidar os mecanismos fisiológicos, bioquímicos e nutricionais associados ao eventual melhor desempenho da cultura sob condições de CO_2 elevado na presença de micorrização.

MATERIAL E MÉTODOS

Material vegetal e condições experimentais

O experimento foi conduzido em Viçosa, Minas Gerais, Brasil (20°45' S, 42°54' W, 650 m altitude), em condições de casa de vegetação. Inicialmente, sementes de café da cultivar IAC-144 (*Coffea arabica* cv “Catuai Vermelho”), obtidas do banco de germoplasma da EPAMIG, foram semeadas em areia lavada e autoclavada, de forma a evitar contaminação por fungos e patógenos. Ao atingirem o estágio de “palito de

fósforo”, 100 mudas uniformes foram transplantadas para sacos de polietileno (15 cm x 23 cm) contendo uma mistura de solo e areia (1:1 v/v). As mudas foram divididas em dois grupos (i) plantas sem inoculação adicional (-M) e (ii) plantas suplementadas com inóculo adicional de FMA (+M), obtidos pelo método *On Farm* (Moreira et al., 2019). O inóculo foi produzido conforme descrito em detalhe por Gomes-Júnior et al. (2025), sendo aplicado na dose de 50 mL por muda (≈ 100 esporos por planta). O consórcio de FMA foi composto predominantemente por *Paraglomus* spp., *Claroideoglossum etunicatum* e *Acaulospora scrobiculata*, conforme caracterização previamente reportada pelos autores.

Ao atingirem quatro pares de folhas totalmente expandidas, selecionaram-se 24 mudas uniformes (12 de cada tratamento de FMA), que foram transplantadas para vasos de 12 litros (uma planta por vaso), contendo uma mistura de solo e areia (1:1, v/v). O substrato apresentou pH 5,51, baixa acidez trocável, teores baixos a médios de P e K, e teores moderados de Ca e Mg (análise detalhada na Tabela Suplementar 1). Realizou-se adubações semanais com solução de Hoagland (meia força) (Hoagland e Arnon, 1938), de forma a não inibir a inoculação dos FMAs. A umidade do solo foi mantida próxima à capacidade de campo. Ao atingirem cinco a seis pares de folhas totalmente expandidas, 12 mudas de cada tratamento foram levadas para câmaras de topo aberto (Open top chambers - OTCs) (1,15 m de diâmetro e 1,40 m de altura), sendo acondicionadas 6 plantas em cada câmara. Concomitantemente, essas plantas foram submetidas a duas concentrações de Ca: Ca ambiente (aCO₂), cerca de 425 ppm, constituída pelo ar da casa de vegetação; e Ca elevado (eCO₂), aproximadamente 700 ppm, obtida pelo enriquecimento de ar atmosférico, utilizando-se cilindros de CO₂ sob controle de válvulas solenóides. O monitoramento da Ca no interior das OTCs foi realizado diariamente com um sensor portátil de CO₂ (modelo CO277, Akso Produtos Eletrônicos, São Leopoldo, Brasil). A temperatura média dentro da casa de vegetação durante o crescimento das mudas variou entre $31/20 \pm 2$ (dia/noite), assemelhando-se a temperatura no interior das OTCs, com variações naturais da umidade relativa e densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFF). A umidade do substrato foi mantida próxima à capacidade de campo e as mudas foram regadas quinzenalmente com solução nutritiva de Hoagland meia força. O experimento, portanto, foi constituído de um arranjo fatorial (Com FMA e sem FMA x duas Ca) sob delineamento inteiramente casualizado, com seis repetições.

Após a emissão dos primeiros pares de folhas nas OTCs, foram realizadas análises morfológicas iniciais para acompanhar o crescimento e desenvolvimento das plantas. No final do experimento determinaram-se parâmetros de fluorescência da clorofila *a* e trocas gasosas, entre 8:00 e 10:00 h (tempo solar). Para as análises bioquímicas, os tecidos foliares foram coletados nos mesmos horários, congelados em nitrogênio líquido e armazenados em freezer a -80°C. Também foram realizadas análises morfológicas e microbiológicas do sistema radicular ao final do experimento.

O experimento teve duração de 18 meses, quando o crescimento das plantas passou a ser limitado pelo espaço das OTCs e devido as condições climáticas a qual foram submetidas, com fortes ondas de calor, impossibilitando avaliações consistentes. Ao final do experimento, realizaram-se análises destrutivas, de forma a se obter massa seca de folhas, ramos, caule e raízes.

Quantificação da taxa de colonização micorrízica (TCM)

Para a TCM, ao final do experimento, foi coletado 0,5 g de raízes, que foram lavadas em água corrente e, posteriormente, clarificadas com KOH (10%) à temperatura ambiente, por 24 h, e então coradas com azul de Trypan (0,05%) (Giovannetti e Mosse, 1980; Koske e Gemma, 1989). Pelo fato de as raízes do café serem muito pigmentadas, elas foram tratadas com H₂O₂ durante 10 min antes da coloração com azul de Trypan. A TCM foi estimada utilizando-se do método de modificado de intersecção de linhas de grade ampliadas (Giovannetti e Mosse, 1980). Foram avaliadas a presença de estruturas fúngicas, como arbúsculos, hifas, vesículas e esporos.

Crescimento vegetativo

Os parâmetros biométricos das plantas foram mensurados a cada 30 dias, incluindo diâmetro do ramo ortotrópico, número e comprimento dos ramos plagiotrópicos, altura da planta e área foliar, de acordo com a metodologia descrita por Antunes et al. (2008). Ao final do experimento, determinou-se a área foliar total utilizando um integrador de área foliar. Folhas, caules e raízes foram coletados, secos em estufa a 70°C, até massa seca constante, seguidamente pesados em balança (precisão de ± 10 mg), para determinação da biomassa total - massa seca foliar (MSF), massa seca de ramos plagiotrópicos (MSP), massa seca do ramo ortotrópico (MSO), massa seca radicular (MSR), massa seca da parte aérea (MSPA = MSF + MSP + MSO) e massa seca

total ($MST = MSF + MSP + MSO + MSR$) - e partição de biomassa: Razão de massa foliar ($RMF = MSF_{folha}/MST$), razão de massa caulinar ($RMC = (MSP + MSO)/MST$), razão de massa radicular ($RMR = MSR/MST$), razão de massa da parte aérea ($RMPA = (MSF + MSR + MSP + MSO) / MST$) e razão de área foliar ($RAF = AFT/MST$) planta. Foram coletados 10 discos foliares, do 3º ou 4º par de folhas do terço médio de cada planta, secos em estufa a 70°C, para determinação da área foliar específica (AFE).

Morfologia da raiz

Para as análises morfológicas do sistema radicular, utilizou-se o sistema informatizado WinRhizo Pro 2013 (Regent Instruments, Sainte-Foy, QC, Canada) acoplado a um scanner EPSON. Foram tomados uma porção representativa do sistema radicular para determinação do comprimento médio de raiz (CR), diâmetro médio de raiz (DR), volume total de raiz (VR) e área total de superfície de raízes (ASR).

Após as avaliações morfométricas, essa porção do sistema radicular também foi acondicionada em sacolas de papel e secas em estufa de circulação forçada de ar, a 70°C, durante 72 h e utilizadas para complementar a biomassa do sistema radicular (MSR).

Medições fotossintéticas

Trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a*

Os parâmetros de trocas gasosas foram determinados simultaneamente com as medições de fluorescência da clorofila *a*. As avaliações foram realizadas entre 8:00 e 11:00, utilizando um sistema de trocas gasosas (LI-6400XT, Li-COR Biosciences INC., Nebraska, EUA) equipado com uma câmara integrada de fluorescência (LI-6400-40, LI-COR Inc.). A partir dos dados de trocas gasosas foram obtidos a taxa de assimilação líquida de CO₂ (A), g_s , concentração de CO₂ na câmara subestomática (C_i) e E , sob DFFA de 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em concentrações de 425 e 700 ppm para plantas cultivadas em ambas as concentrações de CO₂ ($a\text{CO}_2$ e $e\text{CO}_2$), temperatura do bloco de 25°C e déficit de pressão de vapor que foi mantido em aproximadamente 1,0 kPa (DaMatta et al., 2016). A eficiência instantânea do uso da água (EUA) foi calculada como a razão entre A e E ($EUA = A/E$).

Após mensurarem-se os parâmetros de trocas gasosas, o estado estacionário de rendimento de fluorescência (F_s) foi registrado após aplicação de um pulso de luz branca saturante (8000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; 0,8 s), a fim de obter-se a fluorescência máxima do tecido

foliar adaptado à luz (F_m'). Posteriormente, a luz actínica foi desligada e uma iluminação vermelho-distante foi aplicada ($2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para obter a fluorescência inicial do tecido foliar adaptado à luz (F_0'). Com os valores desses parâmetros determinou-se a eficiência quântica máxima (F_v'/F_m') e efetiva do fotossistema II (ϕ_{FSII}) conforme proposto por Genty et al. (1989): $\phi_{\text{FSII}} = (F_m' - F_0') / F_m'$. A ETR foi corrigida e calculada utilizando a equação de Genty et al. (1989). A absorvância foliar nos comprimentos de luz vermelha (α_{Fr}) e azul (α_{Fb}) foi ajustada de acordo com as seguintes equações: $\alpha_{\text{Fr}} = 0.9407 - [0.8836 \cdot (\text{TRA})]$; $\alpha_{\text{Fb}} = 0.9522 - [0.2546 \cdot (\text{TRA})]$, onde TRA é a transmitância foliar, determinada a partir da razão de luz que chega na parte externa da câmara do irga (PARo) e a luz ativa que chega dentro da câmara incidente incidindo na superfície foliar (PARi). Calculando assim os valores corrigidos de ETR ($\text{ETR} = \text{DFFFA} \times \phi_{\text{FSII}} \times \alpha \times \beta$). Em seguida foram calculados os coeficientes de extinções fotoquímicos (qp) e o não fotoquímico (NPQ), de acordo com Cavatte et al. (2012).

A taxa de respiração mitocondrial no escuro (R_n) foi determinada à meia-noite e utilizada para estimar taxa de respiração diurna (R_d): $R_d = (0.5 - 0.05 \ln (\text{DFFFA})) R_n$. A R_d , sendo, por sua vez, utilizada para determinar a taxa fotorrespiratória da RuBisCO (T_f), calculada como proposto por Valentini et al. (1995), através da equação: $T_f = (I/12) \times [\text{ETR} - 4 (A + R_d)]$.

Curvas de resposta ao CO_2 (A/C_i)

As curvas de A em resposta à C_i (A/C_i) foram obtidas sob irradiância saturante e não fotoinibitória de $1000 \mu\text{mol de f\u00f3tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, em diferentes plantas por tratamento, em C_a equivalente a cada ambiente, 425 ppm e 700 ppm, $a\text{CO}_2$ e $e\text{CO}_2$, respectivamente. As curvas foram iniciadas quando os valores de A e g_s se tornaram constantes, e, a partir de ent\u00e3o, C_a foi gradualmente reduzida at\u00e9 50 ppm, e posteriormente aumentada gradualmente at\u00e9 2000 ppm. A partir dos pontos obtidos para as curvas A/C_i foi calculada a C_a nos cloroplastos (C_c), de acordo com a seguinte equa\u00e7\u00e3o proposta por Harley et al. (1992): $C_c = \{\Gamma^* \times [J_F + 8 \times (A + R_e)]\} / [J_F - 4 + (A + R_e)]$, em que Γ^* \u00e9 o ponto de compensa\u00e7\u00e3o de CO_2 na aus\u00eancia de respira\u00e7\u00e3o (foi utilizado 39,6 μbar , de acordo com Martins et al. (2013b)); J_F s\u00e3o os valores corrigidos de ETR com base em medi\u00e7\u00f5es de α e β .

A partir dos valores de C_c foi determinada a condut\u00e2ncia mesof\u00edlica (g_m): $g_m = A / (C_i - C_c)$. A partir das curvas A/C_i foram calculados a velocidade m\u00e1xima de carboxila\u00e7\u00e3o

da RuBisCO (V_{cmax}) e a taxa de carboxilação máxima limitada pelo transporte de elétrons (J_{max}), e utilizando-se técnicas de regressão não-linear de acordo com Farquhar et al. (1980) e modificadas por Sharkey (1985) e Harley e Sharkey (1991). Para os cálculos de V_{cmax} e J_{max} foram utilizadas as constantes de Michaelis-Menten ($K_c = 10,3 \mu\text{M}$ e $K_o = 479 \mu\text{M}$ respectivamente) para o café, como descritos por Martins et al. (2013b). A concentração de CO_2 cloroplastidial de transição (C_{trans}), que é a concentração de CO_2 entre a fase limitada pela RuBisCO e a fase limitada pela regeneração da RuBP, foi calculada de acordo com Gu et al. (2010): ($C_{\text{trans}} = J_{\text{max}} \times K_m - 8 \times V_{\text{cmax}} \times \Gamma^* - J_{\text{max}}$), em que K_m é a constante efetiva de Michaelis-Menten para o CO_2 , considerando a competição da RuBisCO com o O_2 (Martins et al., 2013b). Mais detalhes são reportados em Martins et al. (2014).

As limitações à fotossíntese foram calculadas de acordo com Grassi e Magnani (2005), em suas frações correspondentes às limitações estomáticas (L_e), mesofilicas (L_m) e bioquímicas (L_b), utilizando-se as seguintes equações:

$$L_e = [(g_{\text{tot}}/g_s) \times \partial A/\partial C_c / (g_{\text{tot}} + \partial A/\partial C_c)]$$

$$L_m = [(g_{\text{tot}}/g_m) \times \partial A/\partial C_c / (g_{\text{tot}} + \partial A/\partial C_c)]$$

$$L_b = g_{\text{tot}} / (g_{\text{tot}} + \partial A/\partial C_c)$$

Em que g_{tot} é a condutância total, desde o ambiente até o cloroplasto ($g_{\text{tot}} = 1/g_s + 1/g_m$), enquanto $\partial A/\partial C_c$ é dada através da seguinte equação: $\partial A/\partial C_c = [V_{\text{cmax}} \times (\Gamma^* + K_m)] / C_c + K_m$.

Avaliações metabólicas

Tecidos foliares foram coletados em nitrogênio líquido, liofilizados e posteriormente macerados em moinho de bolas. Foram pesados aproximadamente 10 mg de material seco que foram utilizados para os procedimentos de extração bioquímica. A extração metabólica foi conduzida empregando-se 750 μL de metanol 100%, e procedeu-se à normalização interna mediante adição de 30 μL de solução de ribitol ($0,2 \text{ mg mL}^{-1}$) como padrão interno para fase polar. A solução foi agitada em termomix, por 15 min, a 70°C e 950 rpm, posteriormente centrifugadas por 10 min, a 4°C e 14000 g.

Uma alíquota do extrato metanólico foi imediatamente destinada à quantificação de pigmentos. Em seguida, adicionaram-se 375 μL de clorofórmio 100% e 750 μL de água ultrapura- miliQ, promovendo a separação das fases. O extrato foi centrifugado e

foram coletados 300 µL para análise de perfil metabólico e o restante para análises metabólicas de aminoácidos, compostos fenólicos e açúcares, enquanto o pellet residual foi reservado para a quantificação de proteínas e amido.

Pigmentos cloroplastídicos

A quantificação de pigmentos fotossintéticos foi realizada conforme descrito por Wellburn (1994). Uma alíquota de 50 µL do extrato foliar foi diluída para 200 µL com metanol aquoso 75% (v/v), procedendo-se às leituras de absorbância a 470, 653 e 666 nm em leitor de microplacas. As concentrações de clorofila a (Chl *a*), clorofila b (Chl *b*) e carotenoides totais (Car) foram calculadas a partir das equações:

$$\text{Chl } a = 15.65 * A_{666} - 7.34 * A_{653};$$

$$\text{Chl } b = 27.05 * A_{653} - 11.21 * A_{666};$$

$$\text{Car} = (1000 * A_{470} - 2.86 * \text{Chl } a - 129.2 * \text{Chl } b) / 221)$$

Açúcares e amido

Os açúcares foram quantificados conforme a metodologia de Fernie et al. (2001), com modificações. O extrato foi incubado em um mix reacional contendo tampão HEPES/KOH (0,1 M; pH 7,0), MgCl₂, ATP, NADP⁺ e glicose-6-fosfato desidrogenase (G6-PDH), sendo as leituras realizadas a 340 nm em placa de ELISA. As reações foram iniciadas pela adição sequencial de hexoquinase (HK), fosfoglicose isomerase (PGI) e invertase, aguardando-se a estabilização após cada etapa, e a cinética foi monitorada por 5 h. Para a quantificação do amido, os precipitados foram ressuspensos em HCl 0,5 M e tampão acetato de sódio (0,1 M; pH 4,9), submetidos à digestão enzimática com amiloglucosidase e α-amilase por aproximadamente 16 h a 37 °C. Os sobrenadantes foram então incubados com a mesma mistura reacional utilizada para glicose e frutose, seguida da adição de hexoquinase, com leituras cinéticas realizadas por 3 h a 340 nm. O teor de amido foi expresso em equivalentes de glicose.

Aminoácidos

Para a determinação de aminoácidos livres totais, alíquotas de 8 µL do extrato foram ajustadas para 50 µL com metanol aquoso 75% (v/v). Posteriormente, adicionaram-se 50 µL de tampão citrato de sódio 1 M (pH 5,2) contendo 0,2% (m/v) de ácido ascórbico e 100 µL de solução de ninidrina a 1% (m/v) em etanol aquoso 70% (v/v). As amostras foram incubadas a 95 °C por 20 min, sob agitação de 200 rpm. Após resfriamento, a

absorbância foi determinada a 570 nm em leitor de microplacas ELISA (VERSAmax, Sunnyvale, CA, EUA). A leucina foi utilizada como padrão externo para construção da curva de calibração (Yemm e Cocking, 1955).

Proteínas

A determinação de proteínas foi realizada segundo o método descrito por Bradford (1976), com ajustes. Os pellets foram ressuspensos em NaOH 0,1M e levados ao termomix por 60 min, a 95 °C, sob agitação de 750 rpm. Após resfriamento as amostras foram centrifugadas a 13500 g por 5 min, a 4 °C. o sobrenadante foi utilizado para análise. Aliquotas de 5 µL do extrato foram adicionadas a 250 µL do reagente de Bradford em microplaca, homogeneizadas e incubadas por 5 min, à temperatura ambiente, para desenvolvimento da cor. A absorbância foi medida a 595 nm em leitor de microplacas. A concentração de proteínas foi determinada por meio de curva padrão utilizando albumina sérica bovina (BSA).

