

AMANDA CRISTINA GONÇALVES DE OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DA ELEVADA [CO₂] NO CRESCIMENTO E COMPETIÇÃO
ENTRE UMA ESPÉCIE HERBÁCEA NATIVA E UMA INVASORA DE
CERRADO**

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

FLORESTAL
MINAS GERAIS – BRASIL
2017

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

T

O48i
2017
Oliveira, Amanda Cristina Gonçalves de, 1993-
Influência da elevada [CO₂] no crescimento e competição
entre uma espécie herbácea nativa e uma invasora de cerrado /
Amanda Cristina Gonçalves de Oliveira. – Florestal, MG, 2017.
viii, 40f. : il. ; 29 cm.

Inclui anexos.

Orientador: João Paulo de Souza.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f.28-38.

1. Ecossistemas - Avaliação. 2. Invasão biológica. 3.
Stylosantes capitata Vogel. 4. *Melinis minutiflora*. 5. Dióxido de
carbono. I. Universidade Federal de Viçosa. Campus UFV -
Florestal. Programa de Pós-graduação em Manejo e Conservação
de Ecossistemas Naturais e Agrários. II. Título.

CDD 22. ed. 580.981

AMANDA CRISTINA GONÇALVES DE OLIVEIRA

**INFLUÊNCIA DA ELEVADA [CO₂] NO CRESCIMENTO E COMPETIÇÃO
ENTRE UMA ESPÉCIE HERBÁCEA NATIVA E UMA INVASORA DE
CERRADO**

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

Fernando A. de Oliveira e Silveira

Eduardo Gusmão Pereira
(Coorientador)

João Paulo de Souza
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus pelo dom da vida e por me guiar durante toda a trajetória acadêmica.

Agradeço aos meus pais Mauro e Soraia, pelo apoio e acompanhamento em todas as etapas da minha vida.

Agradeço aos meus familiares que sempre torceram pelo meu sucesso.

Agradeço aos meus velhos amigos e aos que fiz no mestrado também, pessoas maravilhosas que contribuíram muito para que eu chegasse até aqui.

Agradeço ao Patrick pela grande ajuda do início ao fim do experimento.

Agradeço aos amigos do laboratório Simone, Alessandro e Celi pelo acompanhamento e auxílio na parte prática desse trabalho.

Agradeço à equipe de professores da UFV – CAF e ao Programa de pós-graduação em Manejo de Ecossistemas Naturais e Agrários (PPG – MCENA) pelo empenho na boa formação de seus alunos.

Agradeço, em especial, ao meu orientador Dr. João Paulo por toda dedicação e conhecimento compartilhado durante esses dois anos e ao meu co-orientador, Dr. Eduardo Gusmão pela grande contribuição para realização desse trabalho.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de mestrado e a Fundação de Amparo à Pesquisa de MG (FAPEMIG) pelo fomento para o desenvolvimento da pesquisa. Muito Obrigada!

BIOGRAFIA

Amanda Cristina Gonçalves de Oliveira, nascida em Conselheiro Lafaiete – MG, em 25 de fevereiro de 1993. Filha de Soraia Aparecida Gonçalves de Oliveira e Mauro Lúcio de Oliveira. Em fevereiro de 2015 concluiu o curso de graduação em Tecnologia e Gestão Ambiental pela Universidade Federal de Viçosa – Campus Florestal – MG. Em março de 2015, iniciou a pós-graduação no programa de Mestrado em Manejo e Conservação de Ecossistemas Naturais e Agrários, na Universidade Federal de Viçosa – Campus Florestal – MG.

SUMÁRIO

SÍMBOLOS E ABREVIATURAS	v
RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAIS E MÉTODOS	4
2.1. Área de Estudo	4
2.2. Material vegetal e solo	4
2.3. Desenho experimental	5
2.4. Caracterização do ambiente das CTA.....	6
2.5. Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar	6
2.6. Fluorescência da clorofila a	7
2.7. Área foliar média.....	8
2.8. Arquitetura das plantas	8
2.9. Morfometria Vegetativa	8
2.10. Alocação de biomassa e índices biométricos	9
2.11. Análises estatísticas	9
3. RESULTADOS	10
3.1. Caracterização do ambiente das CTA.....	10
3.2. Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar	13
3.3. Fluorescência da clorofila a.....	14
3.4. Área Foliar média.....	14
3.5. Arquitetura das plantas	16
3.6. Morfometria vegetativa	17
3.7. Alocação de biomassa e índices biométricos	19
4. DISCUSSÃO.....	22
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	27
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
ANEXOS.....	39

SÍMBOLOS E ABREVIATURAS

- $[CO_2]$ = concentração de gás carbônico
- AFE = área foliar específica
- $A_{máx}$ = fotossíntese líquida máxima
- Chla = clorofila a
- Chla/b = razão clorofila a/b
- Chlb = clorofila b
- Chltotal = clorofila total
- CTA = câmaras de topo aberto
- DAT = dias após o início do tratamento
- DFFFA = Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos
- F_v/F_m = eficiência quântica máxima do FSII
- MSC = massa seca do caule
- MSF = massa seca das folhas
- MSR = massa seca da raiz
- MST = massa seca total
- NPQ = coeficiente de extinção não fotoquímica
- RRPA = razão raiz parte aérea
- TEF = tempo de expansão foliar
- TVF = tempo de vida foliar
- VEF = velocidade de expansão foliar

RESUMO

OLIVEIRA, Amanda Cristina Gonçalves, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2017. **Influência da elevada [CO₂] no crescimento e competição entre uma espécie herbácea nativa e uma invasora de Cerrado.** Orientador: João Paulo de Souza. Coorientador: Eduardo Gusmão Pereira

O aumento na [CO₂] na atmosfera proveniente das mudanças climáticas pode gerar alterações na composição de comunidades e na estrutura e funcionamento de ecossistemas. Devido ao impacto das invasões biológicas no Cerrado, comparações envolvendo características funcionais de espécies exóticas e nativas contribuem para melhor compreensão das relações competitivas entre essas espécies. Nesse contexto, o presente trabalho objetivou avaliar as respostas morfológicas, fisiológicas e de crescimento de duas espécies ocorrentes no Cerrado, uma herbácea leguminosa nativa C₃ (*Stylosantes capitata* Vogel.) e uma herbácea invasora C₄ (*Melinis minutiflora* P. Beauv.). O experimento foi conduzido em CTA localizadas na UFV, Campus Florestal. As plantas das duas espécies cresceram sozinhas e em competição, em condições de baixa (350 ppm) e elevada [CO₂] (1000 ppm) por um período de 270 dias. Análises de trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, crescimento e produção de biomassa foram realizadas quando as plantas apresentavam 210, 270, 330 e 390 dias de idade. *Stylosanthes capitata* e *M. minutiflora* apresentaram maior $A_{máx}$ em elevada [CO₂] no inverno, demonstrando que a elevação da [CO₂] estimula a fotossíntese dos dois grupos funcionais mesmo em condições de baixa temperatura. *Stylosanthes capitata* não apresentou diminuição da capacidade fotoquímica ao contrário de *M. minutiflora*, que apresentou redução ao longo do tempo de F_v/F_m e *NPQ*. *Melinis minutiflora* manteve o padrão de crescimento ao longo do tempo. Porém, *S. capitata* crescendo sozinha e em baixa [CO₂], investiu na produção de folhas, aumentando sua capacidade de captação de luz. A maior alocação de biomassa para raiz (MSR) em condições de elevada [CO₂] favoreceu *S. capitata* na competição por recursos com *M. minutiflora*. *Melinis minutiflora* apresentou maior produção de biomassa quando cresceu sozinha, o que mostra que a competição com *S. capitata* prejudicou a produção de MSC, MSF e MST. Embora, as espécies invasoras C₄ sejam inicialmente melhores na

colonização das áreas invadidas, as espécies nativas C₃ de Cerrado podem realizar ajustes morfofisiológicos, quando crescendo em alta [CO₂] e desenvolver estratégias que lhes conferem vantagens na competição por recursos.

ABSTRACT

OLIVEIRA, Amanda Cristina Gonçalves, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2017. **Influence of high [CO₂] on growth and competition between an herbaceous native species and a alien grass from Cerrado.** Adviser: João Paulo de Souza. Co-adviser: Eduardo Gusmão Pereira

The increase in [CO₂] in the atmosphere from climate change can lead to changes in the composition of communities and the structure and functioning of ecosystems. Due to the impact of biological invasions in the Cerrado, comparisons involving functional characteristics of exotic and native species contribute to a better understanding of the competitive relationships between these species. In this context, the objective of this work was to evaluate the morphological, physiological and growth responses of two species from Cerrado, a native herbaceous C₃ (*Stylosantes capitata* Vogel.) and an invasive herbaceous C₄ (*Melinis minutiflora* P. Beauv.). The experiment was conducted in CTA located at UFV, Campus Florestal. Plants of both species grown alone and in competition, under low (350 ppm) and high [CO₂] (1000 ppm) for a period of 270 days. Analysis of gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence, growth and biomass production were performed when plants were 210, 270, 330 and 390 days old. *Stylosanthes capitata* and *M. minutiflora* showed higher A_{max} in high [CO₂] in winter, demonstrating that the elevation of [CO₂] stimulates the photosynthesis of the two functional groups even under low temperature conditions. *S. capitata* showed no decrease in photochemical capacity, unlike *M. minutiflora*, which showed a reduction over time of F_v/F_m and *NPQ*. *Melinis minutiflora* maintained the pattern of growth over time. However, *S. capitata* growing alone and in low [CO₂], invested in the production of leaves, increasing its capacity of capture of light. The high allocation of biomass to root (MSR) under conditions of high [CO₂] favored *S. capitata* in the competition for resources with *M. minutiflora*. *Melinis minutiflora* presented higher biomass production when grown alone than in competition, which shows that competition with *S. capitata* impaired production of MSC, MSF and MST. Although C₄ alien species are initially better at colonization of invaded areas, native Cerrado C₃ species may adjust morphophysiological traits when growing at high [CO₂] and develop strategies that confer advantages on resource competition.

1. INTRODUÇÃO

O Cerrado está entre os ecossistemas mais sensíveis às mudanças futuras do clima e do uso da terra (SANKARAN et al., 2005; BOND, 2008; MURPHY et al., 2014) e a criação de modelos climáticos tem sido uma ferramenta muito útil para antecipar as respostas da vegetação a essas alterações (HIGGINS & SCHEITER, 2012; BONAN, 2008). Alguns cenários de mudanças climáticas apontam reduções de aproximadamente 25% da área de Cerrado e uma diminuição da distribuição de muitas espécies arbóreas em mais de 50% (SIQUEIRA & PETERSON, 2003).

As atividades humanas ao longo dos últimos 100 anos, particularmente a queima de combustíveis fósseis, têm causado um rápido aumento nas concentrações de dióxido de carbono e outros gases componentes do efeito estufa na atmosfera (HERGERL et al., 2007). Além das variações nos regimes pluviométricos e aquecimento entre 1,7°C a 6,7°C projetados para América do Sul (IPCC, 2014), também há previsões de aumento da [CO₂] entre 730 e 1000 ppm para 2100 (MEEHL et al., 2007). Algumas espécies vegetais respondem a crescente elevação da [CO₂] através do aumento da fotossíntese e diminuição da condutância estomática (LONG et al., 2004). SOUZA et al., (2016) observou que, em condições de elevada [CO₂], três espécies lenhosas do Cerrado apresentaram maior $A_{máx}$ e menor g_s , além de acumularem mais biomassa e alterar traços morfológicos como altura e diâmetro do caule. Estas mesmas respostas, em conjunto com a maior produção de frutanos também foi relatada para *Vernonia herbacea* (Vell.) Rusby, indicando que a elevação na [CO₂] pode alterar as características da vegetação herbácea do Cerrado (OLIVEIRA et al., 2010).

O Cerrado é o segundo maior domínio vegetacional brasileiro (KLINK & MACHADO, 2005), sendo superado em termos de área apenas pela floresta Amazônica (RATTER et al., 1997). Esse complexo de biomas (BATALHA, 2011) é considerado um *hotspot* de biodiversidade (MYRES et al., 2000), pois abriga uma flora diversificada com altos níveis de endemismo (RATTER et al., 1997; MENDONÇA et al., 1998). No Cerrado ocorre uma vegetação mista, composta por elementos florestais e campestres (COUTINHO 1978, 2002) com características funcionais (morfológicas, fisiológicas e fenológicas) que

representam estratégias ecológicas determinantes nas respostas das plantas aos fatores ambientais (N. PÉREZ-HARGUINDEGUY et al., 2013). A coexistência das diferentes formas de vida no Cerrado, como a associação do estrato arbóreo/arbustivo ao estrato herbáceo (SCHOLES, 1997; MISTRY, 2000), tem grande impacto em vários aspectos funcionais do ecossistema, como nos ciclos hidrológico, do carbono e de nutrientes (SCHOLES, 1997; RATNAM et al., 2011; ARCHIBALD et al., 2013).

