

**JOÃO RUFFIN LEME DE GODOY**

*Ecofisiologia do estabelecimento de leguminosas arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais, sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>: uma abordagem sucessional*

Tese apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de DOUTOR em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na área de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

**SÃO PAULO**

**2007**

**JOÃO RUFFIN LEME DE GODOY**

*Ecofisiologia do estabelecimento de leguminosas arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais, sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>: uma abordagem sucessional*

Tese apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de DOUTOR em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na área de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

**orientador:** MARCOS SILVEIRA BUCKERIDGE

**co-orientador:** MARCOS PEREIRA MARINHO AIDAR

Ficha Catalográfica elaborada pela Seção de Biblioteca do Instituto de Botânica

G589e	<p>Godoy, João Ruffin Leme de</p> <p>Ecofisiologia do estabelecimento de leguminosas arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais, sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>: uma abordagem sucessional / João Ruffin Leme de Godoy -- São Paulo, 2007</p> <p>114 p. il.</p> <p>Tese (Doutorado) -- Instituto de Botânica da Secretaria de Estado do Meio Ambiente, 2007</p> <p>Bibliografia.</p> <p>1. Leguminosae. 2. Sucessão. 3. Carbono. I. Título</p> <p>CDU 582.736</p>
-------	--

## AGRADECIMENTOS

- ☼ Ao CNPq pela bolsa de doutorado concedida;
- ☼ À TNC do Brasil pelo apoio financeiro (Programa de Apoio a Dissertações e Teses em Temáticas de Biologia da Conservação, processo número 27/03);
- ☼ À FAPESP pelo apoio financeiro, projeto “Conservação e utilização sustentável da biodiversidade vegetal do cerrado e mata atlântica: os carboidratos de reserva e seu papel no estabelecimento e manutenção das plantas em seu ambiente natural” (Programa BIOTA-FAPESP, processo número 98/05124-8);
- ☼ Ao Instituto de Botânica, e especialmente ao Programa de pós-graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente deste Instituto, pela infra-estrutura e oportunidade de participar da primeira turma;
- ☼ Ao professor Marcos Buckeridge (Dep. Botânica, IB-USP) pela orientação;
- ☼ Ao professor Marcos Aidar (Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas, IBt-SMA) pela co-orientação;
- ☼ Ao professor Jean Paul Metzger (Dep. Ecologia Geral, IB-USP) pelo aprendizado do mestrado;
- ☼ À PqC M. Margarida R.F. Melo (Seção de Curadoria do Herbário, IBt-SMA) que guiou os meus primeiros passos pela ciência, aqui neste mesmo Instituto;
- ☼ Aos pesquisadores e funcionários da Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas do Instituto de Botânica pela convivência e aprendizado, em especial, PqC Edison Chu pela logística durante o período de laboratório e D. Helena pelo zeloso cuidado com as plantas e por me mostrar o que é um “dedo verde”;
- ☼ Ao professor Carlos Joly (Dep. Botânica, IB-UNICAMP) pelo empréstimo do fluorômetro;
- ☼ Ao PqC Francismar Francisco de Aguiar (Seção de Plantas Ornamentais, IBt-SMA) pelo fornecimento das sementes de *Dalbergia nigra* (jacarandá-da-Bahia);

- ☼ Ao Mauro Marabesi pela colaboração na coleta de dados, pelos esclarecimentos quanto a um dos processos mais importantes deste planeta – a fotossíntese – e também pela bibliografia apresentada;
- ☼ Ao Fábio Dalle Molle e Maria Teresa Portes pela ajuda na coleta de dados;
- ☼ À Marina Martins pela oportunidade de colaboração e ajuda quanto aos dados de crescimento de *Hymenaea courbaril*;
- ☼ Aos meus pais e ao Yuri ☺;
- ☼ À Sri Amma e Baghavan (Oneness University) que através da figura dos Srs. Lucas Jimeno e Germán Pascale plantaram em mim uma semente de luz e sabedoria;
- ☼ E por fim, àquela com quem eu mais aprendi nesse período. Que do alto do seu caminho do céu possa viajar ainda um pouquinho, agarrada no meu dorso de serpente, rumo à integridade. À noni, com amor, muito obrigado.