Teores foliares de nitrogênio (N) e fósforo (P)

As concentrações de N foram determinadas pelo método de Kjeldahl, conforme descrito por Nelson e Sommers (1973). Para isso, aproximadamente 100 mg de massa seca de folhas, previamente secas e moídas, foram submetidos à digestão com 5 mL de H₂SO₄ concentrado, sob aquecimento, até obtenção de solução límpida, promovendo a conversão do nitrogênio orgânico em amônio (NH₄⁺). Após o resfriamento, a solução resultante da digestão foi submetida à destilação em meio alcalino, com adição de NaOH, possibilitando a liberação da amônia (NH₃). A amônia destilada foi capturada em solução de H₃BO₃ a 4% (m/v) e, posteriormente, titulada com HCl 0,1 M para a quantificação do nitrogênio total. Os resultados foram expressos com base na massa seca das amostras.

Cerca de 0.5 g de tecido foliar seco foi digerida em uma solução de HNO₃ + HClO₄, por 4 h. Após a digestão e o resfriamento das soluções, o teor de P foi determinado por espectrometria de emissão óptica com plasma indutivamente acoplado, utilizando o equipamento ICP-OES 710 (Agilent Technologies, Santa Clara, CA, EUA), de acordo com a metodologia proposta por Silva (2009).

Perfil metabólico

A quantificação de perfil metabólico seguiu os procedimentos descritos por Lisec et al. (2006) e Lima et al. (2018). Ao sobrenadante proveniente da extração metanólica

foi adicionado PVPP. Seguidamente foram adicionados 375 μL de clorofórmio 100% e 750 μL de água ultrapura – miliQ, e em seguida agitadas no vórtex por 10 seg. as amostras foram então centrifugadas por 15 min a 4 °C e 14000 g. Após os extratos foram secos em concentrador a vácuo (speed vacuum) e submetidos à derivatização química previamente à análise cromatográfica. Os dados obtidos foram normalizados pela massa seca de cada amostra e pelo fragmento m/z 117 do ribitol.

Perfil hormonal

O perfil hormonal foi obtido conforme Müller e Munné-Bosch (2011). Foram utilizados aproximadamente 20 mg de tecido seco. A extração foi realizada duas vezes com solução composta por 20% metanol, 79% isopropanol e 1% ácido acético (v/v/v). As amostras permaneceram em gelo por 30 min, seguidas de sonicação por 2 h, a 4°C. Os sobrenadantes foram filtrados em membranas de PVDF (0,2 μm). Alíquotas de 5 μL foram injetadas em sistema de cromatografia líquida de ultra-alta eficiência acoplado a espectrômetro de massas triplo quadrupolo (UHPLC-QQQ, model 6430, Agilent Technologies, Santa Clara, CA, USA). A separação cromatográfica foi realizada em coluna Zorbax Eclipse Plus C18 (1,8 μm , 2,1 $\times$ 50 mm), protegida por pré-coluna Zorbax SB-C18. A fase móvel consistiu em 0,02% de ácido acético em água (A) e 0,02% de ácido acético em acetonitrila (B), aplicando-se gradiente específico. A quantificação baseou-se em curvas-padrão de cada substância de crescimento (1 $\mu\text{g mL}^{-1}$), preparadas no mesmo solvente de extração. Os dados foram adquiridos e analisados no software Skyline (versão 4.1.15). As áreas dos picos cromatográficos foram integradas e comparadas às curvas-padrão para quantificação de ácido abscísico (ABA), ACC, metil jasmonato (MeJA), ácido salicílico (AS), ácido jasmônico (AJ), ácido indolacético (AIA) e zeatina.

Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com dois tratamentos de inoculação (-M (comunidade nativa de FMA) e +M (suplementação com inóculos de FMA)), duas concentrações de CO₂ (425 ppm e 700 ppm) e 6 repetições, totalizando 24 unidades experimentais (uma planta por vaso). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA), testes de normalidade (Anderson-Darling e Lilliefors) e homogeneidade de variâncias (Bartlett), a 5% de probabilidade e testes de comparação de médias. Havendo interações significativas entre os níveis de CO₂ testados e as condições de inoculação, foi realizado o desdobramento das interações. As comparações

entre médias foram feitas utilizando-se o teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Todas as análises foram realizadas com auxílio do software R versão 4.2.0, e as figuras construídas com o Sigmaplot 14.0.

Os tamanhos de efeito para CO₂ e micorrização e sua interação foram quantificados como eta quadrado parcial (η^2), fornecendo uma estimativa da magnitude e da relevância biológica de cada efeito. Para a análise de componentes principais (PCA), foram excluídas variáveis secundárias que são funções determinísticas de variáveis primárias e, portanto, redundantes (por exemplo, a razão g_m/g_s , que depende intrinsecamente de g_m e g_s); isso evita o sobre peso decorrente de colinearidade em um mesmo domínio de medição e resulta em uma ordenação mais interpretável. Apenas variáveis que diferiram significativamente entre os tratamentos foram incluídas na PCA, que foi realizada com base na matriz de correlação software R versão 4.2.0. Os resultados foram visualizados em um biplot dos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2), e as similaridades entre tratamentos foram adicionalmente avaliadas pelo método de Tocher para análise de agrupamento multivariado. Esse procedimento agrupa os tratamentos em clusters não vazios e mutuamente exclusivos, maximizando a homogeneidade dentro dos grupos e a heterogeneidade entre eles, com base no critério de que a dissimilaridade média dentro de cada grupo seja menor que a distância euclidiana média entre grupos (Rencher, 2002).

RESULTADOS

Para situar os resultados em um contexto quantitativo e biológico mais abrangente, foi realizada uma análise da magnitude dos efeitos dos fatores CO₂ e micorrização (η^2 parcial; Tabela 1). Essa abordagem permitiu estabelecer uma hierarquia clara quanto à importância relativa desses fatores sobre as diferentes categorias de características avaliadas. De modo geral, os resultados indicam que características relacionadas ao crescimento e ao acúmulo e à partição de biomassa, bem como aos teores de N e P e ao perfil hormonal, responderam mais intensamente à micorrização, refletido pelos maiores valores de η^2 parcial associados a esse fator em comparação ao CO₂ ambiente/elevado. Por outro lado, características ligadas à performance fotossintética mostraram-se predominantemente controladas pelo fator CO₂. Cabe ainda destacar que as variações em g_s e nos teores de carboidratos foram influenciadas de maneira comparável pelos fatores CO₂ e micorrização, sugerindo que esses atributos resultam de uma integração entre

alterações fisiológicas associadas ao ambiente atmosférico e os efeitos da simbiose micorrízica sobre o metabolismo e o balanço de carbono das plantas.

A grande maioria das variáveis analisadas respondeu significativamente à $e\text{CO}_2$ e/ou à adição de inóculos de FMA, mas, à exceção de variáveis do perfil metabólico e hormonal, apenas umas poucas variáveis responderam à interação $C_a \times \text{FMA}$ (Tabela 1).

A colonização micorrízica em café é independente da concentração de CO_2

A TCM variou de 11-13% nas plantas -M e, conforme esperado, aumentou nas plantas +M para 26% sob $a\text{CO}_2$ e 37% sob $e\text{CO}_2$ (Figura 1). Em todo o caso, a TCM não respondeu significativamente à C_a .

CO_2 e micorrização aumentam de forma aditiva a assimilação de carbono com maior eficiência do uso da água

Tanto o enriquecimento com CO_2 quanto a adição de FMA aumentaram a performance fotossintética das plantas, evidenciada sobretudo pelos incrementos em A e V_{cmax} , embora os efeitos tenham sido mais pronunciados para C_a (maior valor de η^2 parcial; Tabela 1). Esses efeitos ocorreram de forma independente, uma vez que a interação $C_a \times \text{FMA}$ não foi significativa (Tabela 1).

Os valores de A aumentaram em resposta ao $e\text{CO}_2$ em 39% e 57% nas plantas -M e +M, respectivamente, sendo os maiores valores absolutos observados nas plantas +M. Em comparação com suas contrapartes -M, as plantas +M apresentaram incrementos significativos em A da ordem de 13% sob $a\text{CO}_2$ e 27% sob $e\text{CO}_2$ (Figura 2A). Em paralelo, g_s (Figura 2B) e E (Figura 2C) foram fortemente reduzidas tanto pelo enriquecimento com CO_2 quanto pela adição de FMA ($\sim 40\text{--}50\%$ para g_s e $\sim 20\text{--}25\%$ para E). As variações concomitantes em A e E resultaram em aumentos em EUA , tanto em resposta à micorrização e à $e\text{CO}_2$, com aumentos de $\sim 30\%$ nas plantas +M em relação aos indivíduos -M sob $a\text{CO}_2$, e de $\sim 70\%$ sob $e\text{CO}_2$ (Figura 2D). Incrementos em C_i ($\sim 50\%$) (Figura 2E) e em ETR ($\sim 30\%$) (Figura 2F), bem como reduções em R_p/A_b ($\sim 40\%$) (Figura 2G), foram observados em resposta ao $e\text{CO}_2$, sem efeitos significativos da adição de FMA. Por fim, R_n aumentou nas plantas +M, independentemente de C_a (Figura 2H). Registre-se ainda que os parâmetros de fluorescência da clorofila (F_v/F_m , F_v'/F_m' , qP e NPQ) não foram afetados pelos tratamentos aplicados (Tabela S2).

CO₂ e micorrização aumentam a capacidade bioquímica da fotossíntese e a razão g_m/g_s , mas as limitações fotossintéticas são governadas por CO₂

Foram observados aumentos significativos em V_{cmax} (Figura 3A) em resposta à adição de inóculos de FMA, da ordem de 22% sob aCO₂ e de 7% sob eCO₂. Por sua vez, os aumentos em J_{max} foram de aproximadamente 20% em resposta à micorrização, independentemente de C_a (Figura 3B). Com efeito, os maiores valores absolutos de ambas as variáveis foram observados nas plantas +M sob eCO₂, consistente com o padrão observado para *A*. Em conjunto, estes resultados indicam que tanto a micorrização quanto o enriquecimento com CO₂ contribuíram para o aumento da capacidade bioquímica da fotossíntese.

Observaram-se aumentos em C_c sob eCO₂ (11–21%), independentemente da micorrização (Figura 3C), enquanto C_{c_trans} (Figura 3D) e g_m (Figura 3E) não variaram significativamente em resposta aos tratamentos (Figura 3D); contudo, a razão g_m/g_s aumentou significativamente tanto em resposta à micorrização quanto ao enriquecimento com CO₂, destacando-se que essa razão aproximadamente dobrou nas plantas +M em relação às -M, independentemente de C_a (Figura 3F).

Nas condições deste experimento, as limitações à performance fotossintética (Tabela 2) foram predominantemente governadas por C_a (maiores valores de η^2 parcial; Tabela 1) e não pela micorrização. De modo geral, o desempenho fotossintético foi principalmente restringido por limitações mesofilicas (l_m), as quais não variaram em resposta aos tratamentos aplicados. As limitações estomáticas (l_s) foram significativamente maiores nas plantas sob eCO₂, independentemente da micorrização. Em contraste, as limitações bioquímicas (l_b) não responderam a C_a , mas foram maiores nas plantas -M em relação às +M sob aCO₂, exibindo um padrão inverso sob eCO₂ (Tabela 2).

A micorrização melhora o estado hídrico das plantas na antemãnhã, mas não ao meio-dia

Observaram-se valores de Ψ_{am} ligeiramente, porém significativamente, maiores nas plantas +M em comparação às suas contrapartes -M, sugerindo melhor estado de hidratação noturna nessas plantas. Por outro lado, Ψ_{md} não foi afetado pelos tratamentos (Tabela 3).

A inoculação micorrízica eleva os teores foliares de N e, sobretudo, de P, independentemente da concentração de CO₂

Os teores foliares de N (Figura 4A) e P (Figura 4B) foram significativamente aumentados pela inoculação micorrízica, com efeito particularmente pronunciado para P e mais evidente sob eCO₂. Nas plantas -M, as concentrações de N variaram de 23 (eCO₂) a 24,5 (aCO₂) g kg⁻¹ e foram elevadas em 21–25% pela inoculação com FMA, independentemente de C_a. Ressalte-se, contudo, que as concentrações de N nas plantas +M sob eCO₂ foram cerca de 10% inferiores às observadas nas plantas +M sob aCO₂. As concentrações de P nas plantas -M foram semelhantes sob ambas as condições de C_a, mas aumentaram substancialmente em resposta à inoculação micorrízica, com incrementos de 36% sob aCO₂ e de 69% sob eCO₂.

O enriquecimento com CO₂ reduz pigmentos cloroplastídicos e, juntamente com a micorrização, promove acúmulo de carboidratos e redução nas concentrações de proteínas e aminoácidos

As concentrações de pigmentos cloroplastídicos responderam exclusivamente ao fator C_a, observando-se reduções no pool de clorofilas totais (24–36%) e de carotenoides (~25%) nas plantas cultivadas sob eCO₂, independentemente da micorrização (Tabela 4). As concentrações de glicose não foram afetadas pelos tratamentos, enquanto as de frutose foram menores nas plantas sob aCO₂, também independentemente da micorrização. Em contraste, os pools de sacarose, amido e CNE (Tabela 4) aumentaram em resposta tanto à micorrização quanto ao enriquecimento com CO₂, atingindo os maiores valores nas plantas +M sob eCO₂. No caso de CNE, esses valores foram cerca de 26% superiores aos valores observados nas plantas -M sob eCO₂ e +M sob aCO₂, e aproximadamente 78% superiores aos valores registrados nas plantas -M sob aCO₂. Por sua vez, as plantas +M sob eCO₂ apresentaram as menores concentrações de aminoácidos (redução de ~30%) e proteínas (~17%) em comparação às plantas dos demais tratamentos, cujos valores pouco variaram entre si (Tabela 4).

A micorrização exerce maior influência que a concentração de CO₂ sobre o crescimento e a partição de biomassa

As variáveis de crescimento foram medidas ao final do experimento (Tabela 5). A MST aumentou significativamente em resposta tanto à fertilização com CO₂ quanto à

micorrização (Tabela 5), com incrementos médios de aproximadamente 20% e 28% atribuídos isoladamente aos fatores CO₂ e micorrização, respectivamente. Esse padrão indica um efeito essencialmente aditivo entre os fatores, de modo que os maiores valores de MST foram observados nas plantas +M cultivadas sob eCO₂. Em contraste, a partição de biomassa — refletida nas variações em RMF, RMC e RMR — foi influenciada exclusivamente pela micorrização (Tabela 5). Nas plantas +M, observaram-se reduções em RMF e RMC, concomitantes a um aumento em RMR, evidenciando maior alocação de biomassa para o sistema radicular. Como consequência, a razão SR/PA também aumentou nessas plantas em comparação às suas contrapartes -M. Paralelamente, foram registrados aumentos na altura, com os maiores valores observados em plantas +M sob eCO₂ em relação às dos demais tratamentos. A área foliar também aumentou, com incrementos médios de cerca de 7% em resposta à micorrização e de 9% em resposta ao enriquecimento com CO₂. O diâmetro do ramo ortotrópico aumentou em resposta a ambos os fatores avaliados, enquanto o número de ramos plagiotrópicos aumentou significativamente apenas em resposta à fertilização com CO₂ (Tabela 5).

A MSR foi incrementada pela micorrização, particularmente nas plantas +M sob eCO₂, ~100% maior que nas suas contrapartes -M e ~50% maior que nas plantas +M sob aCO₂. Em todo o caso, a arquitetura do sistema radicular foi afetada marginalmente pelos tratamentos, mas predominantemente pela micorrização. As plantas +M exibiram maior volume radicular total e diâmetro médio, bem como maior área superficial de raízes finas e grossas, independentemente das concentrações de CO₂. Por outro lado, a área superficial e o comprimento total do sistema radicular não responderam aos tratamentos. Em todo o caso, esses incrementos foram acompanhados de maior MSR. O enriquecimento com CO₂, por sua vez, não promoveu alterações significativas no comprimento de raízes finas, mas aumentou a área superficial dessas raízes.

A inoculação com FMA promoveu aumentos significativos no volume radicular total, bem como na área superficial de raízes finas e grossas, independentemente das concentrações de CO₂. Esses incrementos foram acompanhados de maior MSR. O enriquecimento com CO₂, por sua vez, não promoveu alterações significativas no comprimento de raízes finas, mas aumentou a área superficial dessas raízes.

O perfil hormonal é modulado principalmente pela micorrização e pela interação CO₂ × micorrização

Sete reguladores de crescimento foram anotados na análise do perfil hormonal (Figura 5). De modo geral, as variações nas concentrações desses compostos não responderam diretamente ao fator CO₂ isoladamente. Em contraste, à exceção do ácido indolacético (AIA) (Figura 5G), cujas concentrações não foram afetadas pelos tratamentos, todos os demais reguladores responderam à micorrização e/ou à interação CO₂ × micorrização. Cabe ressaltar que as plantas +M sob eCO₂ apresentaram, de modo consistente, as menores concentrações absolutas entre todos os reguladores de crescimento anotados. As concentrações de ABA (Figura 5A) tenderam a ser menores nas plantas +M, com reduções particularmente pronunciadas nas plantas +M sob eCO₂ em comparação às plantas dos demais tratamentos, padrão também observado para ACC, este que por sua vez apresentou incrementos na combinação aCO₂ +M (Figura 5B). De forma semelhante, as plantas +M apresentaram menores concentrações de AS (Figura 5D) e zeatina (Figura 5F) em relação às suas contrapartes -M. Por sua vez, as concentrações de MeJA (Figura 5C e AJ (Figura 5E) exibiram um padrão mais complexo de variação, refletindo a interação entre os fatores estudados: nas plantas -M, os valores foram significativamente maiores sob eCO₂ do que sob aCO₂, enquanto nas plantas +M observou-se a tendência oposta, com concentrações menores sob eCO₂ em comparação a aCO₂; isso indica que a micorrização alterou a forma pela qual o metabolismo de jasmonatos respondeu ao enriquecimento com CO₂.