As variações na fisionomia e na composição florística do Cerrado ocorrem em função de características que são determinantes da estrutura e funcionamento desse domínio, como solos de baixa fertilidade e com elevado teor de alumínio (LOPES & COX, 1977; FURLEY & RATTER, 1988), os distúrbios causados pelo fogo (MIRANDA, 1996; 2009; RATNAM et al., 2011), um regular período de seca que ocorre de abril a setembro (EITEN, 1972; OLIVEIRA-FILHO & RATTER, 2002) e as variações na temperaturas ao longo do ano (KLINK & MACHADO, 2005). Historicamente, o Cerrado tem sido alvo de ameaças causadas por ações antrópicas que já degradaram boa parte desse domínio vegetacional (MARINI, et al., 2009; KLINK & MACHADO, 2005) como a conversão de áreas do mesmo em pastagens em terras agrícolas, o que propiciou a invasão por gramíneas africanas, resultando em perdas drásticas de vegetação nativa (INPE, 1999).

As invasões biológicas são um dos maiores problemas ecológicos (PIVELLO, 2011). As gramíneas exóticas estão entre as espécies invasoras mais importantes, pois apresentam grande capacidade de dispersão e competição com as espécies nativas (D'ANTONIO & VITOUSEK, 1992). O sucesso das espécies exóticas em deslocar as nativas na América do Sul pode ser atribuído a fatores ecofisiológicos, tais como, a exploração mais eficiente dos recursos (BARUCH & GOMEZ, 1996), a maior tolerância à desfolhação (SIMÕES & BARUCH, 1991), a capacidade de resistir melhor à seca sazonal (BARUCH & FERNANDEZ, 1993) e maior agilidade na recolonização de áreas queimadas e perturbadas (D'ANTONIO & VITOUSEK, 1992). Entre as gramíneas introduzidas na América Central e do Sul, cinco se destacam: *Melinis minutiflora* Beauv., *Brachiaria decumbens* Stapf, *Hyparrhenia rufa* (Ness) Stapf, *Andropogon gayanus* Kunth e *Panicum maximum* Jacq. Diversos trabalhos (PIVELLO et al., 1999 a, b; MARTINS et al., 2004, 2011) apontam

Melinis minutiflora como uma das invasoras mais expressivas nas comunidades em que ocorre sendo muito representativa no estrato herbáceo.

As gramíneas africanas são as invasoras mais agressivas do Cerrado, pois encontraram condições ecológicas semelhantes às de seus habitats de origem, como áreas abertas e ensolaradas (PIVELLO, 2011), sendo que um dos aspectos que representa a diversidade dessas invasoras é a ocorrência da via fotossintética C₄. Sage (2004) discorre sobre a biologia de plantas com esse metabolismo, apresentando diferenças sobre o padrão de evolução das espécies C₃ e C₄. Fatores como intensidade luminosa e concentração de CO₂ atmosférico influenciam nas respostas das espécies C₃ e C₄ (EHLRINGER, 1978; LONG et al., 1999), como diferenças na assimilação de carbono e eficiência do uso da água (MORISON, 1987; POORTER & NAVAS, 2003), no uso da energia fotoquímica (HYMUS et al., 1999; LI et al., 2008) e na produção de matéria seca (POORTER e PÉREZ-SOBA, 2001; AINSWORTH e LONG, 2005; REICH, 2006).

Nesse contexto, a hipótese do nosso trabalho é que uma espécie leguminosa herbácea C₃ típica de cerrado *stricto sensu*, presente em condições de elevada [CO₂], eficientes mecanismos ecofisiológicos que a beneficiariam na competição por recursos em relação a uma espécie C₄ exótica. Incremento na fotossíntese líquida, investimento em altura, formação de nódulos radiculares e maior produção de matéria seca são esperados na espécie C₃ em relação à C₄. Esses ajustamentos são esperados devido ao metabolismo de fixação de carbono das plantas C₃ ser mais estimulado com o aumento da [CO₂] do que as plantas C₄, que já estão saturadas na atual [CO₂] (AINSWORTH & LONG, 2005). O trabalho objetivou avaliar as respostas morfológicas, fisiológicas e de crescimento de duas espécies ocorrentes no Cerrado, uma herbácea leguminosa nativa C₃ (*Stylosantes capitata* Vogel.) e uma herbácea invasora com metabolismo de carbono C₄ (*Melinis minutiflora*) crescendo sozinhas ou em competição, em condições de baixa e elevada [CO₂] ao longo de 270 dias.

Considerando que a habilidade competitiva das plantas pode mudar em ambientes distintos devido a fatores como diferenças no hábito de crescimento, estratégias para aquisição e manutenção de recursos e em função das mudanças climáticas globais, tornam-se relevante os estudos que abordem

esses aspectos nas espécies que ocorrem na savana mais diversa do mundo, o Cerrado.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O experimento foi realizado em CTA (Figura 1), localizadas no Laboratório de Cultura de Tecidos Vegetais, setor de fruticultura da Universidade Federal de Viçosa, *Campus* Florestal, MG (19°52'29" S e 44°25'12" O). A descrição da estrutura das CTA está disponível em Melo (2015). Conforme médias anuais climatológicas calculadas a partir de uma série de 30 anos de dados observados para Florestal, a precipitação média anual equivale a 1426,8 mm, a temperatura mínima média a 13,1°C e a temperatura máxima média a 28°C (INMET, 2015).



Figura 1. Câmaras de topo aberto, com a campânula, que foram utilizadas no experimento. Foto: Amanda Oliveira (23/05/2015)

2.2. Material vegetal e solo

A espécie C_3 utilizada foi *Stylosanthes capitata*, leguminosa, nativa de área de Cerrado (STACE & CAMERON, 1984) e perene, com sistemas radiculares tolerantes a seca e com grande capacidade de colonização por sua

adaptação a solos de baixa fertilidade e simbiose com bactérias fixadoras de nitrogênio (ANDRADE & KARIA, 2000). A outra espécie usada foi *Melinis minutiflora*, C₄, herbácea, perene e invasora de áreas de Cerrado, que apresenta sementes pequenas e com alto poder de germinação (PIVELLO et al., 1999b). As sementes de ambas as espécies foram germinadas em câmara de germinação tipo B.O.D. (modelo Thelga), em temperaturas alternadas (25-30°C) e expostas à fotoperíodo de 8 horas. As plântulas foram mantidas dentro da câmara B.O.D. durante quatro meses para o melhor estabelecimento nas condições experimentais. Após esse período, as plantas foram transferidas para as CTA. O solo das câmaras utilizado para o crescimento das espécies foi típico de áreas de cerrado *stricto sensu* ocorrente no estado de Minas Gerais (Tabela 1) e sem adubação. A análise química do solo foi realizada no Laboratório de Química Agropecuária do Instituto Mineiro de Agropecuária (IMA). Devido ao valor da saturação de bases ter sido menor que 30% o solo foi classificado como distrófico (EMBRAPA, 2009).

Tabela 1. Características químicas do solo utilizado nas CTA. Al³⁺ (cmol_c/dm³)= alumínio, P (mg/dm³)= fósforo, K (mg/dm³)= potássio, Ca²⁺ (cmol_c/dm³)= cálcio, Mg²⁺ (cmol_c/dm³)= magnésio, SB (cmol_c/dm³)= Soma de bases, CTC(cmol_c/dm³)= capacidade de troca catiônica, CETC (cmol_c/dm³)= capacidade efetiva de troca catiônica, m=Índice de saturação de alumínio e V=Índice de saturação de bases.

	Al ³⁺	P	K	Ca ²⁺	Mg ²⁺	H+Al	pH em H ₂ O	SB	CTC	CETC	m	V
Características Químicas	1,83	0,8	8	0,33	0,07	3,54	6,1	0,42	3,96	2,25	81,20%	10,68%

2.3. Desenho experimental

Foram dispostos 20 indivíduos de *M. minutiflora* e 20 indivíduos de *S. capitata* em cada CTA, sendo duas CTA em baixa [CO₂] (aproximadamente 350 ppm) com as plantas crescendo sozinhas e duas CTA com as plantas crescendo em competição. Em elevada [CO₂] (aproximadamente 1000 ppm), foram mantidas duas CTA com as plantas crescendo sozinhas e duas CTA com as plantas crescendo em competição (Figura 2). As plantas foram mantidas sob essas condições por um período de nove meses.

2.4. Caracterização do ambiente das CTA

As CTA foram monitoradas periodicamente e determinada a temperatura do ar com o auxílio de um termo-higrômetro digital (modelo INCOTERM 7666.02.0.00) e concentração de CO₂ atmosférico através de medidor de CO₂ (modelo Texto 535).

Foi realizado o curso diário da Densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (DFFFA) no período do verão e do inverno, respectivamente em março e julho. Ao longo do dia (nos horários de 06h00min, 08h00min, 10h00min, 12h00min, 14h00min, 16h00min e 18h00min) foi avaliada a DFFFA que chegava à região basal e distal das plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata*. Essa análise foi feita com o auxílio de um Foto Radiômetro (modelo HD 2102.2). O aparelho foi posicionado na base e no ápice de cada indivíduo durante o tempo necessário para estabilização do valor da DFFFA ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).



Figura 2. Plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo sozinhas (A) e plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo em competição (B). As setas indicam as plantas de *S. capitata* em competição com as plantas de *M. minutiflora*.

2.5. Trocas gasosas e índice de conteúdo de clorofila foliar

As determinações das trocas gasosas foliares em *M. minutiflora* e *S. capitata* foram feitas em duas folhas em cinco indivíduos de cada espécie (n=5)

em cada tratamento nos meses de janeiro, março, maio e julho, quando as plantas apresentavam respectivamente 210, 270, 330 e 390 dias de idade e 90, 150, 210 e 270 dias após o início dos tratamentos de enriquecimento com CO₂. As trocas gasosas foliares foram realizadas com o auxílio de um analisador de gases por infravermelho (IRGA, modelo LI-6400xt, Li-cor, Inc., Lincoln, Nebraska, EUA), sempre nas mesmas folhas e obedecendo ao critério de que estivessem totalmente expandidas, livre de ataque de patógenos e herbivoria. A luz incidente nas folhas dentro da câmara foliar foi mantida a 1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, fornecida por lâmpadas LED (modelo 6400-40, com área de 2 x 2cm), com sistema de controle de injeção de CO₂. A temperatura dentro da câmara foliar foi mantida à 25°C para *S. capitata* e 27°C para *M. minutiflora*, pois equivalem às temperaturas consideradas ótimas para a fotossíntese de plantas C₃ e C₄ (SHARKEY, 1988; VON CAEMMERER & FURBANK, 1999). As variáveis determinadas foram: fotossíntese líquida máxima ($A_{m\acute{a}x}$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), condutância estomática (g_s $\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), concentração de carbono interno (C_i $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) e transpiração (E $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). As medidas foram realizadas na parte da manhã, nos horários entre 08h00min – 10h00min, pois corresponde ao melhor período para as trocas gasosas em espécies de Cerrado (PRADO e MORAES, 1997). Nas mesmas folhas e datas em que foram realizadas as medições de trocas gasosas foram determinados o índice de clorofila *a*, *b*, *a/b* e total. Essas medidas foram realizadas com o medidor eletrônico de clorofila ClorofiLOG (modelo, Falker, Brasil).

2.6. Fluorescência da clorofila *a*

Os mesmos indivíduos de *M. minutiflora* e *S. capitata* utilizados na determinação das trocas gasosas e conteúdo de clorofila foram utilizados para a medição das variáveis de fluorescência da clorofila *a*, através do fluorômetro de luz modulada Mini-PAM (Heinz Walz, Effeltrich, Germany). Duas folhas foram previamente marcadas em cada tratamento e aclimatadas ao escuro com auxílio de uma pinça de metal colocada na região central das folhas ou folíolos durante 30 minutos. Após esse período, os tecidos foliares foram expostos a um fraco pulso de luz vermelho de aproximadamente 1 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2}\text{s}^{-1}$, para a determinação da fluorescência inicial (F_0). Posteriormente, um pulso de luz saturante e com duração de 0,8 s foi utilizado para determinar a

fluorescência máxima (F_m). Os valores obtidos foram utilizados para determinação da eficiência fotoquímica potencial do fotossistema II (FSII; $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, KITAJIMA & BUTER, 1975). Posteriormente, a folha foi exposta por 40 segundos à radiação fotossinteticamente ativa (PAR) com intensidade de $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ e logo após o pulso saturante para a determinação das variáveis: coeficiente de extinção não fotoquímica da fluorescência (NPQ = $(F_m - F_m')/F_m'$), BILGER e BJÖRKMAN, 1990) e taxa de transporte de elétrons do fotossistema II (TTE = $\Phi_{\text{FSII}} \times \text{PAR} \times 0,5 \times IA$), onde 0,5 é a proporção de fótons destinados aos dois fotossistemas (MELIS et al., 1987) e IA é a absorvância foliar.