## Índice

Abreviaturas.....	7
Resumo.....	9
Abstract.....	11
<b>1. Introdução.....</b>	<b>13</b>
<b>1.1. O processo sucessional.....</b>	<b>13</b>
<b>1.2. Os grupos funcionais.....</b>	<b>21</b>
<b>1.3. Os grupos funcionais e as mudanças climáticas globais.....</b>	<b>26</b>
<b>1.4. As respostas das plantas à uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>.....</b>	<b>28</b>
<b>1.5. Os objetivos do trabalho.....</b>	<b>33</b>
<b>2. Material &amp; Métodos.....</b>	<b>34</b>
<b>2.1. O Material Vegetal.....</b>	<b>34</b>
<b>2.2. A obtenção do material vegetal.....</b>	<b>36</b>
<b>2.3. As condições de crescimento.....</b>	<b>37</b>
<b>2.4. O delineamento experimental.....</b>	<b>38</b>
<b>2.5. Os parâmetros avaliados.....</b>	<b>39</b>
<b>a. Crescimento.....</b>	<b>39</b>
<b>b. Fotossíntese.....</b>	<b>40</b>
<b>c. Biomassa.....</b>	<b>45</b>
<b>d. Parâmetros compostos.....</b>	<b>45</b>
<b>2.6. A análise dos dados e tratamentos estatísticos.....</b>	<b>46</b>
<b>3. Resultados.....</b>	<b>49</b>
<b>3.1. Crescimento.....</b>	<b>49</b>
<b>3.2. Comportamento Fotossintético.....</b>	<b>56</b>
<b>3.3. Biomassa.....</b>	<b>68</b>
<b>3.4. Parâmetros compostos.....</b>	<b>71</b>
<b>4. Discussão.....</b>	<b>73</b>
<i>Desenvolvimento.....</i>	<i>75</i>
<i>Fotossíntese.....</i>	<i>84</i>
<i>Considerações finais.....</i>	<i>90</i>
<b>5. Bibliografia.....</b>	<b>98</b>
ANEXO 1.....	109
ANEXO 2.....	111

## Abreviaturas

360 ppm de CO<sub>2</sub> – atmosfera ambiente de CO<sub>2</sub>

720 ppm de CO<sub>2</sub> – atmosfera ambiente + enriquecimento com CO<sub>2</sub> industrial

A – taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante  
( $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

A<sub>med</sub> – taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante  
média ao longo do experimento ( $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

A<sub>max</sub> – valor máximo da taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> na curva A x FFFA ( $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

A<sub>pina</sub> – área calculada de uma pina (cm<sup>2</sup>)

A<sub>pina real</sub> – área real de uma pina obtida por *scanner* (cm<sup>2</sup>)

AF – área foliar total da planta (cm<sup>2</sup>)

AF<sub>med</sub> – área foliar total média de um dado conjunto de plantas (cm<sup>2</sup>)

AFE – área foliar específica (cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>)

Ca – concentração ambiental de CO<sub>2</sub>

Ci – concentração intercelular de CO<sub>2</sub> no mesófilo

Ci/Ca – razão da concentração intercelular pela concentração ambiente de CO<sub>2</sub> com fluxo de fótons  
fotossinteticamente ativos saturante

C<sub>pina</sub> – comprimento de uma pina (cm)

*Dalb* – *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All.

DFAC – índice de Desempenho Fisiológico em Alto CO<sub>2</sub>

E – taxa de transpiração de água com fluxo de fótons fotossintética/e ativos saturante ( $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

ETI – eficiência de transpiração instantânea com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos  
saturante (A/E,  $\text{mmolCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ )

ETI<sub>med</sub> – eficiência de transpiração instantânea com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos  
saturante média ao longo do experimento ( $\text{mmolCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ )

EUAi – eficiência intrínseca do uso da água com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos  
saturante (A/g,  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ )

EUAi<sub>med</sub> – eficiência intrínseca do uso da água com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos  
saturante média ao longo do experimento ( $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ )

F – área de uma folha (cm<sup>2</sup>)