O perfil metabólico por GC-MS revela alterações no metabolismo primário em resposta ao CO₂ e à micorrização

Para obter uma visão mais abrangente das principais rotas do metabolismo primário, foi empregada uma abordagem de perfil metabólico baseada em GC-MS (Lisec et al., 2006), com o objetivo de quantificar as variações relativas nos níveis de metabólitos em resposta aos tratamentos aplicados. Todos os valores foram normalizados em relação às plantas -M cultivadas sob aCO₂. Os resultados são apresentados em um mapa de calor em cores falsas na Figura 6, o que facilita a visualização geral dos padrões observados. O conjunto completo de dados encontra-se na Tabela S3, enquanto as comparações estatísticas detalhadas estão disponíveis na Tabela S4. Entre os 45 compostos que puderam ser devidamente anotados, 24 responderam ao fator CO₂, 21 à micorrização e 29 à interação entre esses fatores. Ressalte-se que apenas quatro metabólitos responderam exclusivamente ao CO₂ (Alanina, D-Pinitol, Galactinol e cis-cafeiato) e apenas um

exclusivamente à micorrização (4-amino-butirato). Independentemente das concentrações de CO₂, observou-se um acúmulo maior de frutose e sacarose nas plantas +M, enquanto nas plantas -M observou-se uma redução de ~26% sob eCO₂. Malato e fumarato apresentou um aumento nas plantas +M da ordem de ~53% e 156% respectivamente, sob aCO₂. Em contrapartida, sob eCO₂, nas plantas +M observou-se as maiores reduções foliares (~44% e 60%, respectivamente) do que do que em suas contrapartes. A presença do inóculo adicional de FMA (plantas +M) reduziu significativamente os teores de prolina e 4-amino-butirato em eCO₂, em comparação com o controle nativo. Redução de glutamato e aspartato também foi constatado nas plantas +M sob eCO₂ em comparação com suas contrapartes. O pool de fosfato foi limitante nas plantas controle (aCO₂ -M), ao passo que na presença de eCO₂, independentemente das condições de micorrização, houve um aumento foliar para patamares estáveis superiores. Em conjunto, estes resultados indicam uma complexa remodelação do metabolismo central em resposta aos fatores estudados.

Respostas coordenadas e contrastantes de crescimento, fotossíntese e metabolismo governam a separação dos tratamentos

De forma a reduzir a dimensionalidade dos dados e permitir uma visualização integrada das relações entre variáveis e da separação entre tratamentos foram feitas análises de componentes principais (PCA) (Figuras 7 e 8). A PCA das variáveis fisiológicas, bioquímicas e de crescimento explicou 54,6% da variância total, sendo o PC1 responsável por 42% e o PC2 por 12,6% (Figura 7A). Houve correlações particularmente evidentes, como as relações positivas entre variáveis ligadas ao desempenho fotossintético, incluindo A , ETR , V_{cmax} , J_{max} , além de características de crescimento, como altura e área foliar. Por outro lado, notou-se uma relação negativa entre essas variáveis e parâmetros relacionados à alocação de biomassa como RMF, RMC e respostas ao estresse como alguns reguladores hormonais, ABA e ACC (Figura 7A).

Foi observada uma distinção entre os quatro grupos de tratamentos (Figura 7B), especialmente ao diferenciar o tratamento eCO₂ +M, que se encontra no quadrante positivo, dos tratamentos sob aCO₂, que estão majoritariamente no quadrante negativo. A posição ocupada pelas plantas sob eCO₂ +M evidencia sua intensa ligação com um desempenho fotossintético superior e maior acúmulo de carbono. Em contrapartida, o tratamento aCO₂ -M está vinculado a variáveis ligadas à alocação de biomassa e reações

ao estresse. O tratamento eCO₂ -M foi alocado no segundo quadrante, demonstrando uma associação intermediária, especialmente com metabólitos solúveis e reguladores hormonais. Por outro lado, o aCO₂ +M ocupou predominantemente o quarto quadrante, apresentando uma associação reduzida com as variáveis fotossintéticas e uma maior proximidade com os parâmetros estruturais.

Para a PCA do perfil metabolômico, os dois primeiros componentes explicaram 56,3% da variância total, sendo o PC1 responsável por 35,4% e o PC2 por 20,9% (Figura 8A). Observou-se forte correlação positiva entre diversos açúcares e intermediários do metabolismo do carbono, como glicose-6-fosfato, sacarose, trealose, maltotriose e frutose. Em contraste, aminoácidos como prolina, alanina, e asparagina, além de ácidos orgânicos como malato e citrato, apresentaram associação oposta (Figura 8A).

A separação dos tratamentos foi novamente evidente (Figura 8B), com o grupo eCO₂ +M claramente deslocado no eixo positivo de PC1, indicando forte associação com o acúmulo de açúcares e metabólitos energéticos. Os tratamentos sob CO₂ ambiente (aCO₂) agruparam-se no lado negativo de PC1, sendo caracterizados por maior associação com aminoácidos e ácidos orgânicos. O tratamento eCO₂ -M posicionou-se no quadrante superior, associado a compostos como galactinol, rafinose e glicerol, enquanto aCO₂ -M apresentou maior dispersão, sugerindo maior variabilidade metabólica nessa condição.

DISCUSSÃO

O enriquecimento com CO₂ intensifica o funcionamento da simbiose micorrízica sem aumentar o grau de colonização

O experimento foi conduzido com solo não estéril, permitindo que os inóculos de FMA adicionados se estabelecessem sob condições bióticas naturais (Gomes Júnior et al., 2025), o que explica a ocorrência de colonização micorrízica nas plantas -M. Nas plantas +M, a TCM (26–37%) pode ser considerada moderada, segundo a classificação de Kormanik e McGraw (1982). Em muitos sistemas planta - micorriza, o enriquecimento atmosférico com CO₂ tende a aumentar a TCM, em parte devido à maior disponibilidade de fotoassimilados para o fungo simbionte (Terrer et al., 2016; Ahammed e Li, 2026). Contudo, esse efeito depende do contexto ecológico e fisiológico, incluindo a espécie hospedeira, as espécies de FMA e as condições nutricionais do solo, especialmente a disponibilidade de P (Kimball et al., 2007; Jakobsen et al., 2016; Liu et al., 2023). Neste estudo, embora tenha sido observada uma tendência de maior TCM nas plantas +M sob

eCO₂, essa diferença não foi estatisticamente significativa em relação às plantas +M sob aCO₂. Ademais, o maior suprimento de assimilados nas plantas -M sob eCO₂ também não resultou em alterações detectáveis na TCM, sugerindo que o enriquecimento com CO₂ exerceu pouca influência sobre o grau de colonização micorrízica. Não obstante, os resultados confirmam a efetividade da inoculação micorrízica nas plantas +M, especialmente sob eCO₂, evidenciada pelo maior desempenho fotossintético, pelas maiores concentrações foliares de N e P e pelo maior acúmulo de biomassa. Em síntese, mesmo sem aumentos significativos na colonização radicular, o enriquecimento com CO₂ pode intensificar o funcionamento da simbiose micorrízica.

CO₂ elevado e micorrização aumentam a capacidade fotossintética sem evidência de limitação bioquímica

O enriquecimento atmosférico de CO₂ promoveu incrementos consistentes na performance fotossintética, bem como em V_{cmax} e J_{max} , além do crescimento vegetativo do cafeeiro, evidenciado pelo aumento da AF e MST. Esse padrão é característico de espécies C3, nas quais a maior disponibilidade de CO₂ favorece aumento razão carboxilação/oxigenação da Rubisco (Drake et al, 1997; Ainsworth; Rogers, 2007). A magnitude dessas respostas foi modulada pela micorrização, evidenciando atuação entre disponibilidade atmosférica de carbono e estado simbiótico da planta — um padrão consistente também observado em mudas de *C. arabica* inoculadas com FMAs, em que o aumento de assimilação de CO₂ e capacidade fotossintética foi uma das principais respostas fisiológicas benéficas da simbiose (Gomes Júnior et al., 2025).

Aumentos adicionais em biomassa total, massa seca radicular e razão raiz/parte aérea também foram incrementados pela micorrização em eCO₂, indicando redirecionamento de carbono para o sistema radicular. Esse padrão é compatível com o papel das micorrizas na ampliação da absorção de nutrientes pouco móveis, como P, via rede de hifas extrarradiculares (Smith e Smith, 2012; Terrer et al., 2016). De fato, o aumento de PFT (fósforo foliar total) nas plantas sob +M, especialmente em eCO₂, reforça que a simbiose elevou a capacidade nutricional do sistema. Considerando que o P está diretamente relacionado à regeneração de RuBP e à produção de ATP, sua maior disponibilidade pode ter contribuído para sustentar as maiores taxas fotossintéticas observada (Raines, 2022).

Em condições de eCO₂, as respostas positivas ao aumento de CO₂ atmosférico são frequentemente condicionadas — e muitas vezes limitadas — pela disponibilidade de N

e P, evidenciando o papel crítico da nutrição mineral (Reich et al., 2006). No presente estudo, a redução do teor foliar de N em plantas -M sob eCO₂ foi parcialmente atenuada pela simbiose – FMAs possuem transportadores basais de N, aumentando absorção basal - sugerindo que os FMAs contribuíram para manter o equilíbrio nutricional e evitar limitação progressiva da capacidade fotossintética. Aspectos semelhantes de modulação nutricional pela associação com FMAs também foram relatados em mudas de café, com incrementos em P e maiores taxas de crescimento vegetativo observados em plantas inoculadas em condições de viveiro (Gomes Júnior et al., 2025).

A partição de biomassa foi significativamente influenciada pela micorrização, com maior investimento para o sistema radicular, com aumentos consistentes em RMR e razão SR/PA. Esse padrão confirma que a simbiose representa importante dreno de carbono, redirecionando fotoassimilados para o sistema radicular (Parihar et al., 2020). Em ambiente enriquecido com CO₂, o custo relativo da simbiose tende a ser amortecido pelo maior suprimento de C, permitindo expansão simultânea do sistema radicular sem comprometimento do crescimento aéreo (Terrer et al., 2016). A análise morfológica das raízes demonstrou que a micorrização foi o principal fator responsável pela remodelação estrutural, promovendo aumentos no volume e na área superficial radicular. O aumento da área superficial de raízes finas sob eCO₂, mesmo sem alteração proporcional no comprimento, sugere espessamento ou maior densidade estrutural das raízes, podendo indicar investimento em eficiência exploratória e não apenas em elongação (Poorter et al., 2012).

Ajustes nas trocas gasosas e na eficiência fotoquímica sob eCO₂ e micorrização

No âmbito fisiológico, embora tenha sido constatado redução em *g_s*, a *A* aumentou, padrão também observado em estudos de *Coffea arabica* inoculados com FMAs, nos quais a combinação de maior eficiência de uso de carbono e modulação de trocas gasosas foi associada ao ganho de crescimento (Gomes Júnior et al., 2025). O aumento de *C_i* e *C_c* indica que a maior disponibilidade externa de CO₂ compensou menor abertura estomática. O incremento em *A* permite sustentar o crescimento e desenvolvimento da planta, além da manutenção e sobrevivência do fungo, o qual representa um dreno nas raízes do hospedeiro e faz aumentar a demanda de C (Cairney, 2012; Bogar, 2023). A micorrização promoveu incrementos adicionais de *A* e *ETR*,

sugerindo ampliação da capacidade funcional do aparato fotossintético. Evidências similares foi relatado por Gomes Junior et al. (2005), corroborando com o papel da simbiose na intensificação da performance fotossintética.

Apesar de não terem sido observadas alterações significativas na transpiração por unidade de área foliar, o enriquecimento com CO₂ reduziu *E*, refletindo em maior *EUA*, padrão já documentado sob eCO₂ (Ainsworth; Rogers, 2007). O maior Ψ_{am} observado nas plantas +M indica melhor reidratação noturna e maior eficiência na exploração hídrica do solo, possivelmente associada à maior interface solo-raiz promovida pelas hifas extrarradiculares (Augé, 2001; Smith e Smith, 2012).

O aumento de *V*_{cmax} e *J*_{max} sob eCO₂, com incrementos adicionais na presença de FMA, demonstra que não ocorreu regulação negativa da fotossíntese, mas sim manutenção ou ampliação da capacidade fotossintética, padrão observado em espécies não limitadas nutricionalmente sob CO₂ elevado (Ainsworth & Rogers, 2007). A associação micorrízica pode potencializar essa resposta por meio de melhorias nutricionais (aumentos drásticos na absorção de P e captação otimizada de N) e metabólicas (estímulo ao metabolismo do carbono – consumo maior de C pelos FMAs, reciclagem de fosfato e proteção antioxidante) (Habeeb et al., 2020). Embora tenha sido observada redução nos teores de clorofila sob eCO₂, tal resposta pode refletir ajustes estruturais associados à redistribuição de nitrogênio e à menor limitação por CO₂, não necessariamente indicando estresse fotoquímico (Long et al., 2004). A estabilidade de *Fv/Fm* reforça a ausência de dano ao FSII (Maxwell & Johnson, 2000), enquanto o incremento de Φ_{FSII} em plantas micorrizadas sob eCO₂, acompanhado por maiores valores de *ETR*, indica maior eficiência no uso da energia luminosa e intensificação do fluxo de elétrons na cadeia transportadora. Esse padrão sugere maior produção de ATP e NADPH, refletindo uma conversão mais eficiente da energia luminosa em energia química.

As limitações fotossintéticas são predominantemente moduladas pelo CO₂ sob micorrização

A análise das limitações fotossintéticas revelou uma reconfiguração dos componentes difusivos e bioquímicos sob eCO₂, com maior contribuição relativa das limitações difusivas e redução das limitações bioquímicas, padrão coerente com a maior disponibilidade de substrato para carboxilação (Ainsworth; Rogers, 2007). Paralelamente

a esse rearranjo, a redução da respiração noturna sob $e\text{CO}_2$ — mais evidente em plantas - M — sugere um ajuste adicional no balanço de carbono. Esse padrão pode estar associado não apenas aos efeitos diretos do enriquecimento por CO_2 , mas também ao menor custo respiratório decorrente da reduzida TCM nessas plantas, uma vez que a manutenção da simbiose representa um dreno significativo de carbono. Assim, a menor perda respiratória pode ter contribuído para aumentar o ganho líquido de carbono e o acúmulo de biomassa (Drake et al., 1997).

Excedente de carbono sob $e\text{CO}_2$ sustenta o custo da micorrização e promove reprogramação metabólica e da relação fonte–dreno

O maior ganho líquido de carbono sob $e\text{CO}_2$ é corroborado pelo acúmulo de CNE (carbono não estrutural), indicando maior capacidade de assimilação e armazenamento de carbono (Freschet et al., 2020). Notavelmente, esse acúmulo ocorreu mesmo em plantas +M, que apresentam maior demanda por assimilados devido ao custo da simbiose. Esse padrão sugere que o incremento na assimilação de carbono sob $e\text{CO}_2$ não apenas supriu, mas excedeu as demandas adicionais impostas pelos fungos micorrízicos, permitindo simultaneamente maior crescimento e acúmulo de reservas, o que indica ausência de limitação por carbono e uma integração eficiente entre processos fonte–dreno (Smith e Smith, 2012; Terrer et al., 2016).

Além disso, sob concentrações elevadas de CO_2 , observa-se aumento da alocação de carbono para fungos micorrízicos arbusculares, o que pode modificar a economia da simbiose e o fluxo de carbono na planta (Verbruggen et al., 2016). Em consonância com isso, a análise metabolômica revelou respostas dependentes da interação $\text{CO}_2 \times \text{FMA}$. Reduções em malato e fumarato foram mais evidentes sob $e\text{CO}_2$ +M, sugerindo reconfiguração do fluxo do ciclo TCA ou redirecionamento de carbono para outras rotas biossintéticas (Li et al., 2018; Vega-Mas et al., 2024). Ademais, a expressiva redução nos teores de malato observada especificamente no tratamento $e\text{CO}_2$ +M não deve ser interpretada como uma limitação metabólica, mas sim como um ajuste fino que guarda uma relação direta com a condutância estomática. A drástica redução nos teores de malato observada especificamente no tratamento $e\text{CO}_2$ +M (Tabela S3) guarda uma relação mecânica direta com a manutenção de gs e a prevenção da aclimação fotossintética. Enquanto o acúmulo de malato sob $e\text{CO}_2$ em plantas não-micorrizadas ($e\text{CO}_2$ – M) sinaliza o fechamento estomático via ativação de canais de efluxo aniônicos no apoplasto,

a eficiente exportação desse ácido orgânico para o crescimento radicular no tratamento simbiótico desobstruiu a via sinalizadora. Esse desvio metabólico preveniu a queda estomática excessiva por feedback negativo, permitindo que a condutância estomática operasse em perfeita consonância com a alta demanda de carboxilação e transporte de elétrons (Mimata et al., 2022). Paralelamente, o aumento de açúcares sob eCO₂ indica intensificação do metabolismo de carboidratos e possivelmente funções osmoprotetores ou de sinalização, conforme demonstrado em estudos metabolômicos que associam esses compostos a ajustamentos fisiológicos sob condições de eCO₂ (Obata e Fernie, 2012; Ruan, 2014).

Os metabólitos associados à via do xiquimato (xiquimato, quinato, fenilalanina, cis-cafeiato e cis-cafeiol-quinato) apresentaram resposta dependente da interação CO₂ e FMA. O pool de xiquimato reduziu-se sob eCO₂ em plantas -M, mas aumentou em eCO₂ +M, indicando que a ativação dessa rota secundária não foi generalizada, mas condicionada ao estado simbiótico. Em consonância com isso, vias metabólicas secundárias, incluindo aquelas derivadas do ciclo do ácido xiquímico, são conhecidas por serem sensíveis à disponibilidade de carbono e às interações planta–microrganismo sob CO₂ elevado (Habeeb et al., 2020). Esse padrão sugere que a micorrização modulou a alocação de carbono para rotas secundárias sob maior disponibilidade de substrato.

A micorrização sob eCO₂ promove reorganização do perfil hormonal associada à redução de sinais de estresse e priorização do crescimento

A micorrização afetou diretamente o perfil de diversos fitormônios, embora as respostas tenham dependido da Ca. Destaca-se, neste estudo, a redução coordenada nas concentrações de reguladores tipicamente associados a respostas de estresse, incluindo ABA, ACC (precursor do etileno), AS e MeJA (Checker et al., 2018), particularmente nas plantas +M sob eCO₂. Em geral, plantas micorrizadas submetidas a estresses bióticos ou abióticos apresentam aumento nos pools desses reguladores (Kandalgaonkar & Barvkar, 2025; Khan et al., 2025), em contraste com o padrão observado aqui. Esse comportamento sugere que, nas condições experimentais deste estudo, a simbiose micorrízica não atuou como um gatilho de respostas hormonais associadas a estresses, mas refletiu uma melhor performance das plantas micorrizadas, provavelmente decorrente de melhorias na aquisição de recursos (e.g., água, N e, sobretudo, P) e no desempenho fotossintético. Nesse contexto, a maior disponibilidade de assimilados - a

despite do presumível maior uso desses assimilados para suportar maiores taxas de crescimento - pode ter reduzido a necessidade de ativação de vias hormonais relacionadas a estresses metabólicos ou limitações nutricionais. Assim, a diminuição generalizada de ABA, ACC, AS e MeJA nas plantas +M sob eCO₂ sugere que a micorrização pode favorecer um estado fisiológico caracterizado por menor ativação basal de vias hormonais associadas a defesa e estresses, em consonância com evidências de que a simbiose micorrízica modula a sinalização hormonal e o balanço entre crescimento e defesa (Pozo et al., 2015). Esse padrão é compatível com o conhecido *trade-off* entre crescimento e defesa, no qual a redução na ativação constitutiva de vias defensivas diminui custos metabólicos e permite maior alocação de recursos para crescimento (Walling, 2009; Huot et al., 2014; Karasov et al., 2017), o que pode explicar, ao menos em parte, o maior crescimento fisiológico observado nas plantas +M sob eCO₂.