2.7. Área foliar média

A AFM foi determinada com o auxílio de um medidor portátil de área foliar (LI-3000C, Li-Cor Inc., EUA), em duas folhas nos cinco indivíduos por espécie ($n=5$) previamente marcados de *M. minutiflora* e *S. capitata*, nas mesmas datas das medidas de trocas gasosas foliares.

2.8. Arquitetura das plantas

A arquitetura das plantas de cinco indivíduos de *M. minutiflora* e *S. capitata* foi determinada aos 90, 150, 210 e 270 dias após o início do tratamento. Nos indivíduos de *M. minutiflora* foram contados o número de perfilhos na touceira, o número de raízes adventícias, o número de ramos primários (A1) que brotaram do perfilho principal, o número de ramos secundários (A2) que brotaram das ramificações A1 e o número de ramos terciários (A3) que brotaram das ramificações secundárias (A2). Em *S. capitata* foram contados o número de ramos A1, A2 e A3 como em *M. minutiflora*.

2.9. Morfometria Vegetativa

No período de outubro de 2015 a julho de 2016, foi realizado o acompanhamento semanal do número de folhas, comprimento (cm) e diâmetro do caule (cm) de *S. capitata*. Em *M. minutiflora* foi avaliado o número de folhas em três perfilhos, o comprimento do perfilho principal (cm) e o número de perfilhos na touceira. O desenvolvimento foliar das plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* foi avaliado pela marcação de cinco folhas antes de suas aberturas

para a determinação do tempo de expansão foliar (TEF, dias⁻¹), velocidade de expansão foliar (VEF, cm² dias⁻¹) e o tempo de vida foliar (TVF, dias⁻¹). O comprimento e a largura de cada folha (ou folíolo, no caso de *S. capitata*) marcada foram anotados semanalmente e quando estes apresentavam crescimento estabilizado foi determinado o período final do tempo de expansão foliar. Nesse mesmo período a área foliar total foi determinada multiplicando a largura e comprimento das folhas ou dos folíolos (AF= largura x comprimento). A velocidade de expansão foliar foi determinada dividindo a área foliar estabilizada pelo período final do tempo de expansão foliar (VEF=AF/TEF). O tempo de vida foliar foi acompanhado semanalmente. O final do tempo de vida foliar foi considerado quando a folha tornou-se amarelada (cerca de 90% da área foliar total), ou quando a folha sofreu abscisão natural da planta.

2.10. Alocação de biomassa e índices biométricos

As medidas destrutivas foram realizadas em julho de 2016 (270 dias após o início do tratamento), no fim do experimento e nos mesmos cinco indivíduos previamente marcados de *M. minutiflora* e *S. capitata* em cada tratamento para determinação de: massa seca do caule (MSC, g), massa seca da raiz (MSR, g), massa seca foliar (MSF, g), massa seca total (MST, g), comprimento da raiz (CR, cm), volume da raiz (VR, ml) e número de folhas (NF). Em *M. minutiflora*, também foi avaliado o número de perfilhos e o número de raízes adventícias. Em *S. capitata* foi avaliado o número de nódulos na raiz e o diâmetro do coleto (cm).

Foram calculados os índices biométricos: razão de área foliar (RAF, área foliar total/massa seca total, cm² g⁻¹), área foliar específica (AFE, área foliar total/massa seca foliar total, cm² g⁻¹) e razão raiz/parte aérea (RRPA, massa seca de raiz/massa seca da parte aérea, g g⁻¹) dos mesmos cinco indivíduos de *M. minutiflora* e *S. capitata*.

2.11. Análises estatísticas

O delineamento experimental utilizado no experimento foi em blocos casualizados, com duas [CO₂] (350 ppm e 1000 ppm) e dois tipos de crescimento (sozinhas ou em competição) em subparcelas correspondendo à quatro medidas ao longo do tempo (90, 150, 210 e 270 dias após o início do

tratamento) em plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata*. Todos os dados foram submetidos à análise de componentes principais (PCA), conduzido pelo programa MVSP, versão 3.1 (Kovach Computing Services, Ilha de Anglesey, Reino Unido) para identificar as principais variáveis que contribuem para a diferença entre os tratamentos e também foi realizada a análise de variância (ANOVA) e teste de média (Tukey a 5%) para verificar diferenças entre os tratamentos, utilizando o programa estatístico SAEG 9.1.

3. RESULTADOS

O componente principal (PC) 1 no PCA representou 85% da variação total no conjunto de dados, enquanto o PC 2 explicou um adicional de 8,1%.

A PCA apresentou algumas variáveis com alta correlação e dessa forma foi possível eliminá-las. São essas: *gs*, *Ci*, *E*, F_v/F_m , *TTE*, comprimento e volume radicular, número de folhas e *RAF*.

3.1. Caracterização do ambiente das CTA

No fim da estação chuvosa, no mês de março de 2016, foram encontrados os maiores valores das temperaturas médias internas e externas das CTA, aproximadamente 30°C e uma queda significativa foi registrada nas temperaturas médias internas e externas no mês de junho de 2016 (Figura 3).

No mês de outubro de 2015 foram encontrados os maiores valores de temperatura máxima interna e externa das CTA. Em novembro de 2015 e janeiro de 2016 foram registrados os menores valores de temperatura máxima externa das CTA (Figura 3). Os maiores valores de temperatura mínima interna e externa das CTA foram registrados no mês de janeiro de 2016 e os menores valores foram encontrados em junho e julho de 2016 (Figura 3).

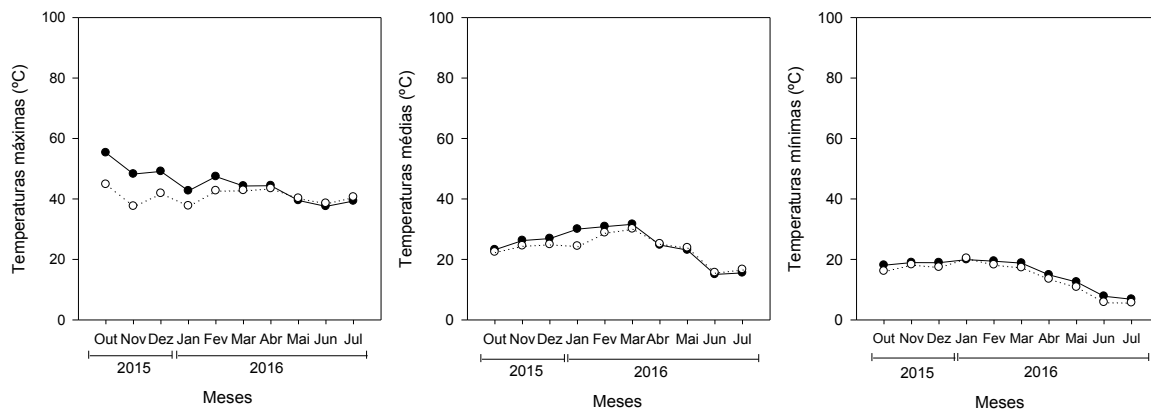


Figura 3. Temperaturas máximas, médias e mínimas internas (●) e externas (○) das CTA nas estações chuvosa de 2015 e seca de 2016.

No curso diário de DFFFA realizado no inverno, os indivíduos de *S. capitata* e *M. minutiflora* apresentaram maior ($p < 0,05$) DFFFA na região basal e distal nos horários de 12h00min e 14h00min (efeito simples da hora do dia, Figura 4).

No verão, as plantas de *S. capitata* apresentaram maior valor de DFFFA ($p < 0,05$) na região basal as 12h00min (efeito simples da hora do dia, Figura 4). As 10h00min, a DFFFA que chegou à região distal das plantas de *S. capitata* foi maior ($p < 0,05$) quando estas cresceram em competição com plantas de *M. minutiflora* do que quando cresceram sozinhas (interação tempo x competição, Figura 4). As plantas de *M. minutiflora* apresentaram maior ($p < 0,05$) DFFFA na região basal e distal quando cresceram em competição com plantas de *S. capitata* do que quando cresceram sozinhas (Figura 4).

Inverno

Verão

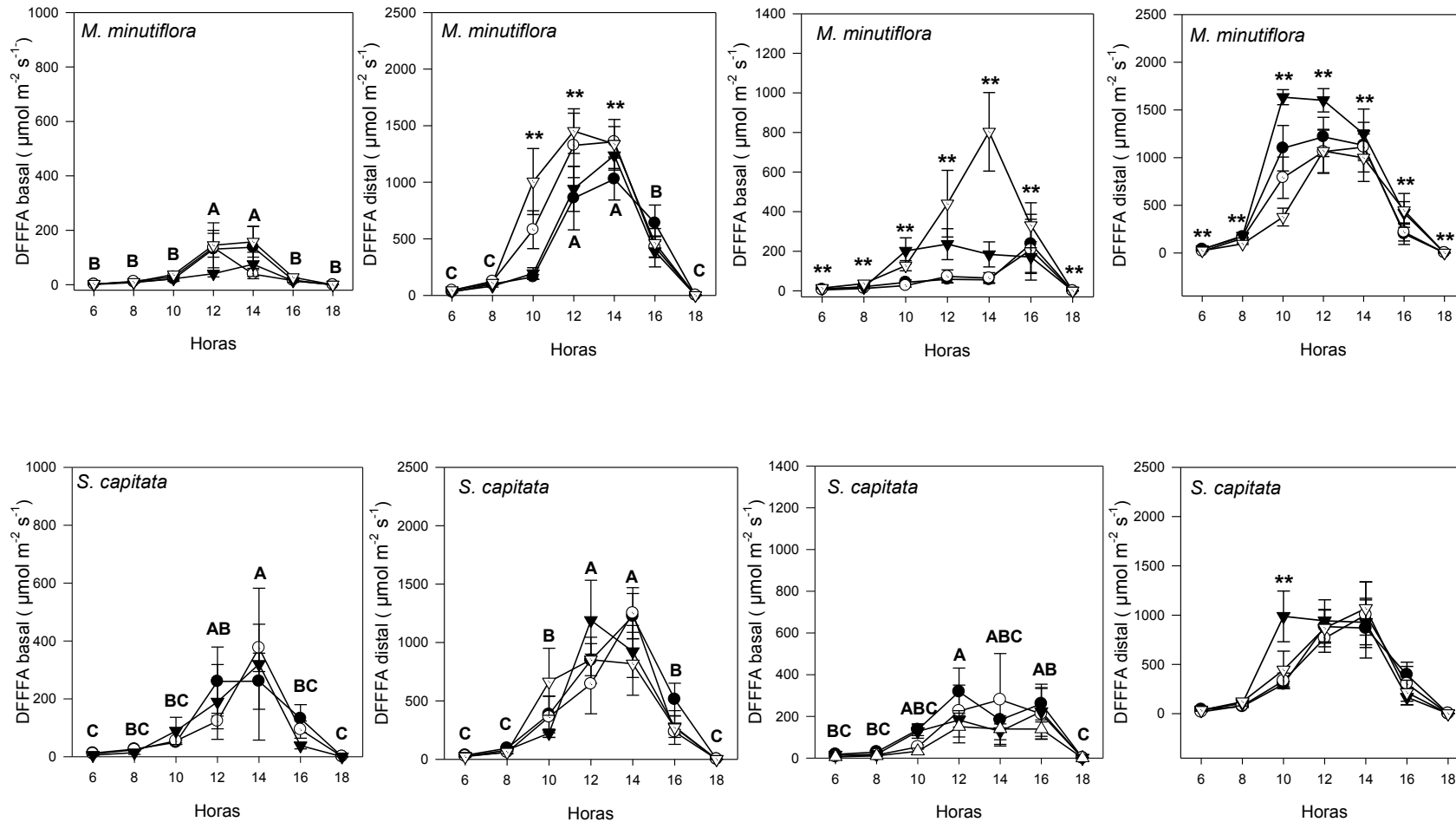


Figura 4. DFFFA na região basal e distal ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ao longo do dia no inverno e no verão em plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo sozinhas em $[\text{CO}_2]$ ambiente ($\sim 350 \text{ ppm}$ ○) e em elevada $[\text{CO}_2]$ ($\sim 1000 \text{ ppm}$ ●) e em competição em $[\text{CO}_2]$ ambiente (▽) e em elevada $[\text{CO}_2]$ (▼). Letras maiúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento (efeito simples). ** interação dupla.

3.2. Trocas gasosas

Os indivíduos de *S. capitata* apresentaram uma diminuição em $A_{m\acute{a}x}$ ao longo do tempo (efeito simples do tempo). Aos 90 DAT, os indivíduos de *S. capitata* que cresceram sozinhos apresentaram maior valor de $A_{m\acute{a}x}$ ($p < 0,05$) do que os que cresceram em competição (interação tempo x competição, Figura 5). Os indivíduos de *S. capitata* que cresceram em atmosfera enriquecida com CO_2 apresentaram maior $A_{m\acute{a}x}$ ($p < 0,05$) do que os que cresceram em atmosfera com baixa $[CO_2]$ aos 210 e 270 DAT (interação tempo x $[CO_2]$, Figura 5).

Os indivíduos de *M. minutiflora* apresentaram uma diminuição em $A_{m\acute{a}x}$ ao longo do tempo (efeito simples do tempo). Somente aos 270 DAT, as plantas de *M. minutiflora* cultivadas sob $[CO_2]$ de 1000 ppm apresentaram maior $A_{m\acute{a}x}$ ($p < 0,05$) do que as que cresceram sob $[CO_2]$ de 350 ppm (interação tempo x $[CO_2]$, Figura 5).

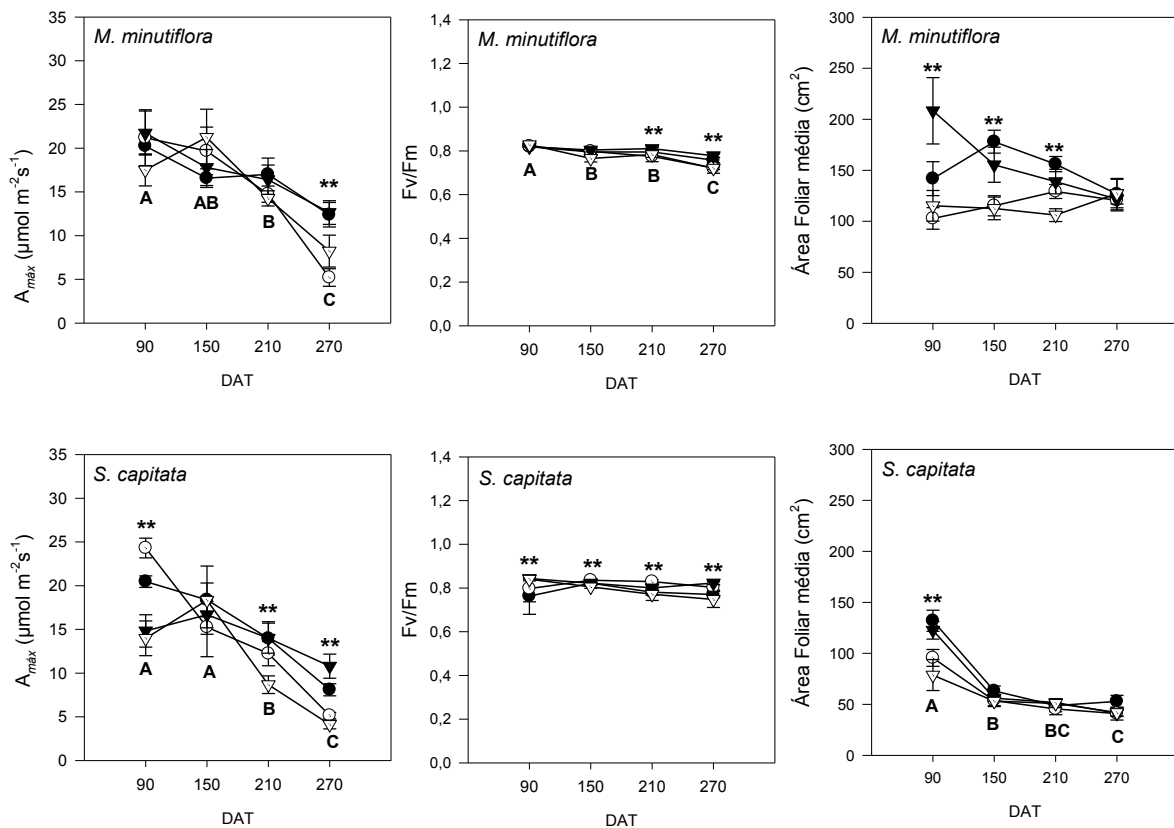


Figura 5. Fotossíntese líquida máxima ($A_{m\acute{a}x}$), eficiência quântica máxima do FSII (F_v/F_m) e área foliar média em plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo sozinhos em $[CO_2]$ ambiente (~ 350 ppm \circ) e em elevada $[CO_2]$ (~ 1000 ppm \bullet) e em competição em $[CO_2]$ ambiente (∇) e em elevada $[CO_2]$ (\blacktriangledown). Letras maiúsculas

comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento (efeito simples). ** interação dupla.

3.3. Fluorescência da clorofila a

Os indivíduos de *S. capitata* que cresceram sob [CO₂] a 1000 ppm apresentaram maior F_v/F_m (p<0,05) quando cresceram em competição com *M. minutiflora* do que quando cresceram sozinhos (interação competição x [CO₂], Figura 5).

As plantas de *M. minutiflora* apresentaram declínio nos valores de F_v/F_m ao longo do tempo (efeito simples do tempo, Figura 5). Sob elevada [CO₂] apresentaram maior F_v/F_m (p<0,05) do que as que cresceram sob baixa [CO₂] aos 210 e 270 DAT (interação tempo x [CO₂], Figura 5).

3.4. Área Foliar média

As plantas de *S. capitata* apresentaram declínio da AFM ao longo do tempo (efeito simples do tempo, Figura 5). Aos 90 DAT, as plantas de *S. capitata* que cresceram em atmosfera enriquecida com CO₂ apresentaram maior (p<0,05) AFM do que as que cresceram em baixa [CO₂] (interação tempo x [CO₂], Figura 5).

Os indivíduos de *M. minutiflora* que cresceram em competição com *S. capitata* apresentaram apenas aos 90 DAT, maior AFM do que quando cresceram sozinhos (interação tempo x competição, Figura 5). Aos 90, 150 e 210 DAT, as plantas de *M. minutiflora* que cresceram em elevada [CO₂] apresentaram maior (p<0,05) AFM do que as que cresceram em baixa [CO₂] (interação tempo x [CO₂], Figura 5).

3.5. Índice de conteúdo de clorofila foliar

As plantas de *M. minutiflora* que cresceram em competição com plantas de *S. capitata* apresentaram maior (p<0,05) Chl_a quando cresceram em atmosfera enriquecida com CO₂ do que quando cresceram em baixa [CO₂] (interação competição x [CO₂], Figura 6). A Chl_b e Chl_{total} das plantas de *M. minutiflora* que cresceram sob [CO₂] a 350 ppm foi maior (p<0,05) quando estas cresceram sozinhas do que quando cresceram em competição com *S. capitata* (interação competição x [CO₂], Figura 6).

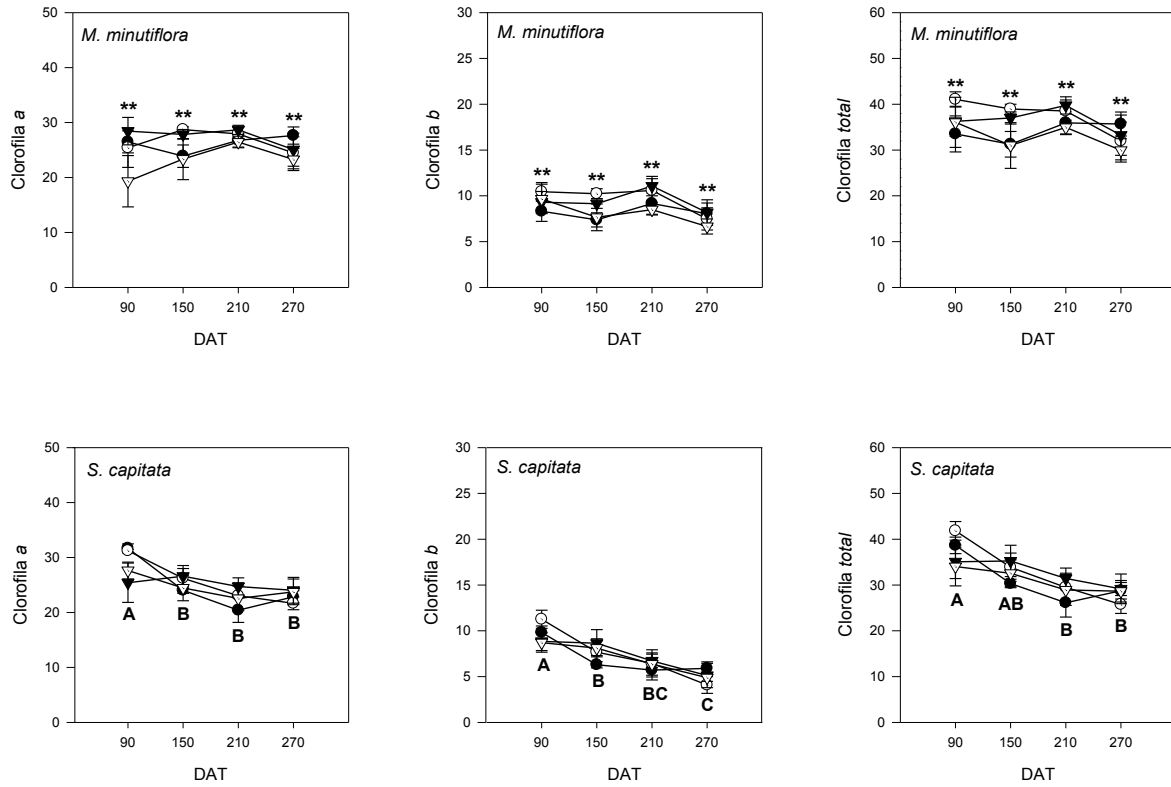


Figura 6. Índice de conteúdo de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila *total* em plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo sozinhas em [CO₂] ambiente (~350ppm ○) e em elevada [CO₂] (~1000 ppm ●) e em competição em [CO₂] ambiente (▽) e em elevada [CO₂] (▼).** interação dupla.

3.6. Arquitetura das plantas

As plantas de *S. capitata* apresentaram maior ($p < 0,05$) número de ramos A1, A2, A3 e número de nós quando cresceram sozinhas e em baixa $[CO_2]$ do que quando cresceram em competição com *M. minutiflora* e em elevada $[CO_2]$ (interação $[CO_2]$ x competição, Figura 7).

As plantas de *M. minutiflora* apresentaram aumento do número de ramos A1, A2 e A3, número de nós, número de perfilhos na touceira e número de raízes adventícias ao longo do tempo (efeito simples do tempo).