Outro aspecto relevante do perfil hormonal foi a estabilidade das concentrações de AIA, em paralelo a reduções nas concentrações de zeatina nas plantas +M, sugerindo um reajuste no balanço citocinina - auxina. A diminuição relativa de citocininas é consistente com as alterações na partição de biomassa (e.g., maior RMR e maior razão SR/PA) e com o melhor estado nutricional das plantas micorrizadas (Sakakibara, 2006; Kieber & Schaller, 2018). Em síntese, o conjunto das respostas hormonais observadas — caracterizado pela redução de reguladores associados a estresse e defesa, pela diminuição relativa de citocininas e pela estabilidade das concentrações de AIA — indica que a micorrização promoveu uma reorganização do estado hormonal das plantas, compatível com menor ativação de vias defensivas e maior priorização do crescimento.

Esse padrão integrativo dos resultados é reforçado pela análise de componentes principais (PCA), que evidenciou clara separação entre os tratamentos e destacou a coordenação entre respostas fisiológicas e metabólicas. A associação do tratamento eCO₂ +M com variáveis relacionadas à capacidade fotossintética, crescimento e acúmulo de carboidratos indica que a maior disponibilidade de carbono, aliada à micorrização, promove uma reorganização metabólica voltada ao uso eficiente de fotoassimilados. Em contraste, os tratamentos sob CO₂ ambiente apresentaram associação com aminoácidos e ácidos orgânicos, sugerindo um metabolismo mais conservativo e orientado à manutenção celular (Foyer et al., 2011; Obata e Fernie, 2012). O posicionamento intermediário de eCO₂ -M, associado a compostos osmoprotetores, como prolina, galactinol, manitol e rafinose, indica que, na ausência da micorriza, parte do excedente

de carbono é desviada para ajustes metabólicos, em vez de ser integralmente convertida em crescimento (Ruan, 2014). Assim, a PCA reforça que a micorrização direciona a reprogramação metabólica para maior eficiência no uso do carbono sob eCO₂.

De forma integrada, os resultados demonstram que o enriquecimento atmosférico com CO₂ e a micorrização atuam de maneira complementar na modulação do crescimento, da fisiologia e do metabolismo do cafeeiro. Enquanto o eCO₂ ampliou a disponibilidade de carbono e promoveu ajustes nas limitações fotossintéticas e na eficiência no uso da água, a presença de FMA potencializou esses efeitos ao melhorar o estado nutricional, otimizar a partição de biomassa e promover reconfigurações metabólicas e hormonais que favoreceram o equilíbrio entre crescimento e defesa. Assim, a simbiose micorrízica não apenas foi mantida sob eCO₂, mas desempenhou papel central na sustentação da capacidade fotossintética e na estabilidade funcional da planta frente à nova condição atmosférica, evidenciando que interações planta–microrganismo são determinantes na magnitude e na persistência das respostas ao aumento de CO₂.

CONCLUSÃO

A elevação da concentração atmosférica de CO₂ intensifica o desempenho fotossintético, o crescimento e a eficiência no uso da água em *Coffea arabica*, porém essas respostas são fortemente dependentes da interação com fungos micorrízicos arbusculares. A micorrização atua como um aditivo a esses efeitos ao favorecer o suprimento nutricional, otimizar a partição de carbono e manter o equilíbrio fonte–dreno, evitando limitações progressivas sob eCO₂. Nesse contexto, a associação micorrízica emerge como um modulador central da resposta do cafeeiro, permitindo que o aumento na assimilação de carbono seja efetivamente convertido em crescimento e acúmulo de reservas, mesmo diante do maior custo metabólico da simbiose. Assim, em cenários de elevação do CO₂ atmosférico, a interação planta–micorriza não é apenas complementar, mas determinante para a manutenção da eficiência fisiológica e da resiliência funcional da cultura, destacando a importância de abordagens integrativas para a previsão do desempenho de culturas perenes em ambientes futuros.

REFERÊNCIAS

- AbdElgawad H, Zinta G, Beemster GTS, Janssens IA, Asard H** (2016) Future climate CO₂ levels mitigate stress impact on plants: Increased defense or decreased challenge? *Frontiers in Plant Science* **7**: 1–7
- Adeyemi NO, Atayese MO, Dare M, Olubode A** (2020) Effects of elevated carbon dioxide on arbuscular mycorrhizal fungi activities and soil microbial properties in soybean (*Glycine max* L. Merrill) rhizosphere. *Acta Fytotechn Zootechn* **23**:109-116
- Ahmad S, Yiotis C, Xu W, Knappe J, Gill L, McElwain J** (2024). Lower grass stomatal conductance under elevated CO₂ can decrease transpiration and evapotranspiration rates despite carbon fertilization. *Hydrology and Earth System Sciences* **28**: 4581–4595
- Ahammed GJ, Li X** (2026) Systemic regulation of plant root traits and root-mycorrhizal symbiosis by elevated CO₂. *Plant Physiology and Biochemistry* **230**: 1-9
- Ainsworth EA, Long SP** (2005) What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses. *New Phytologist* **165**: 351–372
- Ainsworth EA, Rogers A** (2007) The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment* **30**: 258–270
- Antunes WC, Pompelli MF, Carretero DM, DaMatta FM** (2008) Allometric models for non-destructive leaf area estimation in coffee (*Coffea arabica* and *Coffea canephora*). *Annals of Applied Biology* **153**: 33–40
- Augé RM** (2001) Water relations, drought and vesicular–arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Mycorrhiza* **11**: 3–42
- Avila RT, de Almeida WL, Costa LC, Machado KLG, Barbosa ML, de Souza RPB, et al** (2020) Elevated air [CO₂] improves photosynthetic performance and alters biomass accumulation and partitioning in drought-stressed coffee plants. *Environment Experimental Botany* **177**: 1–10
- Bader MK, Siegwolf R, Körner C, Planta S, October N, Bader MK, et al** (2016) Sustained enhancement of photosynthesis in mature deciduous forest trees after 8 years of free air CO₂ enrichment. *Planta* **232**: 1115–1125

- Barea J, Pozo M, López-Ráez J, Aroca R, Ruíz-Lozano J, Ferrol N, et al** (2013) Arbuscular mycorrhizas and their significance in promoting soil-plant system sustainability against environmental stresses. In: **González MBR, González-Lopes J** (eds), *Beneficial Plant-Microbial Interactions*. 1st, ed. CRC Press, Londres, pp 353–387
- Bárzana G, Aroca R, Ruiz-Lozano JM** (2015) Localized and non-localized effects of arbuscular mycorrhizal symbiosis on accumulation of osmolytes and aquaporins and on antioxidant systems in maize plants subjected to total or partial root drying. *Plant Cell Environment* **38**: 1613–1627
- Berthaud J, Charrier A** (1988) Genetic Resources of *Coffea*. In: **Clarke RJ, Macrae R** (eds), *Coffee Agronomy*. 4th ed. Elsevier Applied Science, London, pp 1–44
- Bettoni MM, Mogor ÁF, Pauletti V, Goicoechea N** (2014) Growth and metabolism of onion seedlings as affected by the application of humic substances, mycorrhizal inoculation and elevated CO₂. *Science Horticulturae* **180**: 227–235
- Bogar LM** (2023) Carbon allocation to arbuscular mycorrhizal fungi and its consequences for plant physiology. *New Phytologist* **237**: 123–135
- Bradford MM** (1976) A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* **72**: 248-254
- Brundrett MC** (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: Understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil* **320**: 37–77
- Bunn C, Läderach P, Ovalle Rivera O, Kirschke D** (2015) A bitter cup: climate change profile of global production of Arabica and Robusta coffee. *Climate Change* **129**: 89–101
- Cairney J WG** (2012) Extramatrical mycelia of ectomycorrhizal fungi and their role in nutrient uptake and carbon allocation. *Mycorrhiza* **12**:1–10
- Cairney JWG** (2000) Evolution of mycorrhiza systems. *Naturwissenschaften* **87**: 467–475
- Cavatte PC, Oliveira AAG, Morais LE, Martins SCV, Sanglard LMVP, DaMatta FM** (2012) Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee? A morphophysiological analysis. *Physiologia Plantarum* **144**:111-122

- Checker VG, Kushwaha HR, Kumari P, Yadav S** (2018) Role of Phytohormones in Plant Defense: Signaling and Cross Talk. *Plant Microbiome: Stress Response* 149-178
- Cotrufo MF, Ineson P, Scott A** (1998) Elevated CO₂ reduces the nitrogen concentration of plant tissues. *Global Change Biology* 4: 43–54
- Cruz RS, Araújo FHV, França AC, Sardinha LT, Machado CMM** (2020) Physiological responses of *Coffea arabica* cultivars in association with arbuscular mycorrhizal fungi. *Coffee Science* 15: 1–8
- DaMatta FM, Avila RT, Cardoso AA, Martins SCV, Ramalho JC** (2018) Physiological and agronomic performance of the coffee crop in the context of climate change and global warming: A Review. *Journal of Agricultural Food Chemistry* 66: 5264–5274
- DaMatta FM, Godoy AG, Menezes-Silva PE, Martins SCV, Sanglard LMVP, Morais LE, et al** (2016) Sustained enhancement of photosynthesis in coffee trees grown under free-air CO₂ enrichment conditions: Disentangling the contributions of stomatal, mesophyll, and biochemical limitations. *Journal of Experimental Botany* 67: 341–352
- DaMatta FM, Grandis A, Arenque BC, Buckeridge MS** (2010) Impacts of climate changes on crop physiology and food quality. *Food Research International* 43: 1814–1823
- DaMatta FM, Rahn E, Läderach P, Ghini R, Ramalho JC** (2019) Why could the coffee crop endure climate change and global warming to a greater extent than previously estimated? *Climate Change* 152: 167–178
- Davis AP, Rakotonasolo F** (2021) Six new species of coffee (*Coffea*) from northern Madagascar. *Kew Bulletin* 76:497-511
- De Souza AH, de Oliveira US, Oliveira LA, de Carvalho PHN, de Andrade MT, Pereira TS, et al** (2023) Growth and leaf gas exchange upregulation by elevated [CO₂] is light dependent in coffee plants. *Plants* 12: 1–19
- Drake BG, González-Meler MA, Long SP** (1997) More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 609–639

- Dong Y, Wang Z, Sun H, Yang W, Xu H, Berry D** (2018) The Response patterns of arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal symbionts under elevated CO₂. *Front Microbiology* **9**: 1-13
- Farquhar GD, Caemmerer S Von, Berry J A.** (1980) A biochemical model of photosynthesis CO₂ fixation in leaves of C₃ species. *Planta* **149**: 78–90
- Ferrão MAG, Fonseca AFA da, Verdin Filho AC, Volpi PS, Amélia M, Ferrão G, et al** (2007) Origem, Dispersão Geográfica, Taxonomia e Diversidade Genética de *Coffea canephora*. In: **Ferrão RG, Fonseca AFA da, Ferrão MAG, De Muner LH** (eds), *Café Conilon*. 1 st, ed. Incaper, Vitória, pp 64–91
- Fernández-Lizarazo JC, Moreno-Fonseca LP** (2016) Mechanisms for tolerance to water-deficit stress in plants inoculated with arbuscular mycorrhizal fungi. A review. *Agronomía Colombiana* **34**: 179-189
- Fernie AR, Roscher A, Ratcliffe RG, Kruger NJ** (2001) Fructose 2,6-bisphosphate activates pyrophosphate: fructose 6 phosphate 1-phosphotransferase and increases triose phosphate to hexose phosphate cycling in heterotrophic cells. *Planta* **212**:250–263
- Fonseca AJ, Tassone GAT, Carneiro MAC, Carvalho GR, Carvalho CHS, Botelho CE** (2020) Roles of arbuscular mycorrhizal fungi on acclimatization of clones of *Coffea arabica* L. produced by somatic embryogenesis. *Ciencia e Agrotecnologia* **44**: 1–9
- Foyer CH, Noctor G, Hodges M** (2011) Respiration and nitrogen assimilation: Targeting mitochondria-associated metabolism as a means to enhance nitrogen use efficiency. *Journal of Experimental Botany* **62**: 1467–1482
- Freschet GT, Swart EM, Cornelissen JHC** (2020) Integrated plant phenotypic responses to contrasting above- and below-ground resources: key roles of carbon allocation and storage. *Global Change Biology* **26**: 1-15
- Frew A, Price JN, Oja J, Vasar M, Öpik M** (2021) Impacts of elevated atmospheric CO₂ on arbuscular mycorrhizal fungi and their role in moderating plant allometric partitioning. *Mycorrhiza* **31**: 423–430.
- Galindo-Castañeda T, Brown KM, Lynch JP** (2018) Reduced root cortical burden improves growth and grain yield under low phosphorus availability in maize. *Plant Cell Environ* **41**: 1579-1592.

- Gao J, Han X, Seneweera S, Li P, Zong YZ, Dong Q, et al** (2015) Leaf photosynthesis and yield components of mung bean under fully open-air elevated [CO₂]. *Journal of Integrative Agriculture* **14**: 977–983
- Genty B, Briantais JM, Baker NR** (1989) The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta - Gen Subj* **990**: 87–92
- Giovannetti M, Mosse B** (1980) An evaluation of techniques for measuring vesicular arbuscular mycorrhizal infection in roots. *New Phytologist* **84**: 489–500
- Gomes Júnior FG, Souza RPB, Menezes KMS, Souza AH, Tomazeli-Silva A, Valadares SV, et al** (2025) Boosting coffee seedling performance through arbuscular mycorrhizal association. *Mycorrhiza* **35**: 1-13
- Grassi G, Magnani F** (2005) Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell Environ* **28**: 834–849
- Gu L, Pallardy SG, Tu K, Law BE, Wullschlegel SD** (2010) Reliable estimation of biochemical parameters from C₃ leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves. *Plant Cell Environment* **33**: 1852–1874
- Habeeb TH, Abdel-Mawgoud M, Yehia RS, Khalil AMA, Saleh AM, AbdElgawad, H** (2020) Interactive impact of arbuscular mycorrhizal fungi and elevated CO₂ on growth and functional food value of *Thymus vulgare*. *Journal of Fungi* **6**: 1-14
- Han X, Zhou G, Luo Q, Ferlian O, Zhou L, Meng J, et al** (2023). Plant biomass responses to elevated CO₂ are mediated by phosphorus uptake. *Science Total Environment*. **863**:1-10
- Harley PC, Loreto F, Di Marco G, Sharkey TD** (1992) Theoretical considerations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ flux by analysis of the response of photosynthesis to CO₂. *Plant Physiology* **98**: 1429-1436
- Harley PC, Sharkey TD** (1991) An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynthesis Research* **27**: 169–178
- Hashem A, Abd_Allah EF, Alqarawi AA, Egamberdieva D** (2018) Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Plant Stress Tolerance. In: **Egamberdieva D, Ahmad P** (eds)

Plant Microbiome: Stress Response. Microorganisms for Sustainability. V 5. Springer, Singapura, pp 67-103

Hoagland DR, Arnon DI (1938) The water-culture method for growing plants without soil. Circular California Agricultural Experiment Station **347**: 1884–1949

Huot B, Yao J, Montgomery BL, He SY (2014) Growth–defense tradeoffs in plants: a balancing act to optimize fitness. *Molecular Plant* **7**: 1267–1287

IPCC (2023) Climate Change 2023. Relatório de síntese AR6- Mudança climática. Disponível online <https://www.ipcc.ch/report/ar6/syr/>

Jeon HW, Lim Y, Kim JH (2025) Plant trait variation shapes plant–microbe interactions in changing climate. *Current Opinion in Plant Biology* **88**: 3-10.

Kandalgaonkar KN, Barvkar, VT (2025) Intricate phytohormonal orchestration mediates mycorrhizal symbiosis and stress tolerance. *Mycorrhiza* **35**: 13

Karasov TL, Chae E, Herman JJ, Bergelson J (2017) Mechanisms to Mitigate the Trade-Off between Growth and Defense. *Plant Cell* **29**: 666-680

Khan Y, Shah S, Li D, Yang F (2025) Arbuscular mycorrhizal fungi-mediated abiotic stress tolerance: Emerging roles in nutrient exchange, antioxidant defence, and hormonal crosstalk. *Plant Stress* **18**: 1-16

Kieber JJ, Schaller GE (2018) Cytokinin signaling in plant development. *Development*, **145**: 1-7

Kimball BA, Idso SB, Johnson S, Rillig MC (2007). Seventeen years of carbon dioxide enrichment of sour orange trees: final results. *Global Change Biology* **13**: 2171-2183

Kirschbaum MUF (2011) Does enhanced photosynthesis enhance growth? Lessons learned from CO₂ enrichment studies. *Plant Physiol* **155**: 117–124

Kormanik PP, McGraw AC (1982) Quantification of vesicular-arbuscular mycorrhizae in plant roots. In: *Methods and principles of mycorrhizal research*. Schenck NC ed. 37–45.

Koske RE, Gemma JN (1989) A modified procedure for staining roots to detect VA mycorrhizas. *Mycological Research* **92**: 486–488

Leakey ADB, Ainsworth EA, Bernacchi CJ, Rogers A, Long SP, Ort DR (2009) Elevated CO₂ effects on plant carbon, nitrogen, and water relations: Six important lessons from FACE. *Journal of Experimental Botany* **60**: 2859–2876.

Levy BE, Ben-Eliyahu Y, Grunstein YB, Halevy I, Klein T (2025). Physiological responses to ultra-high CO₂ levels in an evergreen tree species. *Biogeosciences*, **22**: 5069–5079.

Li M, Li Y, Zhang W, Li S, Gao Y, Ai X, et al (2018) Metabolomics analysis reveals that elevated atmospheric CO₂ alleviates drought stress in cucumber seedling leaves. *Analytical Biochemistry*, **559**: 71–85

Lima VF, Souza LP, Williams TCR, Fernie AR, Daloso DM (2018) Gas chromatography-mass spectrometry-based ¹³C-labeling studies in plant metabolomics. *Methods in Molecular Biology*, **1778**: 47-58

Lisec J, Schauer N, Kopka J, Willmitzer L, Fernie AR (2006) Gas chromatography mass spectrometry-based metabolite profiling in plants. *Nature Protocols*, **1**: 387-396

LIU Z, Yu Z, Song B, Li Y, Fang J, Guo Y, et al (2023) Elevated and temperature increase arbuscular mycorrhizal fungal diversity, but decrease root colonization, in maize and wheat. *Science of The Total Environment* **873**: 1-12

Long SP, Ainsworth EA, Rogers A, Ort DR (2004) Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review of Plant Biology* **55**: 591–628.

Marçal DMS, Avila RT, Quiroga-Rojas LF, de Souza RPB, Gomes Junior CC, Ponte LR, et al (2021) Elevated [CO₂] benefits coffee growth and photosynthetic performance regardless of light availability. *Plant Physiology and Biochemistry* **158**: 524–535

Martin FM, Van der Heijden MGA (2024) The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. *New Phytologist*. **242**:1486-1506.

Martins SCV, Galmés J, Cavatte PC, Pereira LF, Ventrella MC, DaMatta FM (2014) Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: Bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints to photosynthesis. *PLoS One* **9**: 1–10

- Martins SCV, Galmés J, Molins A, DaMatta FM** (2013a) Improving the estimation of mesophyll conductance to CO₂: On the role of electron transport rate correction and respiration. *Journal of Experimental Botany* **64**: 3285–3298
- Mndlela M, Tjelele JT, Madakadze IC, Mangwane M, Samuels IM, Müller F, Pule HT** (2022) A global meta-analysis of woody plant responses to elevated CO₂: implications on biomass, growth, leaf N content, photosynthesis and water relations. *Ecological Processes* **11**:1-21
- Maxwell K, Johnson GN** (2000) Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**: 659–668
- Mimata Y, Munemasa S, Nakamura T, Nakamura Y, Murata Y** (2022) Extracellular malate induces stomatal closure via direct activation of guard-cell anion channel SLAC1 and stimulation of Ca²⁺ signalling. *New Phytologist*, **236**: 852-863
- Moat J, Williams J, Baena S, Wilkinson T, Gole TW, Challa ZK, et al** (2017) Resilience potential of the Ethiopian coffee sector under climate change. *Nat Plants* **3**: 1–14.
- Mohammed AE, Alotaibi MO, Elobeid M** (2022) Interactive influence of elevated and arbuscular mycorrhizal fungi on sucrose and coumarin metabolism in *Ammi majus*. . *Plant Physiology and Biochemistry* **185**:45-54
- Moreira BC, Prates-Junior P, Jordão TC, Silva MCS da., Ribeiro APF, Stürmer SL, et al** (2019) Effect of inoculation of pineapple plantlets with arbuscular mycorrhizal fungi obtained from different inoculum sources multiplied by the on-farm method. *Revista Brasileira de Ciencia do Solo* **43**: 1–12
- Muhammad A, Kong X, Zheng S, Bai N, Li L, Khan MHU, et al** (2024). Exploring plant-microbe interactions in adapting to abiotic stress under climate change: a review. *Frontiers in Plant Science* **15**: 1-15.
- Mukherjee A, Ané JM** (2011) Germinating spore exudates from arbuscular mycorrhizal fungi: molecular and developmental responses in plants and their regulation by ethylene. *The American Phytopathological Society* . **24**: 260-70
- Müller M, Munné-Bosch S** (2011) Rapid and sensitive hormonal profiling of complex plant samples by liquid chromatography coupled to electrospray ionization tandem mass spectrometry. *Plant Methods*, **7**: 1-11

- Nelson DW, Sommers LE** (1973) Determination of total nitrogen in plant material. *Agronomy Journal*, **65**: 109-112
- Obata T, Fernie AR** (2012) The use of metabolomics to dissect plant responses to elevated CO₂. *Cellular and Molecular Life Sciences* **69**: 3225-3243
- Parihar M, Rakshit A, Meena VS, Gupta VK, Rana K, Choudhary M, et al** (2020) The potential of arbuscular mycorrhizal fungi in C cycling: a review. *Archives of Microbiology* **7**: 1-16
- Peruta R, Mereu V, Spano D, Marras S, Vezy R, Trabucco A** (2025) Projecting trends of arabica coffee yield under climate change: A process-based modelling study at continental scale. *Agricultural Systems* **227**:1-14
- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P, Mommer L** (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analysis of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* **193**: 30–50
- Pozo MJ, López-Ráez JA, Azcón-Aguilar C, García-Garrido JM** (2015) Phytohormones as integrators of environmental signals in the regulation of mycorrhizal symbioses. *New Phytologist* **205**: 1431–1436
- Raines CA** (2022) Improving plant productivity by re-tuning the regeneration of RuBP in the Calvin–Benson–Bassham cycle. *New Phytologist* **236**: 350–356
- Rakocevic M, Ribeiro RV, Marchiori PER, Filizola HF, Batista ER** (2018) Structural and functional changes in coffee trees after 4 years under free air CO₂ enrichment. *Annals of Botany* **121**: 1065–1078
- Reich PB, Hobbie SA, Lee T, Ellsworth DS, West JB, Tilman D, et al** (2006) Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature* **440**: 922–925
- Rencher AC** (2002) *Methods of multivariate analysis* (2nd ed) John Wiley & Sons, New York.
- Rodrigues WP, Martins MQ, Fortunato AS, Rodrigues AP, Semedo JN, Simões-Costa MC, et al** (2016) Long-term elevated air [CO₂] strengthens photosynthetic functioning and mitigates the impact of supra-optimal temperatures in tropical *Coffea arabica* and *C. canephora* species. *Global Change Biology* **22**: 415–431

- Ruan YL** (2014) Sucrose metabolism: gateway to diverse carbon use and sugar signaling. *Annual Review of Plant Biology* **65**: 33–67
- Saggin Júnior OJ, Silva EMR** (2006) Micorriza Arbuscular – Papel, Funcionamento e Aplicação da Simbiose. In: **Aquino AM, Assis RL** (eds), *Processos biológicos no sistema solo-planta: ferramentas para uma agricultura sustentável*. 1st, ed. Embrapa Agrobiologia, Seropédica, pp 101–150
- Sakakibara H** (2006) Cytokinins: Activity, biosynthesis, and translocation. *Annual Review of Plant Biology* **57**: 431–449
- Sanches RFE, Catarino ICA, Braga MR, Silva EA da** (2017) Influência da alta concentração atmosférica de CO₂ ($\uparrow$ [CO₂] atm) $\times$ disponibilidade hídrica nas relações hídricas, trocas gasosas e acúmulo de carboidratos em *Coffea arabica* L. *Hoehnea* **44**: 635–643
- Santander C, Aroca R, Ruiz-Lozano JM, Olave J, Cartes P, Borie F, et al** (2017) Arbuscular mycorrhiza effects on plant performance under osmotic stress. *Mycorrhiza* **27**: 639–657
- Sharkey TD** (1985) Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and ratel limitations. *The Botanical Review* **5**: 53–105
- Silva, FD** (2009) Análise química de tecido vegetal. *Manual de análises químicas de solo, plantas e fertilizantes* **2**: 193-304.
- Smith SE, Smith FA** (2012) Fresh perspectives on the roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant nutrition and growth. *Mycologia* **104**:1-13
- Suparno A, Prabawardani S, Yahya S, Taroreh NA** (2015) Inoculation of arbuscular mychorrizal fungi increase the growth of cocoa and coffee seedlings applied with ayamaru phosphate rock. *Journal of Agricultural Science* **7**: 199-210
- Tang X, Zhao J, Zhou J, Zhu Q, Sheng X, Yao C** (2024) Elevated CO₂ shifts photosynthetic constraint from stomatal to biochemical limitations during induction in *Populus tomentosa* and *Eucalyptus robusta*. *Plants* **13**:1-16
- Terrer C, Vicca S, Hungate BA, Phillips RP, Prentice IC** (2016) Mycorrhizal association as a primary control of the CO₂ fertilization effect. *Science* **353**: 72–74

- Uddin S, Löw M, Parvin S, Fitzgerald GJ, Tausz-Posch S, Armstrong R, et al** (2018) Elevated [CO₂] mitigates the effect of surface drought by stimulating root growth to access sub-soil water. *PLoS One* **13**: 1–20
- Valentini R, Epron D, De Angelis P, Matteucci G, Dreyer E** (1995) In situ estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Turkey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant Cell Environment* **18**: 631–640
- Vega-Mas I, Marino D, De la Peña M, Fuertes-Mendizábal T, González-Murua C, Estavillo JM** (2024) Enhanced photorespiratory and TCA pathways by elevated CO₂ to manage ammonium nutrition in tomato leaves. *Plant Physiology and Biochemistry* **217**: 1-12
- Verbruggen E, Kiers ET** (2010) Evolutionary ecology of mycorrhizal functional diversity in agricultural systems. *Evolutionary Applications* **3**: 547–560
- Verhage FYF, Anten NPR, Sentelhas PC** (2017) Carbon dioxide fertilization offsets negative impacts of climate change on *Arabica coffee* yield in Brazil. *Climate Change* **144**: 671–685
- Wahab A, Muhammad M, Munir A, Abdi G, Zaman W, Ayaz A, et al** (2023) Role of Arbuscular Mycorrhizal Fungi in Regulating Growth, Enhancing Productivity, and Potentially Influencing Ecosystems under Abiotic and Biotic Stresses. *Plants* **12**:1-40
- Walling, LL** (2009) Adaptive defense responses to pathogens and insects. *Advances in Botanical Research*, **51**: 551-562
- Wang D, Dong W, Murray J, Wang E** (2022) Innovation and appropriation in mycorrhizal and rhizobial Symbioses. *The Plant Cell* **34**:1573-1599
- Wei Z, Du T, Li X, Fang L, Liu F** (2018) Interactive effects of elevated CO₂ and N fertilization on yield and quality of tomato grown under reduced irrigation regimes. *Frontiers in Plant Science* **9**: 1–10
- Wellburn AR** (1994) The spectral determination of chlorophylls *a* and *b*, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolutions. *Journal of Plant Physiology* **144**: 307-313
- Yemm EW, Cocking EC** (1995) The determination of amino acids with ninhydrin. *Analyst* **80**: 209-213

FIGURAS E TABELAS

Tabela 1. Resultados da ANOVA fatorial e da análise de tamanho de efeito mostrando os efeitos das concentrações de CO₂ (CO₂) e micorrização (Mic) e a interação entre ambos (CO₂ x Mic) sobre a taxa de colonização micorrízica, trocas gasosas e fluorescência, parâmetros bioquímicos, metabólicos e de crescimento, relações hídricas e perfil hormonal de plantas de café. Para cada variável são apresentados o p valor e os respectivos níveis de significância, acompanhados do eta quadrado parcial (η^2), que expressa a proporção da variância atribuída a cada fator, permitindo estimar a magnitude do efeito e sua relevância biológica. Os efeitos significativos são indicados para $P \leq 0,05$ (*), $P \leq 0,01$ (**) e $P \leq 0,001$ (***). As abreviações estão descritas no texto principal.

Parâmetro	p valor (CO ₂)	η^2 (CO ₂)	p valor (Mic)	η^2 (Mic)	p valor (CO ₂ ×Mic)	η^2 (CO ₂ x Mic)
TCM	0.399	0.060	0.014	0.408	0.126	0.184
MST	0.000	0.550	0.000	0.697	0.866	0.001
RMF	0.140	0.105	0.002	0.377	0.695	0.008
RMC	0.056	0.171	0.010	0.290	0.626	0.012
RMR	0.258	0.063	0.001	0.413	0.227	0.072
Altura	0.000	0.934	0.000	0.765	0.000	0.625
AF	0.006	0.321	0.027	0.223	0.847	0.002
AFE	0.006	0.318	0.181	0.088	0.696	0.008
SR/PA	0.125	0.114	0.000	0.476	0.099	0.130
NRP	0.003	0.366	0.333	0.047	0.643	0.011
DRO	0.000	0.463	0.001	0.423	0.000	0.463
MsRaiz	0.000	0.530	0.000	0.802	0.032	0.211
Área superficial de raiz	0.000	0.693	0.274	0.099	0.275	0.098

Comprimento de Raiz	0.001	0.612	0.006	0.476	0.329	0.079
Volume de raiz	0.041	0.305	0.058	0.267	0.284	0.095
Diâmetro de raiz	0.067	0.252	0.046	0.292	0.562	0.029
Comp. raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	0.001	0.591	0.051	0.282	0.057	0.269
Comp. raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	0.055	0.274	0.027	0.344	0.692	0.014
Comp. raízes grossas ($\varnothing > 2,5$)	0.162	0.156	0.051	0.282	0.120	0.189
Area superf. raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	0.802	0.005	0.442	0.050	0.695	0.013
Area superf. raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	0.000	0.745	0.452	0.048	0.269	0.101
Area superf. raízes grossas	0.043	0.298	0.112	0.197	0.173	0.149
Vol. raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	0.026	0.348	0.243	0.112	0.851	0.003
Vol. raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	0.081	0.232	0.044	0.296	0.578	0.027
Vol. raízes grossas ($\varnothing > 2,5$)	0.052	0.280	0.122	0.188	0.166	0.153
<i>A</i>	0.000	0.734	0.008	0.364	0.193	0.104
<i>gs</i>	0.000	0.656	0.000	0.628	0.229	0.089
<i>E</i>	0.017	0.307	0.026	0.275	0.678	0.011

C_i	0.000	0.822	0.130	0.137	0.180	0.109
EUA	0.000	0.661	0.001	0.486	0.016	0.309
ETR	0.009	0.359	0.412	0.042	0.875	0.002
A_b	0.000	0.544	0.060	0.204	0.100	0.160
R_p/A_b	0.000	0.542	0.106	0.155	0.493	0.030
F_v/F_m	0.196	0.102	0.506	0.028	0.494	0.030
F_v/F_m'	0.169	0.115	0.144	0.129	0.496	0.029
NPQ	0.177	0.111	0.334	0.058	0.783	0.005
qP	0.695	0.010	0.081	0.179	0.679	0.011
V_{cmax}	0.000	0.624	0.003	0.431	0.208	0.097
J_{max}	0.009	0.356	0.004	0.414	0.720	0.008
C_c	0.004	0.422	0.668	0.012	0.379	0.049
g_m	0.774	0.005	0.933	0.000	0.153	0.123
g_m/g_s	0.001	0.493	0.001	0.523	0.028	0.267
C_i-C_c	0.000	0.792	0.204	0.099	0.226	0.090
C_c_Trans	0.977	0.000	0.880	0.001	0.066	0.195
Rn	0.021	0.291	0.018	0.304	0.231	0.088
I_s	0.013	0.329	0.452	0.036	0.115	0.148
I_m	0.099	0.161	0.544	0.023	0.051	0.218
I_b	0.001	0.505	0.620	0.016	0.024	0.279
Ψ_{am}	0.000	0.794	0.008	0.364	0.497	0.029

Ψ_{md}	0.002	0.458	0.047	0.224	0.042	0.234
<i>Cl</i> Total	0.006	0.384	0.285	0.071	0.604	0.017
<i>Car</i>	0.017	0.305	0.402	0.044	0.833	0.003
Amido	0.000	0.798	0.000	0.823	0.236	0.087
Frutose	0.001	0.503	0.002	0.474	0.657	0.013
Glicose	0.222	0.092	0.068	0.193	0.834	0.003
Sacarose	0.022	0.287	0.002	0.447	0.349	0.055
CNE	0.000	0.795	0.000	0.806	0.767	0.006
Aa	0.105	0.156	0.017	0.306	0.000	0.740
Proteinas	0.000	0.606	0.011	0.337	0.051	0.218
N	0.276	0.049	0.000	0.777	0.198	0.068
P	0.000	0.408	0.000	0.822	0.001	0.370
ABA	0.837	0.003	0.001	0.521	0.026	0.274
ACC	0.082	0.177	0.580	0.020	0.008	0.366
MeJA	0.281	0.072	0.003	0.434	0.008	0.362
AS	0.461	0.034	0.003	0.434	0.108	0.154
AJ	0.318	0.062	0.128	0.139	0.041	0.236
Zeatina	0.150	0.125	0.006	0.380	0.714	0.009
AIA	0.619	0.016	0.811	0.004	0.868	0.002
Valina	0.002	0.474	0.378	0.049	0.000	0.742
Alanina	0.023	0.284	0.464	0.034	0.281	0.072

Prolina	0.290	0.070	0.028	0.266	0.715	0.009
Glicina	0.096	0.163	0.156	0.122	0.039	0.240
Serina	0.648	0.013	0.925	0.001	0.444	0.037
Treonina	0.864	0.002	0.315	0.063	0.330	0.059
Aspartato	0.857	0.002	0.161	0.119	0.000	0.597
Asparagina	0.175	0.112	0.237	0.086	0.795	0.004
Glutamato	0.399	0.045	0.025	0.276	0.017	0.307
Fenilalanina	0.069	0.192	0.109	0.152	0.060	0.204
Lisina	0.067	0.195	0.037	0.245	0.007	0.372
Eritritol	0.079	0.180	0.605	0.017	0.154	0.123
Xilulose	0.752	0.006	0.935	0.000	0.351	0.054
Ribose	0.345	0.056	0.343	0.056	0.371	0.050
Xilitol	0.060	0.203	0.465	0.034	0.012	0.331
Fucose	0.006	0.381	0.912	0.001	0.693	0.010
Fructose	0.004	0.422	0.149	0.126	0.023	0.282
Glicose	0.213	0.095	0.551	0.023	0.010	0.344
Manitol	0.038	0.243	0.464	0.034	0.586	0.019
Sorbitol	0.008	0.365	0.339	0.057	0.014	0.321
D-Pinitol	0.100	0.160	0.434	0.039	0.378	0.049
Mio-Inositol	0.653	0.013	0.046	0.226	0.015	0.318
Glicose-6-Fosfato	0.089	0.170	0.404	0.044	0.021	0.290

Sacarose	0.269	0.076	0.026	0.273	0.209	0.097
Trealose	0.000	0.667	0.023	0.284	0.007	0.372
Maltotriose	0.348	0.055	0.850	0.002	0.517	0.027
Galactinol	0.303	0.066	0.467	0.034	0.626	0.015
Rafinose	0.719	0.008	0.139	0.132	0.060	0.204
Glicerol	0.000	0.841	0.389	0.047	0.150	0.125
cis-Cafeiato	0.020	0.294	0.656	0.013	0.335	0.058
cis-Cafeiol-Quinato	0.002	0.462	0.002	0.473	0.361	0.052
trans-Cafeiol-Quinato	0.435	0.039	0.285	0.071	0.175	0.112
Lactato	0.053	0.214	0.012	0.335	0.000	0.738
Glicolato	0.204	0.099	0.286	0.071	0.187	0.106
Ureia	0.679	0.011	0.225	0.091	0.366	0.051
Succinato	0.985	0.000	0.621	0.016	0.260	0.078
Glicerato	0.009	0.355	0.037	0.245	0.093	0.166
Fumarato	0.285	0.071	0.722	0.008	0.000	0.595
Malato	0.000	0.569	0.945	0.000	0.000	0.784
4-Amino-Butirato	0.237	0.086	0.005	0.397	0.368	0.051
Shikimato	0.000	0.554	0.380	0.048	0.003	0.435
Citrato	0.001	0.502	0.055	0.211	0.303	0.066
Quinato	0.688	0.010	0.003	0.436	0.062	0.201
Fosfato	0.054	0.213	0.011	0.343	0.039	0.241