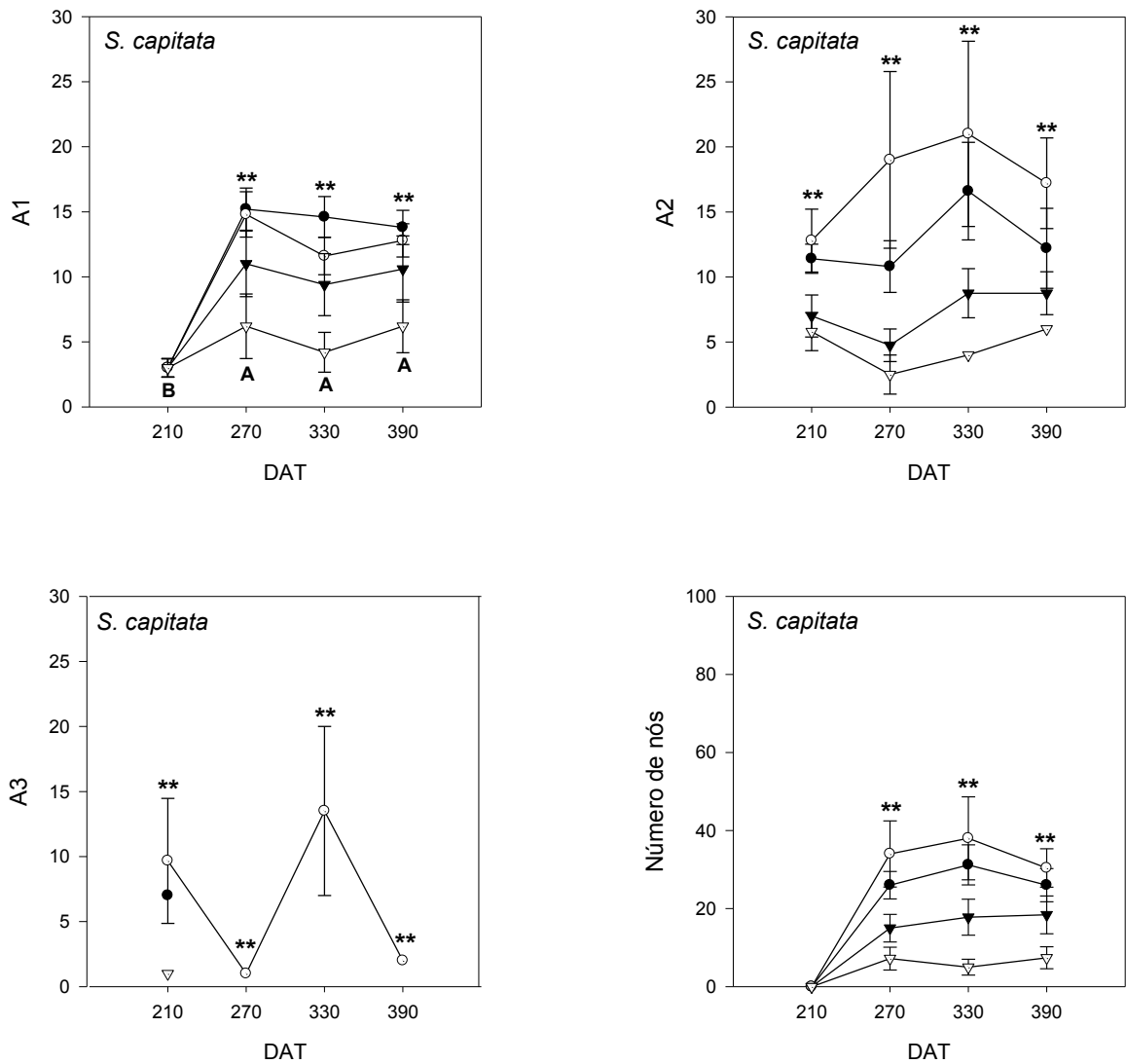


Figura 7. Número de ramos A1, A2 e A3 e número nós em plantas de *S. capitata* crescendo sozinhas em [CO₂] ambiente (~350 ppm ○) e em elevada [CO₂] (~1000 ppm ●) e em competição em [CO₂] ambiente (▽) e em elevada [CO₂] (▼). Letras maiúsculas comparam diferenças entre os períodos de medições em cada tratamento (efeito simples). ** interação dupla.

3.7. Morfometria vegetativa

A altura das plantas de *S. capitata* foi maior ($p < 0,05$) quando as mesmas cresceram sozinhas na [CO₂] a 350 ppm, porém quando cresceram em competição com *M. minutiflora* a maior altura foi encontrada nas plantas de *S. capitata* que cresceram sob [CO₂] a 1000 ppm (interação [CO₂] x competição). Os indivíduos de *S. capitata* que cresceram sozinhos apresentaram maior ($p < 0,05$) número de folhas independente da [CO₂], porém, quando em competição com *M. minutiflora*, as plantas de *S. capitata* apresentaram maior

número de folhas sob elevada [CO₂] do que em baixa [CO₂] (interação competição x [CO₂]).

Os indivíduos de *S. capitata* não apresentaram diferença significativa entre os tratamentos ([CO₂] e competição) para o TEF (Tabela 2). Porém, TVF foi maior ($p < 0,05$) nos indivíduos que cresceram em competição (Tabela 2). Os indivíduos de *S. capitata* que cresceram sozinhos, independente da [CO₂], apresentaram maior VEF do que os que cresceram em competição com *M. minutiflora* (Tabela 2).

As plantas de *M. minutiflora* que cresceram em elevada [CO₂] apresentaram maiores ($p < 0,05$) valores de TEF quando estiveram em competição com plantas de *S. capitata* do que quando cresceram sozinhas (interação [CO₂] x competição, Tabela 2). O TVF e a VEF das plantas de *M. minutiflora* foram maiores ($p < 0,05$) quando cresceram sozinhas do que quando cresceram em competição com as plantas de *S. capitata* ([CO₂] x competição, Tabela 2).

Tabela 2. Tempo de expansão foliar (TEF), tempo de vida foliar (TVF) e velocidade de expansão foliar (VEF) de plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo sozinhas em [CO₂] ambiente (~350 ppm) e em elevada [CO₂] (~1000 ppm) e em competição em [CO₂] ambiente e em elevada [CO₂]. Letras maiúsculas comparam diferenças entre o tratamento competição.

Espécies	Competição	CO ₂	TEF (dias ⁻¹)	TVF (dias ⁻¹)	VEF (cm ² /dias ⁻¹)
<i>M. minutiflora</i>	Sozinhas	1000 ppm	52,4 ± 14,2 B	273,1 ± 3,7 A	8,9 ± 2,6 A
		500 ppm	88,7 ± 3,6 B	225,8 ± 7,7 A	1,0 ± 0,1 A
	Competição	1000 ppm	91 ± 4,5 A	181,6 ± 26 B	1,1 ± 0,1 B
		500 ppm	89,8 ± 2,2 A	232,8 ± 9,2 B	0,7 ± 0,2 B
<i>S. capitata</i>	Sozinhas	1000 ppm	24 ± 1,7	78,1 ± 3,9 B	0,4 ± 0,03 A
		500 ppm	21,4 ± 1,1	79,9 ± 3,8 B	0,4 ± 0,02 A
	Competição	1000 ppm	23,6 ± 1,8	97,2 ± 3,2 A	0,3 ± 0,03 B
		500 ppm	21,4 ± 1,5	85,4 ± 4,5 A	0,3 ± 0,03 B

3.7. Alocação de biomassa e índices biométricos

Os indivíduos de *S. capitata* não apresentaram diferença significativa entre os tratamentos para a MSF (Tabela 3). A MSC, MSR, MST, número de nódulos e diâmetro do colete dos indivíduos de *S. capitata* foi maior ($p < 0,05$) quando estes cresceram sozinhos do que quando cresceram em competição (Tabelas 3 e 4). Porém, os indivíduos de *S. capitata* que cresceram em competição com *M. minutiflora* apresentaram maior ($p \leq 0,05$) MSR e MST quando cresceram em elevada $[CO_2]$ do que quando cresceram em baixa $[CO_2]$ (Tabela 3).

Tabela 3. Massa seca do caule (MSC), massa seca da raiz (MSR), massa seca das folhas (MSF) e massa seca total (MST) de plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo sozinhas em $[CO_2]$ ambiente (~350 ppm) e em elevada $[CO_2]$ (~1000 ppm) e em competição em $[CO_2]$ ambiente e em elevada $[CO_2]$. Letras maiúsculas comparam diferença entre competição e letras minúsculas comparam diferença entre $[CO_2]$.

Espécies	Competição	CO ₂	MSC (g)	MSR (g)	MSF (g)	MST (g)
<i>M. minutiflora</i>	Sozinhas	1000 ppm	180,5 ± 35,5 A	49,1 ± 10,8	57,0 ± 10,1 A	286,7 ± 48,6 A
		500 ppm	179,2 ± 40,5 A	45,2 ± 8,2	66,1 ± 10,5 A	290,6 ± 52,8 A
	Competição	1000 ppm	64,5 ± 5,6 B	28,6 ± 5,6	22,4 ± 6,0 B	115,6 ± 14,3 B
		500 ppm	132,5 ± 20,8	43,1 ± 18,5	36,5 ± 5,4 B	212,1 ± 41,7 B
<i>S. capitata</i>	Sozinhas	1000 ppm	11,7 ± 1,7 A	3,8 ± 0,6 A	4,6 ± 2,1	20,2 ± 1,6 A
		500 ppm	17,2 ± 4,3 A	4,7 ± 1,0 A	6,3 ± 4,1	28,3 ± 7,2 A
	Competição	1000 ppm	7,6 ± 2,2 B	9,5 ± 5,3 Ba	3,3 ± 1,5	20,4 ± 5,8 Ba
		500 ppm	2,2 ± 0,9 B	0,8 ± 0,2 Bb	1,0 ± 0,5	4,1 ± 1,6 Bb

Independente da [CO₂] atmosférica (350 ppm ou 1000 ppm) os indivíduos de *M. minutiflora* apresentaram maior ($p < 0,05$) MSC, MSF e MST quando cresceram sozinhos do que quando cresceram em competição (Tabela 3).

Tabela 4. Número de nódulos e diâmetro do colete de plantas de *S. capitata* crescendo sozinha em [CO₂] ambiente (~350 ppm) e em elevada [CO₂] (~1000 ppm) e em competição com plantas de *M. minutiflora* em [CO₂] ambiente e em elevada [CO₂]. Letras maiúsculas comparam diferenças entre o tratamento competição.

Espécie	Competição	CO ₂	Nº de nódulos	Diâmetro do colete
<i>S. capitata</i>	Sozinhas	1000 ppm	27,4 ± 6,4 A	0,5 ± 0,06 A
		500 ppm	25,2 ± 8,3 A	0,6 ± 0,1 A
	Competição	1000 ppm	9,4 ± 2,5 B	0,3 ± 0,04 B
		500 ppm	9,6 ± 1,8 B	0,2 ± 0,05 B

Não houve diferença significativa entre os tratamentos para o número de perfilhos dos indivíduos de *M. minutiflora* (Tabela 5). O número de raízes adventícias dos indivíduos de *M. minutiflora* que cresceram em elevada [CO₂] foi maior ($p < 0,05$) quando estes cresceram sozinhos do que quando cresceram em competição com *S. capitata* (interação [CO₂] x competição, Tabela 5).

Tabela 5. Número de perfilhos e de raízes adventícias de plantas de *M. minutiflora* crescendo sozinhas em [CO₂] ambiente (~350 ppm) e em elevada [CO₂] (~1000 ppm) e em competição com plantas de *S. capitata* em [CO₂] ambiente e em elevada [CO₂]. Letras maiúsculas comparam diferenças entre o tratamento competição.

Espécie	Competição	CO ₂	Nº de perfilhos	Raízes Adventícias
<i>M. minutiflora</i>	Sozinhas	1000 ppm	43 ± 5,5	120,2 ± 31,8 A
		500 ppm	40,6 ± 4,5	61,8 ± 6,9 A
	Competição	1000 ppm	30,4 ± 4,9	31,4 ± 4,1 B
		500 ppm	48,6 ± 5,8	66,4 ± 20,5 B

A RRPA dos indivíduos de *S. capitata* foi maior ($p < 0,05$) quando os mesmos cresceram em competição do que quando cresceram sozinhos (Tabela 6), porém os indivíduos que cresceram em baixa $[CO_2]$ apresentaram maior ($p < 0,05$) RRPA do que os que cresceram em elevada $[CO_2]$ (Tabela 6). Independente da $[CO_2]$, os indivíduos de *S. capitata* apresentaram maior ($p < 0,05$) AFE quando cresceram sozinhos do que quando cresceram em competição com indivíduos de *M. minutiflora* (Tabela 6).

Os indivíduos de *M. minutiflora* que cresceram sozinhos apresentaram maior ($p < 0,05$) AFE sob $[CO_2]$ a 1000 ppm do que em $[CO_2]$ a 350 ppm (Tabela 6).

Tabela 6. Razão raiz parte aérea (RRPA) e área foliar específica (AFE) de plantas de *M. minutiflora* e *S. capitata* crescendo sozinhas em $[CO_2]$ ambiente (~ 350 ppm) e em elevada $[CO_2]$ (~ 1000 ppm) e em competição em $[CO_2]$ ambiente e em elevada $[CO_2]$. Letras maiúsculas comparam diferença entre competição e letras minúsculas comparam diferença entre $[CO_2]$.