Galactonato	0.806	0.004	0.008	0.363	0.021	0.292
--------------------	-------	-------	-------	-------	-------	-------

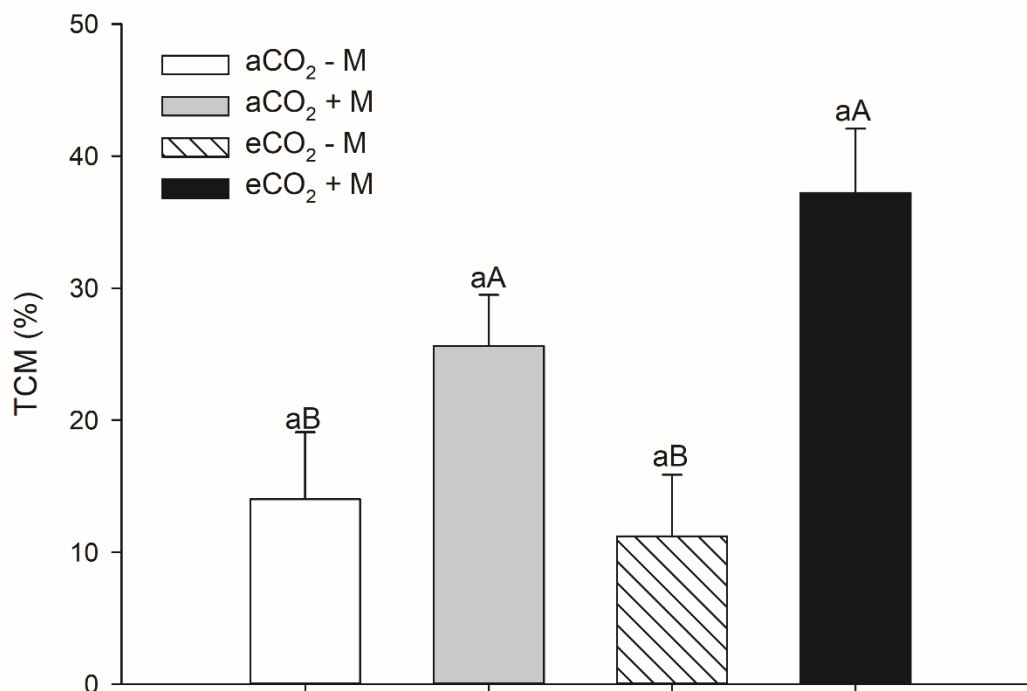


Figura 1. Taxa de colonização micorrízica de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$).

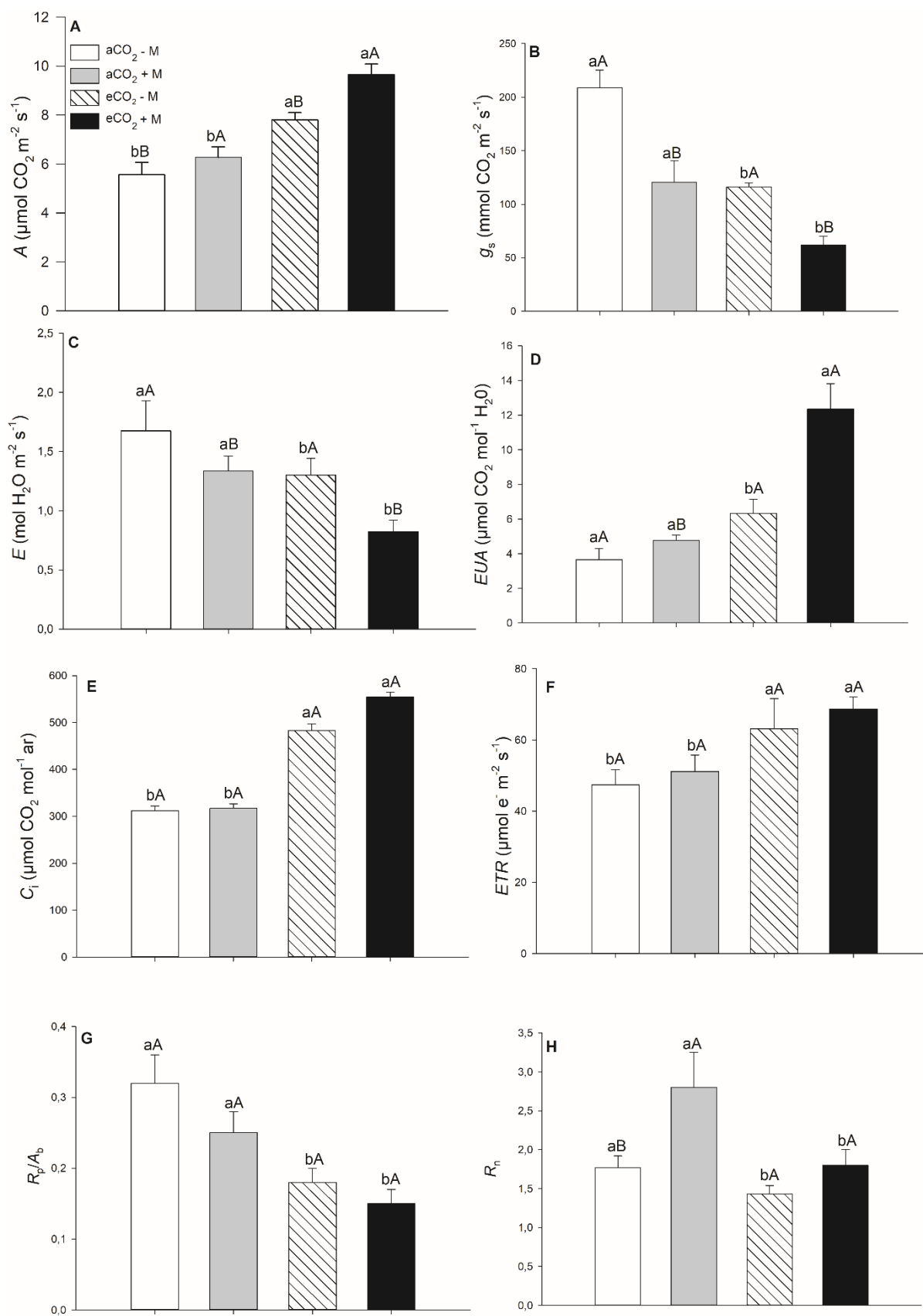


Figura 2: (A) Assimilação líquida de CO₂ (A), (B) Condutância estomática (g_s), (C) Taxa de transpiração (E), (D) Concentração de CO₂ na cavidade subestomática (C_i), (E) Eficiência do uso da água (EUA), (F) Taxa de transporte de elétrons (ETR), (G) Razão

R_p/A_b e de plantas de café cultivadas e (H) Respiração noturna (R_n) de plantas de café em diferentes concentrações de CO_2 (aCO_2 (concentração ambiente - 425 ppm) e eCO_2 (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO_2 , dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO_2 ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$).

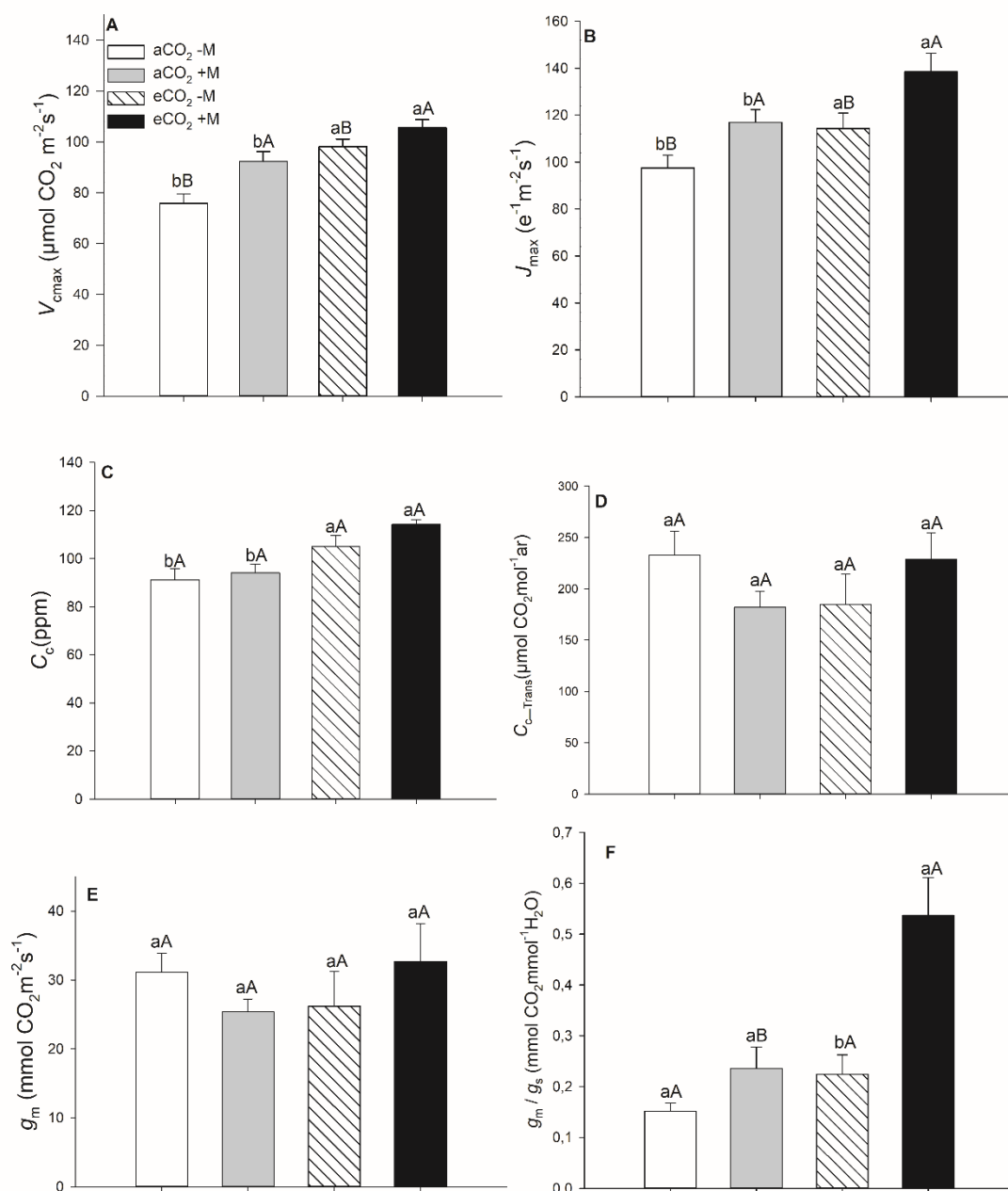


Figura 3. (A) Velocidade máxima aparente de carboxilação da RubisCO (V_{cmax}), (B) Taxa máxima de transporte de elétrons (J_{max}), (C) Gradiente de concentração de CO₂ das cavidades subestomáticas aos sítios de carboxilação (C_i - C_c), (D) Concentração de CO₂ no cloroplasto (C_c), (E) Condutância mesofílica ao CO₂ (g_m) e (F) Razão g_m/g_s de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm \text{EP}$).

Tabela 2. Limitações à fotossíntese determinadas a partir dos parâmetros das curvas $A \times C_c$ de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram quantificadas as limitações estomáticas (l_s), mesofílicas (l_m) e bioquímicas (l_b) à assimilação líquida de CO₂. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$).

Limitações fotossintéticas	aCO ₂		eCO ₂	
	-M	+M	-M	+M
l_s	0.26 ± 0.03 bA	0.22 ± 0.02 bA	0.31 ± 0.02 aA	0.41 ± 0.07 aA
l_m	0.55 ± 0.03 aA	0.62 ± 0.02 aA	0.57 ± 0.02 aA	0.45 ± 0.08 aA
l_b	0.19 ± 0.01 aA	0.16 ± 0.01 aB	0.12 ± 0.01 aB	0.14 ± 0.01 aA

Tabela 3. Potencial hídrico antemanhã e meio dia (Ψ_{am} e Ψ_{md}) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram quantificadas as limitações estomáticas (l_s), mesofílicas (l_m) e bioquímicas (l_b) à assimilação líquida de CO₂. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$).

Potencial Hídrico	aCO ₂		eCO ₂	
	-M	+M	-M	+M
Ψ_{am}	0.06 ± 0.01 aA	0.05 ± 0 aB	0.03 ± 0 bA	0.02 ± 0 bB
Ψ_{md}	1.04 ± 0.1 aA	0.72 ± 0.1 bA	0.45 ± 0.07 aB	0.45 ± 0.04 aA

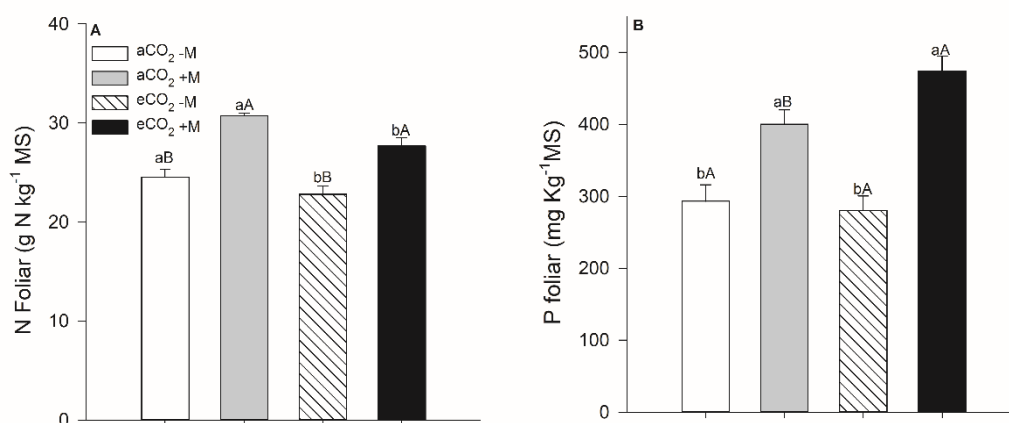


Figura 4. (A) Concentração foliar de nitrogênio (N) e (B) Fósforo (P) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA))). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Tukey; $n = 6 \pm EP$).

Tabela 4: Concentrações de compostos bioquímico foliares de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram estimados os seguintes compostos bioquímicos: pigmentos foliares (Clorofila total (Chl *a* + *b*) e carotenoides (car)), fenóis solúveis totais (FST), amido, glicose, frutose, sacarose, carbonos não estruturais (CNE), aminoácidos e proteínas. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Tukey; $n = 6 \pm EP$).

Parâmetros	aCO ₂		eCO ₂	
	-M	+M	-M	+M
Chl <i>a+b</i> (mg g ⁻¹)	5.71 ± 0.4 aA	5.43 ± 0.6 aA	4.36 ± 0.7 bA	3.48 ± 0.2 bA
Car (mg g ⁻¹)	1.24 ± 0.1 aA	1.12 ± 0.1 aA	0.92 ± 0.1 bA	0.85 ± 0.08 bA
Amido (µmol de eq. glicose g ⁻¹)	145 ± 4.8 bB	224 ± 10 bA	219 ± 8.2 aB	278 ± 7.5 aA
Glicose (µmol g ⁻¹)	24.2 ± 1.1 aA	22.31 ± 0.6 aA	22.9 ± 0.5 aA	21.39 ± 0.9 aA
Frutose (µmol g ⁻¹)	11.8 ± 0.4 bA	7.6 ± 0.9 bB	17.4 ± 1.7 aA	12.0 ± 1.4 aB
Sacarose (µmol g ⁻¹)	39.7 ± 8.8 bB	58.7 ± 2.2 bA	51.1 ± 8.1 aB	84.0 ± 7.6 aA
CNE (µmol de eq. glicose g ⁻¹)	223 ± 8.5 bB	293 ± 11 bA	323 ± 11.3 aB	376 ± 7.5 aA
Aminoácidos (mg g ⁻¹)	17.9 ± 0.3 bB	21.2 ± 0.6 aA	22.0 ± 1.1 aA	14.3 ± 0.8 bB
Proteínas (mg g ⁻¹)	68.0 ± 0.7 aA	66.8 ± 1.5 aA	63.4 ± 2 aA	55.5 ± 1.8 bB

Tabela 5: Características de crescimento vegetativo e partição de biomassa de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente – 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada- 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram determinados os seguintes parâmetros: massa seca total (MST); razão de massa foliar, caulinar e radicular (RMF, RMC e RMR, respectivamente); altura da planta; área foliar total (AF); área foliar específica (AFE); razão de área foliar (RAF), razão de biomassa raiz/parte aérea (Raiz/PA) número de ramos plagiotrópicos (NRP) e diâmetro do ramo ortotrópico (DRO). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Tukey; $n = 5 \pm EP$).

Parâmetros	aCO ₂		eCO ₂	
	-M	+M	-M	+M
MST (g)	103 ± 5.8 bB	134 ± 3.9 bA	126 ± 3.3 aB	158 ± 5 aA
RMF	0.38 ± 0.03 aA	0.31 ± 0.01 aB	0.35 ± 0.01 aA	0.29 ± 0.01 aB
RMC	0.56 ± 0.05 aA	0.47 ± 0.01 aB	0.49 ± 0.01 aA	0.43 ± 0.01 aB
RMR	0.16 ± 0.02 aB	0.22 ± 0.02 aA	0.16 ± 0.02 aB	0.27 ± 0.02 aA
Altura (cm)	71.4 ± 0.3 aB	72.5 ± 0.6 aB	76.5 ± 0.3 bA	82.8 ± 0.3 aA
AF (cm²)	5186 ± 204 bB	5531 ± 137 bA	5637 ± 89.9 aB	6043 ± 172 aA
AFE (cm² g⁻¹)	188 ± 4.6 aA	179 ± 1.7 aA	171 ± 7.47 bA	166 ± 4.4 bA
RAF (cm⁻² g⁻¹)	1.84 ± 0.1 aA	1.34 ± 0.05 aB	1.37 ± 0.08 bA	1.05 ± 0.03 bB
RaizPA (g)	0.2 ± 0.03 aB	0.28 ± 0.02 aA	0.2 ± 0.02 aB	0.38 ± 0.04 aA
NRP	17.3 ± 0.6 bA	19.6 ± 0.6 bA	23.5 ± 2.6 aA	24.3 ± 1.5 aA
DRO (mm)	1.25 ± 0.01 bB	1.31 ± 0.02 bA	1.32 ± 0.05 aB	1.51 ± 0.03 aA

Tabela 6. Características morfométricas de raízes de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente – 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada- 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram determinados os seguintes parâmetros: comprimento, área superficial e volume de raízes, subdivididas em raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$), finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$) e grossas ($\varnothing > 2,5$). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste de Student; $n = 5 \pm EP$).

Parâmetros	aCO ₂		eCO ₂	
	Sem Micorriza	Com Micorriza	Sem Micorriza	Com Micorriza
Área superficial de raiz (cm ²)	2299 ± 126 aA	2760 ± 402 aB	2367 ± 63 bA	3996 ± 254 aA
Comprimento de Raiz (cm)	11388 ± 110 bB	13071 ± 14 aB	13882 ± 285 bA	18089 ± 182 aA
Volume de raiz (cm ³)	51.7 ± 3.6 aA	65.9 ± 8 aB	65 ± 2 bA	117 ± 3.5 aA
Diâmetro de raiz (mm)	2.2 ± 0.08 aA	2.3 ± 0.09 aB	2.1 ± 0.09 bA	2.7 ± 0.07 aA
Comp. raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	7594 ± 152 bB	8428 ± 112 bA	9052 ± 232 aB	10411 ± 13 aA
Comprimento raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	3664 ± 212 bB	4463 ± 127 aB	4678 ± 106 bA	7276 ± 193 aA
Comprimento raízes grossas ($\varnothing > 2,5$)	129 ± 8 aA	179 ± 22 aB	151 ± 23 bA	401 ± 10 aA
Área superficial raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	690 ± 31 bB	779 ± 23 bA	773 ± 27 aB	809 ± 21 aA
Área superficial raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	1466 ± 143 aB	1735 ± 354 aA	1395 ± 53 aB	2147 ± 71 aA
Área superficial raízes grossas	143 ± 9 aA	245 ± 65 aB	198 ± 28 bA	1040 ± 257 aA
Volume raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	5.9 ± 0.4 aA	5.8 ± 0.1 aB	6.7 ± 0.4 bA	9.3 ± 0.7 aA
Volume raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	34.6 ± 3.2 aA	38.9 ± 3.5 aB	39.9 ± 1 bA	58.9 ± 2.7 aA
Volume raízes grossas ($\varnothing > 2,5$)	11.2 ± 0.5 aA	22.3 ± 6 aB	18.6 ± 1.7 bA	49.6 ± 3.2 aA

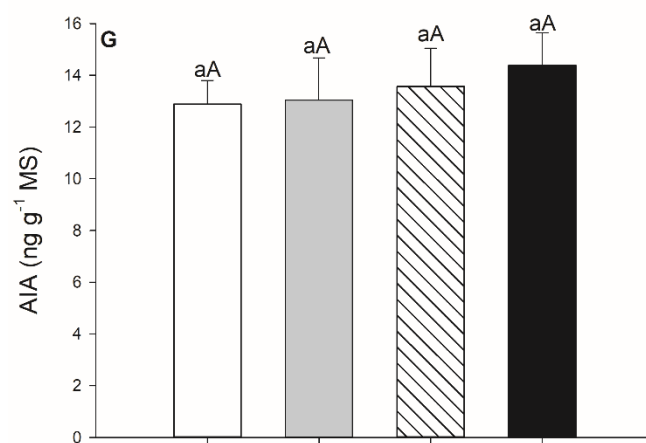
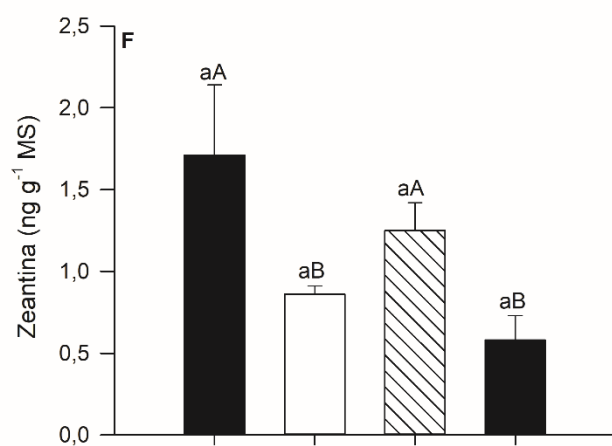
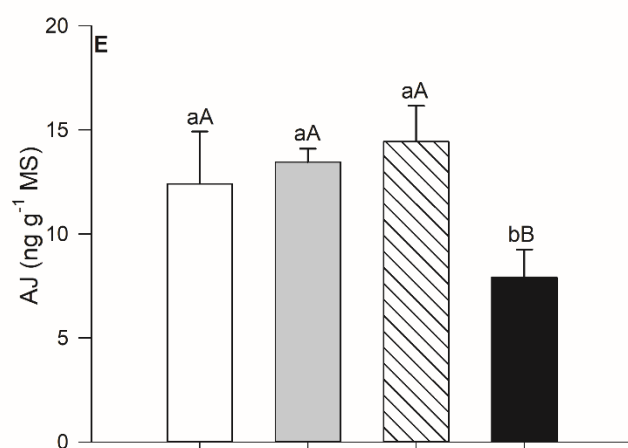
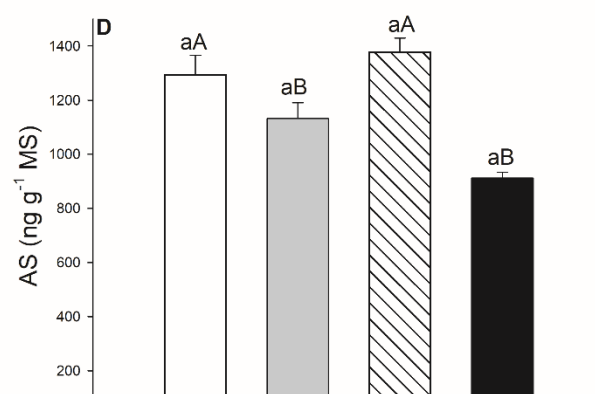
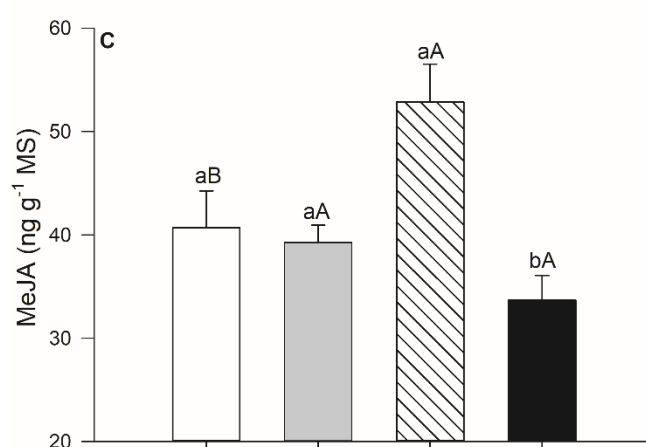
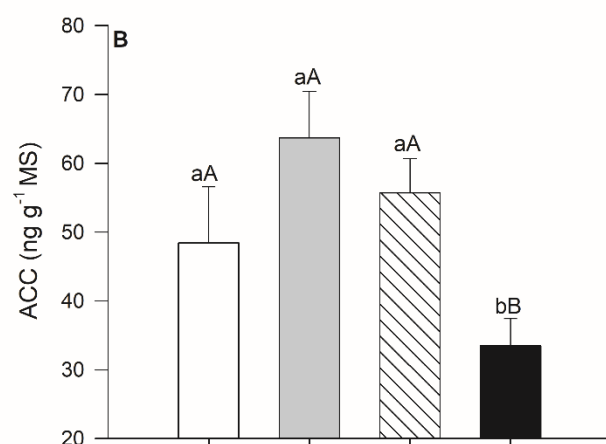
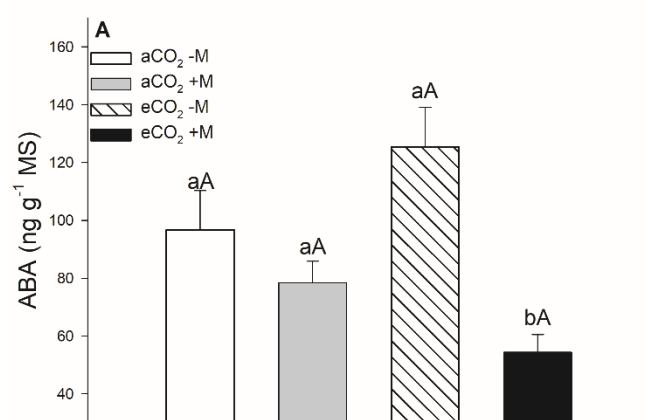


Figura 5. (A) Ácido abscísico (ABA), (B) Aminociclopropano carboxilato (ACC), (C) Metil jasmonato (MeJA), (D) Ácido salicílico (AS), (E) Ácido jasmônico (AJ), (F) Zeatina e (G) Ácido indolacético (AIA) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) e CO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 6 \pm EP$).

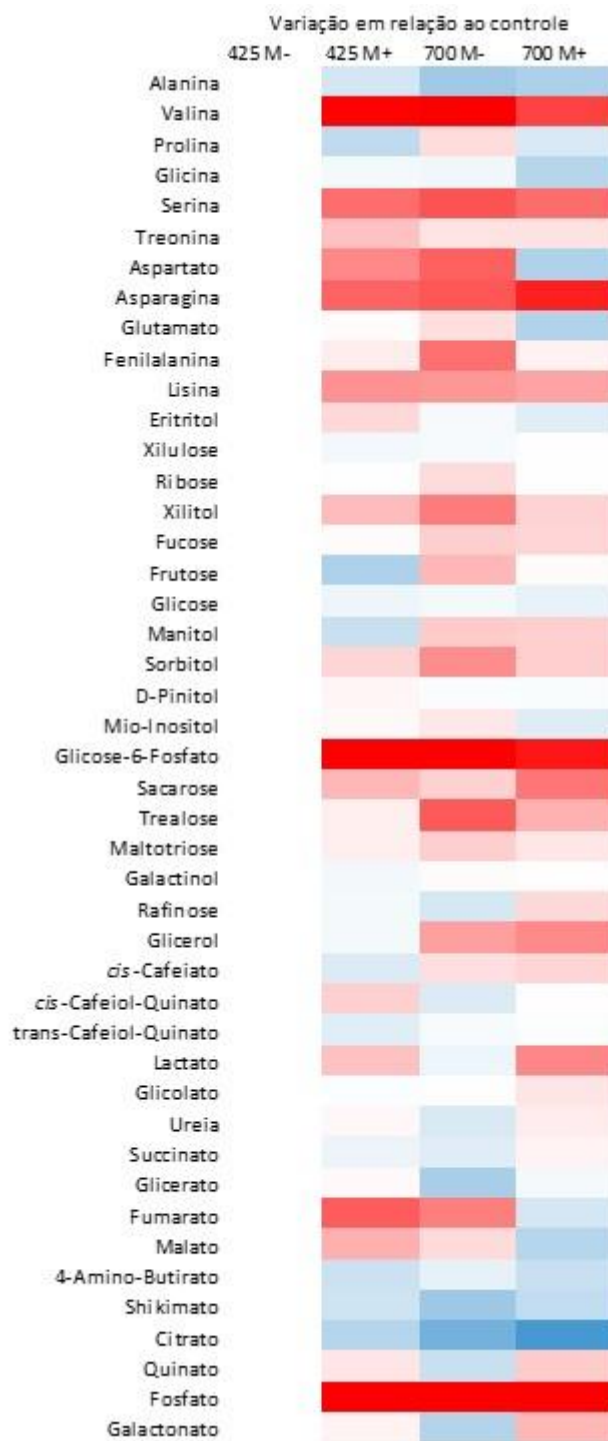


Figura 6. Perfil metabólico foliar de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram determinados alanina, valina, prolina, glicina, serina, treonina, aspartato, asparagina, glutamato, fenilalanina, lisina, eritritol, xilulose, ribose, xilitol, fucose, frutose, glicose, manitol, sorbitol, d-pinitol, mio-inositol, glicose-6-fosfato, sacarose, trealose, maltotriose, galactinol, rafinose, glicerol, cis-cafeiato, cis-cafeiol-quinato, trans-cafeiol-quinato, lactato, glicolato, ureia, succinato,

glicerato, fumarato, malato, 4-amino-butirato, shiquimato, citrato, quinato, fosfato, galactonato. Tons brancos representam o tratamento controle (aCO₂ -M), tons azuis representam os valores inferiores ao controle e tons vermelhos valores superiores ao controle.

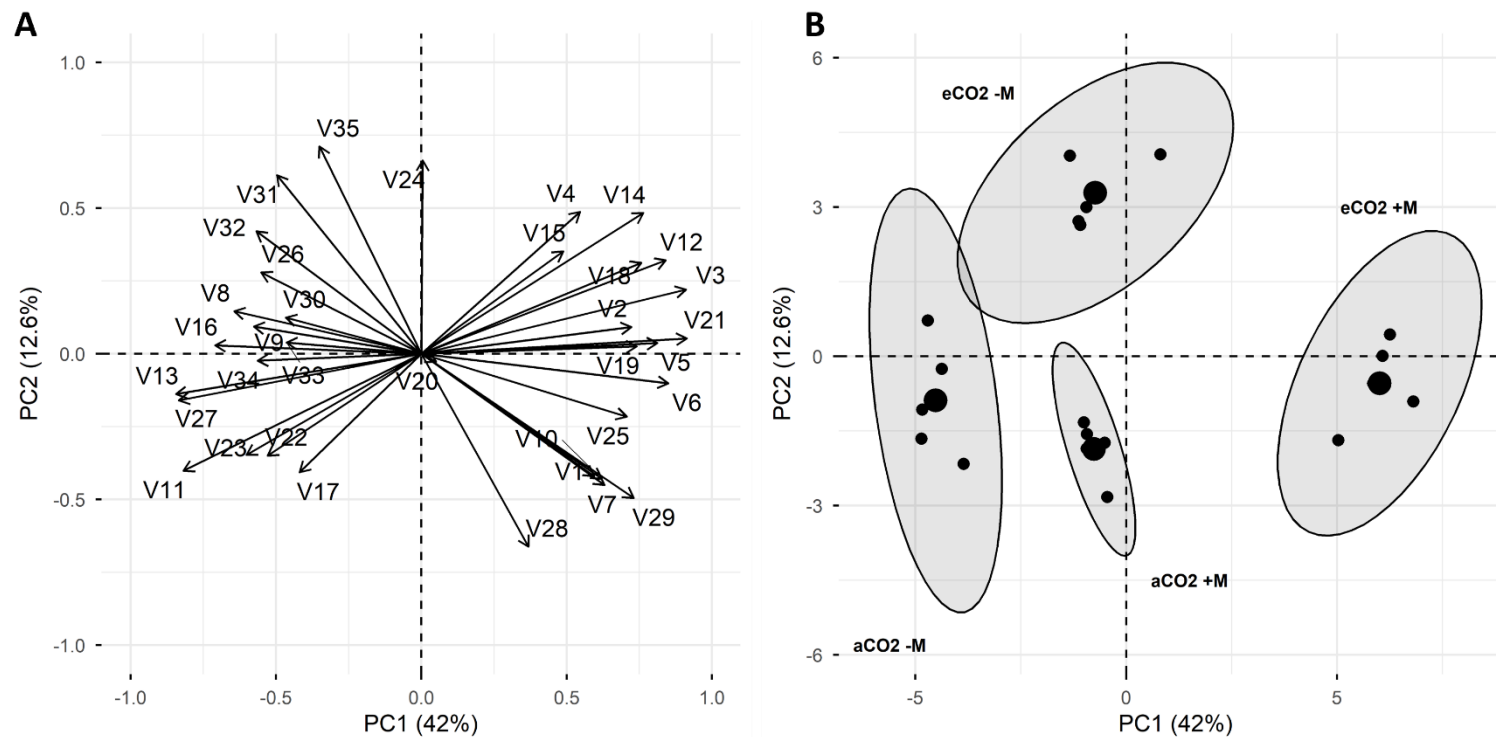


Figura 7. (A) Análise de componentes principais (PCA) baseada nos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). As letras indicam as seguintes características: V1: TCM; V2: AF; V3: Altura; V4: NRP; V5: DRO; V6: MST; V7: SR/PA; V8: RMF; V9: RMC; V10: RMR; V11: Ψ_{am} ; V12: A ; V13: g_s ; V14: C_i ; V15: ETR ; V16: E ; V17: R_n ; V18: V_{cmax} ; V19: J_{max} ; V20: C_c ; V21: Amido; V22: Car; V23: Chl Total; V24: Frutose; V25: Sacarose; V26: Aa; V27: Proteínas; V28: NFT; V29: PFT; V30: AJ; V31: ABA; V32: AS; V33: ACC; V34: Zeatina; V35: MeJA. (B) Separação das quatro combinações de tratamentos com base em características fisiológicas, bioquímicas e de crescimento.