Espécies	Competição	CO₂	RRPA (g⁻¹g⁻¹)	AFE (cm²g⁻¹)
<i>M. minutiflora</i>	Sozinhas	1000 ppm	0,3 ± 0,25	157,4 ± 8,5 a
		500 ppm	0,2 ± 0,15	125,2 ± 11,9 b
	Competição	1000 ppm	0,4 ± 0,2	135,5 ± 11,6
		500 ppm	0,2 ± 0,2	110,5 ± 9,5 b
<i>S. capitata</i>	Sozinhas	1000 ppm	6,2 ± 1,1 B	9,8 ± 0,3 A
		500 ppm	7 ± 3 B	8,4 ± 0,2 A
	Competição	1000 ppm	15,2 ± 10 Ab	7,1 ± 0,3 B
		500 ppm	86 ± 51,4 Aa	7,2 ± 0,5 B

4. DISCUSSÃO

O declínio nas trocas gasosas foliares das plantas do Cerrado no período de inverno (MORAES & PRADO, 1998; FRANCO, 1998) está associada às condições de baixa temperatura e escassez hídrica no solo (PEREZ & MORAES, 1983). Todavia, em nosso trabalho foi observado maiores valores de $A_{máx}$ nas plantas de *S. capitata* e *M. minutiflora* no inverno, em condições de elevada $[CO_2]$ em relação às plantas sob baixa $[CO_2]$. A maior oferta de CO_2 foi capaz de manter a alta carboxilação no mesófilo foliar (TEZARA et al., 1998), mesmo no período de inverno. A maior $A_{máx}$ em *S. capitata*, que apresenta hábito foliar sempre-verde, pode estar relacionada à maior quantidade de Rubisco como relatado por Warren e Adams (2004). Essa acumulação seria uma forma de concentrar nitrogênio (N) sem efeitos adversos (osmóticos ou tóxicos) em plantas com folhagem perene. O N assimilado pode ser utilizado para fotossíntese e crescimento em condição de estresse, como baixas temperaturas. Porém, a maior $A_{máx}$ em *M. minutiflora* sob elevada $[CO_2]$ aos 270 DAT contradiz os resultados que indicam que a fotossíntese em plantas C_4 não é estimulada em elevadas $[CO_2]$ (BOWES, 1993; GHANNOUM et al., 2000; POORTER e NAVAS, 2003; DE SOUZA et al., 2005). Em trabalho realizado com *M. minutiflora*, Melo (2015) também encontrou um estímulo da $A_{máx}$ quando os indivíduos dessa espécie cresceram em condições de elevada $[CO_2]$.

A diminuição dos índices de $Chla$, $Chlb$ e Chl_{total} de *S. capitata* ao longo do tempo, podem estar relacionados à progressão da senescência foliar normalmente observada para comunidades de Cerrado no final da estação seca (NARDOTO et al. 2006; KRUPINSKA & HUMBECK, 2008). Carvalho et al (2007) também observaram em sítios de Cerrado (aberto e fechado) uma variação sazonal das concentrações de pigmentos que foi atribuída a senescência foliar no final do período seco. A senescência pode ser definida como um processo altamente regulado que leva eventualmente à morte das células de órgãos únicos como folhas ou mesmo plantas inteiras (KRUPINSKA & HUMBECK, 2008). Todavia, as folhas cultivadas sob altas $[CO_2]$ tem apresentado uma elevada síntese de clorofila, como foi observada para a $Chla$ nos indivíduos de *M. minutiflora* (REID et al., 1991, SOUZA et al., 2016). Esse

ajustamento das plantas sob elevada $[CO_2]$ resulta em maior atividade fotossintética (BHATT et al., 2010). Porém, o efeito negativo da elevada $[CO_2]$ no teor de Chl b nas plantas de *M. minutiflora* pode ser devido ao acúmulo de amido que destrói cloroplastos e diminui a síntese de clorofila ou aumenta a degradação da mesma (DELUCIA et al., 1985). O aumento da $[CO_2]$ e a competição podem causar uma diminuição na absorção de nitrogênio (CONROY & HOCKING, 1993), contribuindo também para a perda de Chl $total$ (SHANGGUAN et al., 2000).

O incremento dos valores de F_v/F_m das plantas de *S. capitata* que cresceram em elevada $[CO_2]$ e em competição com *M. minutiflora* e dos indivíduos de *M. minutiflora* sob elevada $[CO_2]$ indica uma maior eficiência de captura ou de uso da luz por essas plantas (RIBEIRO et al., 2005). A área foliar é uma característica morfológica importante, pois demonstra como as espécies lidam com determinadas condições ambientais e com a presença de competidores (WESTOBY et al., 2002). O incremento da área foliar nas plantas de *S. capitata* que cresceram em elevada $[CO_2]$ aos 90 dias após o início do tratamento pode ter sido uma resposta imediata ao efeito do CO_2 que é comum na fase inicial do crescimento vegetal (CENTRITTO, 1999) e a diminuição de área foliar nos meses seguintes pode sugerir que as folhas produzidas em atmosfera enriquecida com CO_2 alocaram menos carbono ao longo do tempo (OLIVEIRA et al., 2010). As espécies de gramíneas tem apresentado maior índice de área foliar em níveis elevados de CO_2 em comparação com as plantas em níveis normais (WAND et al., 1999; MANEA & LEISHMAN, 2014), como foi observado para *M. minutiflora* em nosso estudo. Esse aumento pode ser em função de mudanças anatômicas, como maior quantidade de células do mesófilo (TAYLOR et al., 1994; GARDNER et al., 1995) ou também pode estar relacionada a uma *morphological upregulation* na qual a folha apresenta células maiores e maior número de camadas de células (LUO et al., 1999) em resposta a elevada $[CO_2]$.

A maior AFE em razão da elevada $[CO_2]$ nas plantas de *M. minutiflora* pode ser uma estratégia para uma maior retenção de fotoassimilados e aumento da área foliar com o propósito de ampliar a superfície fotossintética (JONES & MCLEOD, 1990). Além das altas taxas fotossintéticas, as espécies com maior área foliar específica possuem altas taxas de decomposição e

rápido rebrotamento vegetativo (POORTER & EVANS, 1998; WESTOBY et al., 2002; WRIGHT et al., 2004).

Os indivíduos de *S. capitata* que cresceram sozinhos e em baixa [CO₂] apresentaram maior ramificação lateral (ramos A1, A2 e A3), pois, não competiam por luz com plantas vizinhas e dessa forma podiam aumentar a produção de ramos e folhas. As plantas podem desenvolver ajustamentos devido às condições de luz, como: variação do número de folhas, arquitetura da copa e altura da planta (LUTTGE, 1997; SANTOS et al., 2012). O maior investimento em altura é uma estratégia dos indivíduos de *S. capitata* para minimizar os efeitos do sombreamento por *M. minutiflora*. O aumento da altura em resposta ao incremento de CO₂ tem sido relatado em estudos com plantas mantidas em elevada [CO₂], mostrando que por acumularem mais carbono, as plantas podem alocar esse recurso para o comprimento do caule (PRITCHARD et al., 1999, AINSWORTH e LONG, 2005). Em adição, a competição também influenciou a área foliar específica das plantas de *S. capitata*, que apresentaram maior AFE quando cresceram sozinhas. Como não houve competição por espaço, as folhas com diferentes inserções (SOUZA et al., 2009a, b) devido a sua filotaxia alterna espiralada, têm implicações diretas para a interceptação de luz (PRESS, 1999; FASLTER & WESTOBY, 2003), aumentando a área de captação de luz para realização de fotossíntese e evitando o auto sombreamento pelas suas próprias folhas (SOUZA et al., 2009a, b).

A competição por recursos para investimentos em estruturas vegetativas e reprodutivas pode influenciar o ciclo de vida das espécies de uma comunidade vegetal (SARMIENTO, 1983). O maior TVF dos indivíduos de *S. capitata* que cresceram em elevada [CO₂] e em competição é uma estratégia para evitar a perda de recursos utilizados para produção foliar e para compensar os gastos que tiveram na produção e na manutenção das mesmas, como armazenamento de carboidratos de reserva, suporte biomecânico e abastecimento de água e nutrientes (REICH et al., 1991; FALSTER, 2011). Esse balanço entre o custo de produção de folhas e o benefício que uma folha fornece na forma de fixação de carbono é uma estratégia ecológica que aumenta o tempo disponível para realização da fotossíntese trazendo assim um retorno, mesmo que lento, do investimento feito pela planta (DONOVAN et

al., 2011). A maior VEF nas plantas de *S. capitata* que cresceram sozinhas pode ser devido à falta de competição por luz com *M. minutiflora*. As plantas que possuem rápida velocidade de expansão das folhas possuem prioridade na utilização dos recursos do meio, como a luz, e normalmente levam vantagem na utilização destes recursos (FIRBANK & WATKINSON, 1985).

O atraso no desenvolvimento foliar (maior TEF e menor TVF e VEF) das plantas de *M. minutiflora* que estiveram em elevada [CO₂] e em competição com *S. capitata* confere uma desvantagem a essa espécie, pois aumenta o tempo para que o aparato fotossintético esteja pronto e maduro para realização da fotossíntese em elevados níveis de [CO₂] (REICH et al., 1991), comprometendo o ganho de carbono total da planta.

Ward e Strain (1999) discutem que o estímulo no crescimento inicial pela elevada [CO₂] diminua em longo prazo devido às mudanças na alocação de biomassa e fenologia. Em nosso trabalho, a MSC das plantas de *S. capitata* não sofreu influência da [CO₂] e a maior MSC das plantas que cresceram sozinhas refletiu num aumento do diâmetro do caule, apontando um redirecionamento dos fotoassimilados na parte aérea das plantas para outros órgãos que não as folhas, como por exemplo, o caule (BIANCHI et al., 2006). Contudo, a competição e a elevada [CO₂] resultaram em maior alocação de fotoassimilados para as raízes dos indivíduos de *S. capitata*, aumentando a MSR (GERSANI et al., 2001; MAINA et al., 2002). Na presença de competidores, o sistema radicular se desenvolve e acumula mais matéria seca nas raízes em direção ao competidor do que na direção de outras raízes da mesma planta, evitando o desperdício na alocação de carboidratos (FALIK et al., 2003) e aumentando a competição por água e nutrientes. Em adição, alguns estudos (MOUSSEAU & SAUGIER, 1992; POORTER & PÉREZ-SOBA, 2002; KÖRNER, 2006) encontraram que a acumulação de biomassa radicular aumenta em espécies cultivadas em solos pobres, como é o caso do solo do Cerrado, e sob elevada [CO₂]. A alta biomassa radicular de plantas crescendo sob elevada [CO₂] pode gerar um aumento na produção de raízes finas que são responsáveis pela absorção de água e nutrientes do solo (NORBY e O'NEILL, 1991). Por outro lado, o aumento de raízes adventícias das plantas de *M. minutiflora* pode estar relacionado à maior produção de sacarose em resposta à elevada [CO₂]. A sacarose aumenta a síntese de etileno (WARREN

et al., 1994), que promove a formação de raízes adventícias (DREW et al., 1979).

Considerando que o N é um nutriente essencial devido a sua composição protéica, porém quimicamente inerte e dessa forma não disponível para as plantas, as leguminosas têm uma vantagem competitiva porque são capazes de estabelecer uma simbiose com bactérias fixadoras de N através de nódulos radiculares que lhes permite ser independentes da disponibilidade de nitrogênio do solo (BREWIN, 2002). Entretanto, *S. capitata* apresentou maior formação de nódulos radiculares quando cresceu sozinha, possivelmente devido ao maior espaço disponível no solo nessa condição.

A competição com *S. capitata* comprometeu a produção de matéria seca (MSC, MSF e MST) dos indivíduos de *M. minutiflora*, que apresentaram maior produção de biomassa quando cresceram sozinhos. Uma redução considerável na biomassa de espécies em competição interespecífica é resultado da competição por espaço entre as plantas que ocupam o mesmo local em um determinado período de tempo (GUILHERME, 2000).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

S. capitata e *M. minutiflora* apresentaram respostas fisiológicas significativas ao incremento de CO₂ atmosférico, como maior $A_{máx}$ e aumento da eficiência fotoquímica. Porém, a diminuição dos teores de Chl_a, Chl_b e Chl_{total} ao longo do tempo pode ser atribuída a senescência foliar.

Alterações morfológicas e de crescimento como maior investimento em altura e mudanças no padrão de ramificação indicam que as plantas de *S. capitata* foram eficientes no desenvolvimento de estratégias para competir com *M. minutiflora*.

O investimento em área foliar por ambas as espécies (*M. minutiflora* e *S. capitata*) sob atmosfera enriquecida com CO₂ evidencia que a disponibilidade de carbono atua como substrato promovendo expansão do mesófilo e aumentando a interceptação de luz pelas folhas.

O maior incremento em matéria seca pelas plantas de *S. capitata* em condições de elevada [CO₂] e competição indica maior produção de fotoassimilados em respostas a esses fatores e alocação destes para os órgãos que são responsáveis pela aquisição de recursos essenciais, como raiz e caule, a fim de melhorar a exploração de recursos, como água e luz na presença de uma espécie competidora (*M. minutiflora*).

O atraso no desenvolvimento foliar dos indivíduos de *M. minutiflora* (maior TEF e menores TVF e VEF) foi prejudicial na competição com os indivíduos de *S. capitata*, pois o maior tempo para maturação das folhas atrasa também o tempo para realização da fotossíntese em taxas elevadas.

Embora seja conhecido que as espécies C₄ exóticas invasoras possam ser inicialmente melhores na colonização de áreas, as espécies nativas C₃ podem estar mais bem adaptadas às condições de sazonalidade (seca e baixa temperatura) e disponibilidade de N no solo e dessa forma apresentar ajustes que lhe conferem vantagens na competição por recursos em condições de elevada [CO₂].