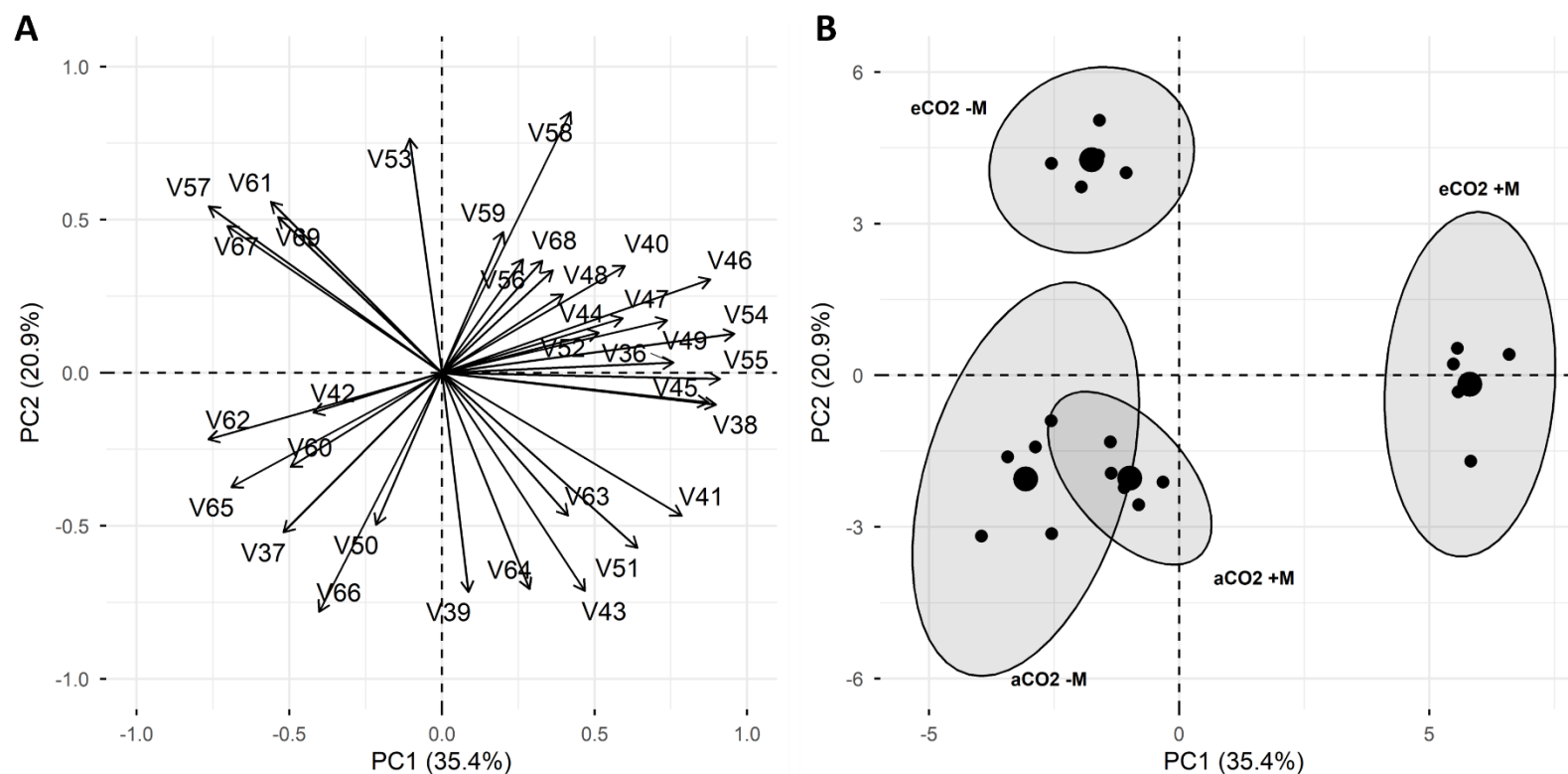


Figura 8. (A) Análise de componentes principais (PCA) baseada nos dois primeiros componentes principais (PC1 e PC2) de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). As letras indicam as seguintes características: V36: Valina; V37: Alanina; V38: Prolina; V39: Glicina; V40: Serina; V41: Aspartato; V42: Asparagina; V43: Glutamato; V44: Lisina; V45: Ribose; V46: Fucose; V47: Frutose; V48: Manitol; V49: Sorbitol; V50: D-Pinitol; V51: *mio*-Inositol; V52: Glicose-6-P; V53: Sacarose; V54: Trealose; V55: Maltotriose; V56: Galatinol; V57: Rafinose; V58: Glicerol; V59: *cis*-Cafeiato; V60: *cis*-cafeiol-quinato; V61: Lactato; V62: Glicerato; V63: Fumarato; V64: Malato; V65: Xiquimato; V66: Citrato; V67: Quinato; V68: Fosfato; V69: Galactonato. (B) Separação das quatro combinações de tratamentos com base na caracterização metabolômica.

Tabela Suplementar 1. Resultado da análise química do solo Realizada Laboratório de Análise de Solo, Tecido Vegetal e Fertilizante, na UFV. pH em água; H+Al - Extrator Acetato de Cálcio 0,5 mol/L - pH 7,0; SB = Soma de Bases Trocáveis; t - Capacidade de Troca Catiônica Efetiva; T - Capacidade de Troca Catiônica a pH 7,0; V= Índice de Saturação por Bases; m= Índice de Saturação por Alumínio; MO= Mat. Orgânica; P-rem = Fósforo Remanescente.

Componentes	Conteúdo
pH H₂O	5,51
P mg/dm³	11,8
K mg/dm³	37
Ca²⁺ cmol_c/dm³	1,97
Mg²⁺ cmol_c/dm³	0,36
Al³⁺ cmol_c/dm³	0,00
H + Al cmol_c/dm³	1,8
SB cmol_c/dm³	2,42
t cmol_c/dm³	2,42
T cmol_c/dm³	4,22
V %	57,3
m %	0,0
MO dag/kg	0,29
P-Rem mg/L	22,0
S mg/dm³	186,3
B mg/dm³	0,27
Cu mg/dm³	1,73
Mn mg/dm³	90,2
Fe mg/dm³	81,0
Zn mg/dm³	3,30

Tabela Suplementar 2. Parâmetros de fluorescência da clorofila *a* de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA)). Foram estimados os seguintes parâmetros: rendimento quântico potencial do fotossistema II (F_v/F_m); eficiência de captura de energia pelos centros de reação abertos (F_v'/F_m'); eficiente fotoquímica do fotossistema II (Φ_{FSII}); coeficiente de dissipação não fotoquímica (NPQ) e fotoquímica (q_P). Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ ($p \leq 0,05$; teste Tukey; $n = 5 \pm EP$).

Parâmetros	aCO ₂		eCO ₂	
	-M	+M	-M	+M
F_v/F_m	0.78 ± 0.001 aA	0.77 ± 0.01 aA	0.76 ± 0.01 aA	0.76 ± 0.01 aA
F_v'/F_m'	0.51 ± 0.02 aA	0.46 ± 0.03 aA	0.53 ± 0.01 aA	0.51 ± 0.01 aA
Φ_{FSII}	0.08 ± 0.01 aA	0.10 ± 0.01 aA	0.09 ± 0.001 aB	0.11 ± 0.01 aA
NPQ	2.00 ± 0.33 aA	2.17 ± 0.28 aA	1.60 ± 0.09 aA	1.90 ± 0.18 aA
q_P	0.19 ± 0.04 aA	0.22 ± 0.03 aA	0.16 ± 0.01 aA	0.22 ± 0.02 aA

Tabela Suplementar 3. Perfil metabólico foliar de plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente - 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada - 700 ppm e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (-M (comunidade nativa) +M (suplementada com inóculo adicional de FMA))). Foram determinados alanina, valina, prolina, glicina, serina, treonina, aspartato, asparagina, glutamato, fenilalanina, lisina, eritritol, xilulose, ribose, xilitol, fucose, frutose, glicose, manitol, sorbitol, d-pinitol, mio-inositol, glicose-6-fosfato, sacarose, trealose, maltotriose, galactinol, rafinose, glicerol, cis-cafeiato, cis-cafeiol-quinato, trans-cafeiol-quinato, lactato, glicolato, ureia, succinato, glicerato, fumarato, malato, 4-amino-butilato, shiquimato, citrato, quinato, fosfato, galactonato. Médias seguidas pela mesma letra minúscula não diferem entre si quanto às concentrações de CO₂, dentro de uma mesma condição de inoculação. Médias seguidas pela mesma letra maiúscula não diferem entre si quanto ao efeito da inoculação, dentro de uma mesma concentração de CO₂ (p ≤ 0,05; teste Tukey; n = 6 ± EP).

Metabólitos	aCO ₂		eCO ₂	
	-M	+M	-M	+M
Valina	0.9 ± 0.4 bB	3.6 ± 0.4 aA	4.6 ± 0.3 aA	2.5 ± 0.2 bA
Alanina	3.1 ± 0.3 aA	2.6 ± 0.5 aA	1.8 ± 0.2 bA	1.9 ± 0.3 bA
Prolina	53.6 ± 12 aA	38.2 ± 4.1 aB	64.8 ± 3.7 aA	43.7 ± 6.6 aB
Glicina	16.9 ± 2.2 aA	17.9 ± 0.7 aA	17.5 ± 0.7 aA	12.7 ± 0.6 bB
Serina	30.8 ± 1.8 aA	34.6 ± 2.4 aA	37.7 ± 5.1 aA	32.8 ± 9.4 aA
Serina/glicina	1.93 ± 0.23 aA	2.13 ± 0.22 aA	1.96 ± 0.2 aA	2.65 ± 0.8 aA
Treonina	3.9 ± 1 aA	5.5 ± 0.4 aA	4.5 ± 0.7 aA	4.6 ± 0.6 aA
Aspartato	4.6 ± 0.7 bB	8.9 ± 1.2 aA	11 ± 1.9 aA	3 ± 0.8 bB
Asparagina	2.2 ± 1.7 aA	1 ± 0.2 aA	1.1 ± 0.4 aA	1.5 ± 0.6 aA
Glutamato	23.5 ± 1.6 aA	24 ± 2 aA	27.9 ± 3.8 aA	15.5 ± 1.2 bB
Fenilalanina	0.49 ± 0.1 aA	0.54 ± 0.06 aA	1 ± 0.2 aA	0.53 ± 0.04 aA
Lisina	0.37 ± 0.05 bB	0.67 ± 0.04 aA	0.65 ± 0.08 aA	0.60 ± 0.05 aA
Eritritol	1.6 ± 0.1 aA	1.9 ± 0.1 aA	1.5 ± 0.1 aA	1.3 ± 0.2 aA
Xilulose	6.4 ± 0.1 aA	6.4 ± 0.5 aA	6.2 ± 0.5 aA	6.5 ± 0.4 aA
Ribose	3.07 ± 0.2 aA	3.05 ± 0.2 aA	3.73 ± 0.4 aA	3 ± 0.4 aA
Xilitol	0.85 ± 0.04 aB	1.2 ± 0.1 aA	1.7 ± 0.3 aA	1 ± 0.1 bA
Fucose	10.2 ± 0.4 bA	10.4 ± 0.9 bA	17.3 ± 3.6 aA	12.8 ± 0.5 aA
Frutose	287 ± 21 aA	201 ± 18 bB	307 ± 27 aA	328 ± 16 aA
Glicose	252 ± 11 aA	208 ± 26 aA	172 ± 12 bB	239 ± 20 aA

Manitol	23.5 ± 2.9 bA	17.5 ± 3.2 bA	31.3 ± 7.4 aA	30.4 ± 2.9 aA
Sorbitol	8.7 ± 0.8 aB	11 ± 0.8 aA	16.2 ± 1.7 aA	11.3 ± 1.4 bA
D-Pinitol	230 ± 3.5 aA	242 ± 7.1 aA	224 ± 8.3 aA	223 ± 7.4 aA
<i>mio</i>-inositol	67.2 ± 3.1 aA	69.5 ± 4.8 aA	76.3 ± 3.7 aA	56.7 ± 4.1 bB
Glicose-6-P	0.03 ± 0.02 bB	0.14 ± 0.03 aA	0.18 ± 0.04 aA	0.12 ± 0.04 aA
Sacarose	341 ± 39 aB	383 ± 23 aA	251 ± 33 aB	389 ± 46 aA
Trealose	7.8 ± 0.4 aB	8.6 ± 1 A	19.4 ± 1.4 aA	12 ± 1.8 bA
Maltotriose	10.4 ± 0.8 aA	11.3 ± 2.1 aA	13.5 ± 1.8 aA	11.9 ± 2.3 aA
Galactinol	231 ± 15 aA	217 ± 7 aA	237 ± 12 aA	234 ± 3.3 aA
Rafinose	251 ± 16 aA	237 ± 28 aA	202 ± 30 aA	307 ± 38 aA
Glicerol	14.9 ± 1.2 bA	14 ± 1 bA	25 ± 1.5 aA	28.2 ± 1.4 aA
<i>cis</i>-Cafeiato	4.2 ± 0.1 bA	3.5 ± 0.4 bA	5 ± 0.6 aB	5.3 ± 0.6 aB
<i>cis</i>-cafeiol-quinato	30.5 ± 2 aB	39.5 ± 2 aA	25.2 ± 1.9 bB	30.6 ± 1.4 bA
<i>trans</i>-cafeiol-quinato	259 ± 16 aA	240 ± 20 aA	250 ± 14 aA	255 ± 17 aA
Lactato	40.8 ± 6 bA	57.4 ± 2.3 aB	37.5 ± 3.1 bA	78.5 ± 4.6 aA
Glicolato	1.4 ± 0.08 aA	1.4 ± 0.08 aA	1.4 ± 0.1 aA	1.6 ± 0.09 aA
Ureia	1.9 ± 0.1 aA	2 ± 0.2 aA	1.6 ± 0.2 aA	2.1 ± 0.3 aA
Succinato	2.08 ± 0.4 aA	1.9 ± 0.2 aA	1.7 ± 0.06 aA	2.2 ± 0.1 aA
Glicerato	5.4 ± 0.6 aB	5.6 ± 0.4 aA	3.4 ± 0.2 bB	5.1 ± 0.3 bA
Fumarato	1.1 ± 0.3 bB	2.82 ± 0.2 aA	2.35 ± 0.3 aA	0.93 ± 0.3 bB
Malato	47.6 ± 4.9 bB	72.9 ± 1 aA	57.8 ± 2.9 aA	32 ± 3.2 bB
4-amino-butirato	46.8 ± 2.1 aA	35.5 ± 1.3 aB	41 ± 2.3 aA	34.7 ± 4.1 aB
Shikimato	60.1 ± 3.2 aA	46.4 ± 1.7 bA	35.3 ± 4.6 aB	43.4 ± 1.7 aA
Citrato	41.2 ± 7.3 aA	27.8 ± 3.3 aA	19.5 ± 2.7 bA	15.2 ± 0.9 bA
Quinato	264 ± 13 aB	306 ± 27 aA	197 ± 21 aB	351 ± 40 aA
Fosfato	0.32 ± 0.2 bB	1.9 ± 0.1 aA	1.7 ± 0.4 aA	1.9 ± 0.3 aA
Galactonato	1.4 ± 0.1 aA	1.5 ± 0.07 aA	0.96 ± 0.39 bA	2.12 ± 0.09 aA

Tabela Suplementar 4. Variância explicada pelos fatores CO₂ e micorriza e pela interação entre esses fatores, em plantas de café cultivadas em diferentes concentrações de CO₂ (aCO₂ (concentração ambiente – 425 ppm) eCO₂ (concentração elevada- 700 ppm)), e efeito da inoculação com fungos micorrízicos arbusculares (sem inoculação (-M) ou com inoculação (+M)). Teste F: ^{ns}, não significativo, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

Característica	Fatores		
	CO ₂	Mic	CO ₂ x Mic
TCM			
Colonização (%)	ns	*	ns
Características de crescimento e biomassa			
AFE	**	ns	ns
AF	**	*	ns
Altura	***	***	***
NRP	**	ns	ns
CRP	ns	ns	ns
DRO	***	**	ns
MSF	***	**	ns
MSO	ns	ns	ns
MSP	**	ns	*
MSR	***	***	*
MST	***	***	ns
MSPA	**	**	ns
RaizPA	ns	***	ns
RMF	ns	**	ns
RMC	ns	**	ns
RMR	ns	**	ns
RAF	***	***	ns
TCR	ns	ns	ns
Parâmetros morfológicos do sistema radicular			
Área superficial de raiz	ns	ns	ns
Comprimento de Raiz	ns	ns	ns
Volume de raiz	ns	*	ns
Diâmetro de raiz	ns	*	ns
Comp. raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	ns	ns	ns
Comp. raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	ns	*	ns
Comp. raízes grossas ($\varnothing > 2,5$)	ns	ns	ns
Área superf. raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	ns	ns	ns
Área superf. raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	***	ns	ns
Área superf. raízes grossas ($\varnothing > 2,5$)	*	ns	ns
Vol. raízes muito finas ($\varnothing < 0,5$)	ns	ns	ns

Vol. raízes finas ($0.5 < \varnothing < 2,5$)	ns	*	ns
Vol. raízes grossas ($\varnothing > 2,5$)	ns	ns	ns
Parâmetros de trocas gasosas			
A	***	**	ns
g_s	***	***	ns
C_i	***	ns	ns
E	*	*	ns
EUA	***	**	*
R_t/A_b	**	ns	ns
Parâmetros de fluorescência da clorofila a			
ETR	**	ns	ns
F_v/F_m	ns	ns	ns
F_v'/F_m'	ns	ns	ns
qP	ns	ns	ns
NPQ	ns	ns	ns
Parâmetros estimados de curva A x Cc			
V_{cmax}	***	**	ns
J_{max}	**	**	ns
C_{c_Trans}	ns	ns	ns
C_c	**	ns	ns
R_n	ns	ns	ns
g_m	ns	ns	ns
g_m/g_s	**	***	*
l_s	*	ns	ns
l_m	ns	ns	ns
l_b	***	ns	*
Metabólitos			
Chl Total	**	ns	ns
Car	*	ns	ns
Amido	***	***	ns
Glicose	ns	ns	ns
Frutose	***	**	ns
Sacarose	*	**	ns
CNE	***	***	ns
Aminoácidos	ns	*	***
Proteínas	***	*	ns
Nitrogênio e Fósforo			
N	ns	***	ns
P	***	***	***
Perfil metabólico			
Valina	**	ns	***

Alanina	**	ns	ns
Prolina	***	*	***
Glicina	*	ns	*
Serina	***	*	***
Ser/Gli	***	**	ns
Treonina	ns	ns	ns
Aspartato	ns	***	***
Asparagina	ns	ns	**
Glutamato	ns	*	***
Fenilalanina	ns	ns	ns
Lisina	ns	*	**
Eritritol	ns	ns	ns
Xilulose	ns	ns	ns
Ribose	***	***	***
Xilitol	ns	ns	*
Fucose	***	***	***
Fructose	***	**	***
Glicose	ns	ns	ns
Manitol	***	**	*
Sorbitol	**	ns	*
D-Pinitol	*	ns	ns
<i>mio</i> -inositol	ns	**	***
Glicose-6-P	ns	ns	*
Sacarose	***	***	***
Trealose	***	***	***
Maltotriose	***	***	***
Galactinol	*	ns	ns
Rafinose	ns	***	***
Glicerol	***	ns	*
<i>cis</i> -Cafeiato	**	ns	ns
<i>cis</i> -cafeiol-quinato	***	***	ns
<i>trans</i> -cafeiol-quinato	ns	ns	ns
Lactato	ns	***	***
Glicolato	ns	ns	ns
Ureia	ns	ns	ns
Succinato	ns	ns	ns
Glicerato	**	*	ns
Fumarato	ns	ns	***
Malato	***	ns	***
4-amino-butirato	ns	**	ns
Shikimato	***	ns	**
Citrato	***	***	ns
Quinato	ns	***	***
Fosfato	*	**	*

Galactonato	ns	**	*
Perfil hormonal			
AJ	ns	ns	*
AA	ns	***	*
AS	ns	**	ns
AIA	ns	ns	ns
ACC	ns	ns	**
Zeantina	ns	**	ns
MeJA	ns	**	**