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

ANDRADE, R.P.; KARIA, C.T. **O uso de Stylosanthes em pastagens no Brasil.** In: SIMPÓSIO DE FORRAGICULTURA E PASTAGEM, 1., Lavras. Anais... Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2000, p.273-309, 2000.

ARAÚJO, L.F.; OLIVEIRA, N.P.S.; SILVA, R.M.; Marlos Alves BEZERRA, M.A.; ANGELOTTI, F. **Influência do aumento do CO₂ no crescimento inicial e nas trocas gasosas do meloeiro amarelo.** *Revista Brasileira de Geografia Física*. Vol. 8. 439-453, 2015.

ARCHIBALD, S.; LEHMANN, C.E.; GÓMEZ-DANS, J.L.; BRADSTOCK, R.A. **Defining pyromes and global syndromes of fire regimes.** *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 110: 6442–6447, 2013.

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

BAKER, N. R. **Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo.** *Annual Review of Plant Biology*.59, 89-113, 2008.

BARUCH, Z.; FERNÁNDEZ, S.D. **Water relations of native and introduced C₄ grasses in a neotropical savanna.** *Oecologia*. 96:179-185, 1993.

BARUCH, Z.; GOMEZ, J.A.; **Dynamics of energy and nutrient concentration and construction cost in a native and two alien C₄ grasses from two neotropical savannas.** *Plant and Soil* 181: 175-184, 1996.

BARUCH, Z. **Ecophysiological aspects of the invasion by African grasses and their impact on biodiversity and function of neotropical savannas.** In *Biodiversity and savannas ecosystem process* (O.T. Solbrig, E. Medina & J.F. Silva, eds.) *Ecological Studies* 121:79-93, 1996.

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

BAZZAZ, F.A.; GARBUTT, K.; REEKIE, G.; WILLIAMS, W.E. **Using growth analysis to interpret competition between a C₃ and a C₄ annual under ambient and elevated CO₂.** *Oecologia*79:223-235, 1989.

BHATT, R.K.; BAIG, M.J.; TIWARI, H.S. **Elevated CO₂ influences photosynthetic characteristics of Avenasativa L. cultivars.** *J Environ Biol* 31:813–818, 2010.

BIANCHI, M.A.; FLECK, N.G.; DILLENBURG, L.R. **Partição da competição por recursos do solo e radiação solar entre cultivares de soja e genótipos concorrentes.** *Planta Daninha*, v.24, n.4, p.629-639, 2006.

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

BONAN, G.B. **Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests.** *Science* 320:1444–49. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39, 641–659, 2008.

BOWES, G. **Facing the inevitable: plants and increasing atmospheric CO₂.** *Annual review of plant biology*, v. 44, n. 1, p. 309-332, 1993.

BREWIN, J.N. **Root Nodules (Rhizobium, Legumes).** *Encyclopedia of Life Sciences.* John Wiley & Sons. 2002.

BRIGGS, D.; WALTERS, S.M. **Plant variation and evolution.** Cambridge: Cambridge university. 1997.

CARVALHO, A. P. F.; BUSTAMANTE, M.M.C.; KOZOVITS, A.R.; ASNER, G.P. **Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas.** *Revista Brasileira de Botânica*, v. 30, n. 1, p. 19-27, jan.-mar. 2007.

CENTRITTO, M.; LEE, H.S.; JARVIS, P.G. **Increased growth in elevated [CO₂]: an early short-term response?** *Global Change Biology* 5: 623–633, 1999.

CEULEMANS, R.; JANSSENS, I. A.; JACH, M. E. **Effects of CO₂ Enrichment on Trees and Forests: Lessons to be Learned in View of Future Ecosystem Studies.** *Annals of Botany*, v. 84, n. 5, p. 577-590, 1999.

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

CLOSE, D.C.; BEADLE, C.L. **The Ecophysiology of Foliar Anthocyanin.** *The Botanical Review*, 69: 149–161, 2003.

CONROY, J.; HOCKING, P. **Nitrogen nutrition of C₃ plants at elevated atmospheric CO₂ concentrations.** *Plant Physiol* 89:570–576, 1993.

COUTINHO, L. M. **O conceito do cerrado.** *Rev. Brasil. Bot.*, 1: 17-23, 1978.

COUTINHO, L.M.; MIRANDA, H.S.; DE MORAIS, H.C. **O Bioma do Cerrado e o Fogo**. Revista do Instituto de Estudos Avançados da USP, 50 pp., 2002.

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

DELUCIA, E.H.; SASEK, T.W.; STRAIN, B.R. **Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide**. Photosynth Res 7:175–184, 1985.

DONOVAN, L.A.; MAHERALI, H.; CARUSO, C.M.; Huber, H.; Kroon, H. **The evolution of the worldwide leaf economics spectrum**. Trends in Ecology and Evolution, 26:88-95, 2011.

DOUSSEAU, S. et al. **Influência de diferentes condições de sombreamento sobre o crescimento de *Tapirira guianensis* Alb.** Revista Brasileira de Biociências. v.5, n.2, p.477-479, 2007.

DREW, M.C.; JACKSON, M. **Giffard S. Ethylene promoted adventitious rooting and cortical air spaces (aerenchyma) in roots may be adaptive responses to flooding in *Zea mays* L.** Planta 147: 83-88, 1979.

EHLERINGER, J.R. **Implications of quantum yield differences on the distribution of C3 and C4 grasses**. Oecologia (Berlin) 31:255-267, 1978.

EITEN, G. **The cerrado vegetation of Brazil**. Bot Ver 38:201–341, 1972.

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

FALIK, O. P.; REIDES, M.; GERSANI, A. Novoplansky. **Self/non-self-discrimination in roots**. Journal of Ecology 91: 525–531, 2003.

FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. **Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception?** New Phytologist 158:509-525, 2003.

FALSTER, D.S.; REICH, P.B.; ELLSWORTH, D.S.; WRIGHT, I.J.; WESTOBY, M.; OLEKSYN, J. et al. **Lifetime return on investment increases with leaf lifespan among 10 Australian woodland species**. New Phytologist, 193, 409–419, 2011.

FIRBANK, L. G.; WATKINSON, A. R. **On the analysis of competition within two-species mixtures of plants**. J. Appl. Ecol., v. 22, p. 503-517, 1985.

FRANCO, A.C. **Seasonal patterns of gas exchange, water relations and growth of *Roupala Montana*, an evergreen savanna species**. Plant Ecology, 136: 69-76, 1998.

FRANCO, A.C.; MATSUBARA, S; ORTHEN, B. **Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees.** *Tree Physiology*, 27: 717-725, 2007.

FURLEY, P.A.; RATTER, J.A. **Soil resources and plant communities of the central brazilian cerrado and their development.** *Journal of Biogeography* 15: 97-108, 1988.

GARDNER, S.D.L; TAYLOR, G.; BOSAC, C. **Leaf growth of hybrid poplar following exposure to elevated CO₂.** *New Phytologist*, v. 131, n. 1, p. 81-90, 1995.

GERSANI, M.J.S.; BROWN, E.E.; O'BRIEN, G.M.; MAINA, Z. **Tragedy of the commons as a result of root competition.** *Journal of Ecology* 89: 660–669, 2001.

GHANNOUM, O.; CAEMMERER, S.V.; ZISKA, L.H.; CONROY, J.P. **The growth response of C4 plants to rising atmospheric CO₂ partial pressure: a reassessment.** *Plant, Cell & Environment*, v. 23, n. 9, p. 931-942, 2000.

GUILHERME, F.A.G. **Efeitos da cobertura de dossel na densidade e estatura de gramíneas e da regeneração natural de plantas lenhosas em mata de galeria.** Brasília-DF. *Cerne*, v. 6, n.1, p. 60-66, 2000.

HERGERL, G.C.; ZWIERS, F.W.; BRACONNOT, P.; GILLETT, N.P.; LUO Y, MARENGO ORSINI, J.A.; NICHOLLS, N. PENNER, J.E.; STOTT, P.A. **Understanding and Attributing Climate Change.** In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Edited by Solomon, S; Qin, D; Manning, M; Chen, Z; Marquis, M; Averyt, K.B; Tignor, M; Miller, H.L; (eds.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 129–234 pp, 2007.

HIGGINS, S. I.; SCHEITER, S. **Atmospheric CO₂ forces abrupt vegetation shifts locally, but not globally.** *Nature* 488: 209–212, 2012.

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

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

INPE, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais Brazil (www.inpe.br). 1999.

IPCC, 2014: **Summary for policymakers.** In: *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability*. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach,

M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 1-32.

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

KITAJIMA, M.; BUTLER, W. L. **Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone.** Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics, v. 376, n. 1, p. 105-115, 1975.

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

KÖRNER, C. **Plant CO₂ responses: an issue of definition, time and resource supply.** New phytologist, v. 172, n. 3, p. 393-411, 2006.

KRUPINSKA, K.; HUMBECK, K. Senescence processes and their regulation. Plant Biology. 10: 1-3, 2008.

LI, Q.M.; LIU, B.B.; Wu, Y.; ZOU, Z.R. **Interactive effects of drought stresses and elevated CO₂ concentration on photochemistry efficiency of cucumber seedlings.** Journal of integrative plant biology, v. 50, n. 10, p. 1307-1317, 2008.

LONG, S.P. **Environmental responses.** In: SageRF, MonsonRK, eds. C₄ plant biology. San Diego, CA, USA: Academic Press, 215-249, 1999.

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

LOPES, A. S.; COX, F. R. **A survey of the fertility status of surface soils under 'cerrado' vegetation in Brazil.** Soil Science Society of America Journal 41: 741-747, 1977.

LUO, Y.; REYNOLDS, J.; WANG, Y.; WOLFE, D. **A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO₂].** Global Change Biology, v. 5, n. 2, p. 143-156, 1999.

LUTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants.** Germany: Springer. 1997.

MAINA, G.; BROWN, J. S.; GERSANI, M. **Intra-plant versus inter-plant root competition in beans: avoidance, resource matching or tragedy of the commons.** Plant Ecology 160: 235-247, 2002.

MANEA, A.; LEISHMAN, M.R. **Leaf area index drives soil water availability and extreme drought-related mortality under elevated CO₂ in a temperate grassland model system.** PLoS One 9:e91046, 2014.

MARINI, M. A. et al. **Predicted climate-driven bird distribution changes and forecasted conservation conflicts in a neotropical savanna.** Conservation Biology, v.23, p.1558-1567, 2009.

MARTINEZ, A.C.; OLIVEIRA, E.A.D.; MELLO, T.R.P.; MARIN, A.L.A.; **Respostas das plantas ao incremento atmosférico de dióxido de carbono e da temperatura.** Revista Brasileira de Geografia Física. v. 08, 635-650, 2015.

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

MARTINS, C.R.; HAY, J.D.V.; WALTER, B.M.T.; PROENÇA C.E.B.; VIVALDI, L.J. **Impacto da invasão e do manejo do capim-gordura (*Melinis minutiflora*) sobre a riqueza e biomassa da flora nativa do Cerrado sentido restrito.** Revista Brasileira de Botânica **34**: 73–90, 2011.

MEEHL, G.A. *et al.* **The WCRP CMIP3 multi-model dataset: a new era in climate change research.** Bull AmMeteorolSoc 88:1383–1394, 2007.

MELIS, A.; SPANGFORT, M.; ANDERSSON, B. **Light-absorption and electron-transport balance between photosystem II and photosystem I in spinach chloroplasts.** Photochemistry and Photobiology, v. 45, n. 1, p. 129-136, 1987.

MELO, N. M. J.; **Respostas ecofisiológicas de plantas ocorrentes no Cerrado frente à elevada concentração de CO₂.** Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Viçosa – Cmapus Florestal. P. 7-86, 2015.

MENDONÇA, R.C.; FELFILI, J.M.; WALTER, B.M.T.; SILVA JÚNIOR, M.C.; REZENDE, A.V.; FILGUEIRAS, T.S.; NOGUEIRA, P.E. **Flora Vascular do Cerrado. In Cerrado: ambiente e flora (S.M. Sano & S.P. Almeida, eds.).** Embrapa/CPAC, Brasília, p.289-556, 1998.

MIRANDA, H.S.; SAITO, C.H. & DIAS, B.F.S. (orgs.) **Impactos de queimadas em áreas de cerrado e restinga.** UnB – ECL, Brasília, 187p, 1996.

MIRANDA, H.S.; SATO, M.N.; NASCIMENTO-NETO, R.; AIRES, F.S. **Fires in the cerrado, the Brazilian savanna.** Pp. 427-450. In: M.A. Cochrane (ed.). Tropical fire ecology: climate change, land use, and ecosystem dynamics. Chichester, Springer-Praxis, 2009.

MISTRY, J. **World savannas: ecology and human use.** London: Prentice Hall. 344 p., 2000.

MORAES, J.A.P.V.; PEREZ, S.C.J.G.A.; CARVALHO Jr, L.F. **Curso diário e sazonal do potencial da água e da resistência estomática em plantas de um cerrado.** Annals of the Missouri Botanical Garden, 27: 13-23, 1989.

MORAES, J.A.P.V.; PRADO, C.H.B.A. **Photosynthesis and water relations in Cerrado vegetation.** Oecologia Brasiliensis. Vol. IV. Pp. 45-63, 1998.

MORAES, M. G.; SOUZA, A.; PESSONI, R. A. B.; FIGUEIREDO - RIBEIRO, R. C. L. **Soluble carbohydrate similarities between *Echinolaena inflexa* and *Melinis minutiflora* (Poaceae).** Hoehnea 29: 151-158, 2002.

MORISON, J. I. L. **Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂.** In: Stomatal Function. ZEIGER, E.; FARQUHAR, G. D.; COWAN, I. R (eds). Stanford University Press. Stanford, California. 1987.

MOUSSEAU, M.; SAUGIER, B. **The direct effect of increased CO₂ on gas exchange and growth of forest tree species.** Journal of Experimental Botany 43, 1121–1130, 1992.

MURPHY, B. P.; LEHMANN, C. E. R.; RUSSELL-Smith, J.; LAWES, J. M. J. **Fire regimes and woody biomass dynamics in Australian savannas.** Journal of Biogeography 41: 1365–2699, 2014.

MYRES, N.; MITTERNEIER, R.A.; MITTERNEIER, C.G.; DA FONSECA, G.A.B; KENT, J. **Biodiversity hotspots for conservation priorities.** Nature 403: 853–858, 2000.

NARDOTO, G.B.; BUSTAMANTE, M.M.C.; PINTO, A.S.; KLINK, C.A. **Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire.** J. Trop. Ecol., vol. 22, no. 3, p. 191-201, 2006.

NORBY, R.J. O'NEILL, E.G. **Leaf area compensation and nutrient interactions in CO₂-enriched seedlings of yellow-poplar (*Liriodendron tulipifera* L.).** New Phytologist 117, 515–528, 1991.

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

OLIVEIRA, V.F.; ZAIDAN, L.B.P.; BRAGA, M.R.; AIDAR, M.P.M.; CARVALHO, M.A.M. **Elevated CO₂ atmosphere promotes plant growth and inulin production in the cerrado species *Vernonia herbacea*.** Funct Plant Biol 37: 223-231, 2010.

PALHARES, D.; FRANCO, A.C.; ZAIDAN, L.B.P. **Respostas fotossintéticas de plantas de cerrado nas estações seca e chuvosa.** R. bras. Bioci., Porto Alegre, v. 8, n. 2, p. 213-220, 2010.

PAULA, S.M.; NAVES, E.R.; FRANCO, I.M.; PADUA, K.J.M.; SILVA, K.R.; FERNANDES, W.P.; MOREIRA, A.S.F.P. **Desempenho fotossintético de folhas jovens e maduras de *Vochysiainnamomea* (Vochysiaceae) em**

áreas de cerrado rupestre intactas e pós-queimada. BioscienceJournal, v. 31, n. 2, 2014.

PEREZ,S.C.J.G.A; MORAES, J.A.P.V. **Efeito da geada sobre as relações hídricas em plantas do cerrado.** Anais do seminário Regional de Ecologia III: 227-283. São Carlos, SP. 1983.

PIVELLO, V.R. **Invasões Biológicas no Cerrado Brasileiro: Efeitos da Introdução de Espécies Exóticas sobre a Biodiversidade.** ECOLOGIA.INFO, v. 33, 2011.

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

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

POLLEY, H.W.; JOHNSON, H.B.; DERNER, J.D. **Increasing CO₂ from subambient to superambient concentrations alters species composition and increases above-ground biomass in a C₃/C₄ grassland.** New Phytologist, v. 160, n. 2, p. 319-327, 2003.

POORTER, H. **Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration.** Vegetatio, v. 104, n. 1, p. 77-97, 1993.

POORTER, H. PÉREZ-SOBA, M. **Plant growth at elevated CO₂.** In ‘The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change’. (Eds HA Mooney, JG Canadell) pp. 489–496. (John Wiley and Sons Ltd: Chichester). 2002.

POORTER, H.; NAVAS, M. L. **Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups.** New Phytologist.157 : 175–198, 2003.

POORTER, H.; PÉREZ-SOBA, M. **The growth response of plants to elevated CO₂ under non-optimal environmental conditions.** Oecologia, v. 129, n. 1, p. 1-20, 2001.

PRADO, C.H.B.A.; WENHUI, Z.; ROJAS, M.H.C.; SOUZA, G.M. **Seasonal leaf gas exchange and water potential in a woody cerrado species community.** Braz. J. Plant Physiol. 16: 7-16, 2004.

PRESS, M.C. **The functional significance of leaf structure: a search for generalizations.** New Phytologist 143: 213-219, 1999.

PRITCHARD, S.; ROGERS, H.; PRIOR, S.A.; PETERSON, C. **Elevated CO₂ and plant structure: a review**. *Global Change Biology*, v. 5, n. 7, p. 807-837, 1999.

RATNAM, J.; BOND, W.J.; FENSHAM, R.J.; HOFFMANN, W.A.; ARCHIBALD, S.; LEHMANN, C.E.R. **When is a 'forest' a savanna, and why does it matter?**. *Glob. Ecol. Biogeogr*, 20, 653–660, 2011.

RATTER, J. A.; RIBEIRO, J. F.; BRIDGEWATER, S. **The Brazilian Cerrado Vegetation and Threats to its Biodiversity**. *Annals of Botany* 80: 223±230, 1997.

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

REICH, B.P.; HOBBIE, S.E.; LEE, T.; ELLSWORTH, D.S.; WEST, J.B.; TILMAN, D.; KNOPS, J.M.H.; NAEEM, S.; TROST, J. **Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂**. *Nature*, 440, 922–925, 2006.

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

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

SAGE, R. F. **The evolution of C₄ photosynthesis**. *New Phytologist* 161:341–70, 2004.

SANKARAN, M. et al., **Determinants of woody cover in African savannas**. *Nature*, 438, 846-849, 2005.

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

SARMIENTO, G.; MONASTERIO, M. **Life forms and phenology**. In: D. W. Goodall (ed.), *Ecosystems of the world – tropical savannas*. Elsevier, Amsterdam, pp. 79-108, 1983.

SCHOLES, R. J.; ARCHER, S. R. **Tree-grass interactions in savannas**. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 28: 517-544, 1997.

SCHULZE, E.D.; KUPPERS, M.; MATYSSER, R. **The role of carbon balance and branching pattern in the growth of woody species**. In: Givinish T, ed.

On the economy of plant form and function. New York: Cambridge University Press, 585–601, 1986.

SHANGGUAN, Z.; SHAO, M.; DYCKMANS, J. **Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat.** J Plant Physiol 156(1):46–51, 2000.

SHARKEY, T.D. **Estimating the rate of photorespiration in leaves.** Physiologia Plantarum 73,147–152, 1988.

SIMÕES, M.; BARUCH, Z. **Responses to simulated herbivory and water stress in two tropical C4 grasses.** Oecologia 88: 173-180, 1991.

SIQUEIRA, M.F.; PETERSON, A.T. **Consequences of global climate change for geographic distributions of Cerrado tree species.** Biota Neotropica, 3. 2003.

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

SOUZA, J.P.; PRADO, C.H.B.A.; ALBINO, A.L.S.; DAMASCOS, M.A. **Shoot-
foliage relationships in deciduous, semideciduous, and evergreen cerrado tree species.** Brazilian Journal of Plant Physiology 21:75-86, 2009b.

SOUZA, J.P.; MELO, N.M.J.; PEREIRA, E.G.; HALFELD, A.D.; GOMES, I.N.; PRADO, C.H.B.A. **Responses of woody Cerrado species to rising atmospheric CO₂ concentration and water stress: gains and losses.** Functional Plant Biology. v. 43, n. 12. 2016.

STACE, H.M.; CAMERON, D.F. **Cytogenetics and evolution of Stylosanthes.** In: Stace HM, Edye LA (eds) The biology and agronomy of Stylosanthes. Academic Press, New York, pp 49 72, 1984.

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

TAYLOR, G.; RANASINGHE, S.; BOSAC, C.; GARDNER, S.D.L.; FERRIS, R. **Elevated CO₂ and plant growth: cellular mechanisms and responses of whole plants.** Journal of Experimental Botany, v. 45, n. Special Issue, p. 1761-1774, 1994.

TEZARA, W.; FERNÁNDEZ, M.D.; DONOSO, C.; HERRERA, A. **Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance of five species from a semiarid ecosystem.** Photosynthetica 35: 399-410, 1998.

VON CAEMMERER, S.; FURBANK, R.T. **Modeling C₄ photosynthesis.** In: Sage RF, Monson RK, eds. C₄ plant biology. San Diego: Academic Press, 173–211, 1999.

WAND, S.J.; MIDGLEY, G.; JONES, M.H.; CURTIS, P.S. **Responses of wild C₄ and C₃grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO₂ concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions.** Global Change Biology, v. 5, n. 6, p. 723-741, 1999.

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

WARREN, W.J.; ROBERTS, L.W.; WARREN, W.P.M.; GRESSHOFF, P.M. **Stimulatory and inhibitory effects of sucrose concentration on xylogenesis in lettuce pith explants: possible mediation by ethylene biosynthesis.** Ann Bot 73: 65–73, 1994.

WESTOBY, M.; FALSTER, D.S.; MOLES, A.T.; VESK, P.A.; WRIGHT, I.J. **Plant ecological strategies: some leading dimensions in variation between species.** Annual Review of Ecology & Systematics 33: 125-159, 2002.

WRIGHT, I.J. et al. **The world-wide leaf economics spectrum.** Nature 428, 821–827, 2004.

ANEXOS

Tabelas ANOVA

Variáveis fisiológicas e morfológicas de <i>S. capitata</i>					
P valor	$A_{máx}$	F_V/F_M	Área foliar	Altura do ramo principal	Número de folhas no ramo principal
DAT	23,51	****	158,2	49,07	33,36
Competição	6,14	****	1,48	2,32	134,42
[CO₂]	5,22	****	13,35	32,31	1,49
Competição*[CO₂]	1,18	0,01	0,24	10,17	6,60
DAT*Competição	6,21	0,11	0,93	0,58	9,15
DAT*[CO₂]	2,91	****	5,83	0,79	1,27
DAT*Competição*[CO₂]	1,77	****	0,33	0,50	2,09

Variáveis fisiológicas e morfológicas de <i>M. minutiflora</i>						
P valor	$A_{máx}$	F_V/F_M	Área foliar	Clorofila a	Clorofila b	Clorofila total
DAT	16,27	0,0	1,2	0,88	2,85	1,85
Competição	0,16	****	0,07	0,89	0,13	0,48
[CO₂]	3,47	0.0002	28,6	2,84	0,02	0,00
Competição*[CO₂]	0,08	0,12	0,26	4,27	6,91	5,09
DAT*Competição	0,65	0,33	3,62	0,21	0,05	0,09
DAT*[CO₂]	4,8	0,006	4,27	1,01	1,02	0,93
DAT*Competição*[CO₂]	0,96	0,35	1,42	1,07	0,62	0,84

Desenvolvimento foliar de <i>S. capitata</i>			
P valor	TEF	TVF	VEF
Competição	0,02	9,43	5,50
[CO₂]	1,86	1,64	0,00
Competição*[CO₂]	0,01	2,64	0,74

Desenvolvimento foliar de <i>M. minutiflora</i>			
P valor	TEF	TVF	VEF
Competição	6,63	8,07	8,63
[CO₂]	5,17	0,02	9,13
Competição*[CO₂]	5,83	11,0	7,86

Matéria seca e índices biométricos de <i>S. capitata</i>								
P valor	MSC	MSR	MSF	MST	Número de perfilhos	Raízes adventícias	RRPA	AFE
Competição	10,69	0,09	1,84	5,81	0,19	5,10	0,23	38
[CO₂]	0,00	1,83	0,02	0,68	2,28	0,39	0,25	4,29
Competição*[CO₂]	3,43	2,78	0,66	5,98	3,87	6,27	1,58	5,02

Matéria seca e índices biométricos de <i>M. minutiflora</i>								
P valor	MSC	MSR	MSF	MST	Número de nódulos	Diâmetro do coleto	RRPA	AFE
Competição	7,83	0,92	15,52	8,59	9,78	12,67	0,35	16,35
[CO₂]	1,31	0,20	2,02	1,39	0,03	0,12	1,25	39,88
Competição*[CO₂]	1,42	0,61	0,09	1,18	0,05	2,97	0,60	0,61