F<sub>c</sub> – fator de correção

FFFA – fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )  
 FFFA<sub>sat</sub> – fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )  
 F<sub>m</sub> – fluorescência máxima da clorofila *a* em folhas adaptadas ao escuro por 10 minutos  
 F<sub>o</sub> – fluorescência mínima da clorofila *a* em folhas adaptadas ao escuro por 10 minutos  
 F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub> – eficiência quântica potencial do fotossistema II  
 g – condutância estomática com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante ( $\text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )  
 h – altura do substrato (cm)  
 h<sub>med</sub> – altura média de um dado conjunto de plantas (cm)  
*Hyme* – *Hymenaea courbaril* L.  
 J<sub>c max</sub> – taxa de transporte máximo de elétrons resultante da carboxilação da RuBP ( $\mu\text{mol e}^{-}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )  
 L<sub>pina</sub> – largura de uma pina (cm)  
 MS – massa seca da planta toda (g)  
 MS<sub>med</sub> – massa seca da planta toda média de um dado conjunto de plantas (g)  
 MS<sub>folhas med</sub> – massa seca de folhas média de um dado conjunto de plantas (g)  
 MFE – massa foliar específica ( $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}$ )  
 NF – número de folhas da planta (unidades)  
*Pipt* – *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macbr.  
 R/PA – razão raiz : parte aérea  
 RAF – razão de área foliar ( $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ )  
 RuBP – ribulose 1,5 bisfosfato  
*Schi* – *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake  
*Sesb* – *Sesbania virgata* (Cav.) Pers.  
 t – tempo (dias)  
 TCR<sub>med</sub> – taxa de crescimento relativo média de um dado conjunto de plantas ( $\text{cm}\cdot\text{cm}^{-1}\cdot\text{dia}^{-1}$ )  
 V<sub>c max</sub> – taxa de carboxilação máxima da enzima Rubisco, saturada de RuBP ( $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )  
 %<sub>inc med</sub> – incremento percentual médio do valor obtido em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> em relação ao valor obtido sob concentração ambiente de CO<sub>2</sub> ao longo do experimento

## Resumo

Durante esse século, o que ainda resta das florestas tropicais do planeta enfrentará impactos humanos diretos e alterações climáticas e atmosféricas não sentidas pelos ecossistemas naturais há pelo menos 20 milhões de anos. Quando se pensa em conservação, manejo e modelagem de biomas com elevada biodiversidade como a Mata Atlântica e outras florestas tropicais, entender como os diferentes grupos funcionais responderão às mudanças climáticas em vigor no planeta apresenta grande relevância. Esses ecossistemas podem desempenhar um papel fundamental na mitigação dos impactos causados pelas crescentes concentrações de CO<sub>2</sub> na atmosfera, relacionadas às alterações do clima global, captando carbono através da fotossíntese e transformando-o em biomassa. O conhecimento desses processos (fotossíntese e crescimento) torna-se assim fundamentalmente importante. Nesse contexto, as leguminosas ocupam lugar de destaque por estarem entre as famílias com maior representatividade florística e estrutural em florestas tropicais. Numa abordagem intrafilética de ecofisiologia comparada, foi avaliado o estabelecimento de cinco espécies de Leguminosae arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais, sob atmosfera natural e enriquecida com CO<sub>2</sub>, a fim de responder as seguintes perguntas: *(i)* Ocorrem diferenças sob alto CO<sub>2</sub> ?; *(ii)* As espécies, e os grupos funcionais, apresentam desempenhos diferentes ?; *(iii)* Existe um gradiente de respostas ao CO<sub>2</sub> elevado em função do gradiente de estratégias de regeneração encontrado ao longo do processo sucessional ?; *(iv)* Existem espécies tropicais mais suscetíveis, ou com maior potencial de respostas, ao aumento nas concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub> em andamento no planeta ? As espécies estudadas foram: *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (o feijão-do-mato) – uma pioneira; *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (o guapuruvú), *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macbr. (o pau-jacaré), e *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. (o jacarandá-da-bahia) – secundárias iniciais; e *Hymenaea courbaril* L. (o jatobá) – uma secundária tardia. Após a germinação, as plântulas foram cultivadas por cerca de dois meses em câmaras de topo aberto sob dois tratamentos: 360 ppm - atmosfera ambiente e 720 ppm - atmosfera ambiente enriquecida com CO<sub>2</sub> industrial. Durante esse período, as plantas foram medidas quanto à altura (h), número de folhas (NF) e área foliar (AF), fluorescência da clorofila *a* (Fv/Fm) e trocas

gasosas de H<sub>2</sub>O e CO<sub>2</sub>. No final, foram realizadas curvas de resposta à luz (A x FFFA) e ao CO<sub>2</sub> (A x Ci) e cada espécie foi avaliada também quanto à quantidade de matéria seca de folhas, caules e raízes. Sob CO<sub>2</sub> elevado, as respostas dependeram da espécie, do parâmetro e da fase do experimento analisada. No geral, sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> as espécies mostraram maiores valores para altura (h), área foliar (AF), taxa de crescimento relativo (TCR<sub>med</sub>) inicial, assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A<sub>med</sub>), eficiência de uso da água (ETI<sub>med</sub>, EUAi<sub>med</sub>), capacidade fotossintética (A<sub>max</sub>) e razão raiz : parte aérea (R/PA). Porém, uma análise mais detalhada revelou que as espécies mais iniciais na sucessão (*Sesbania virgata*, *Schizolobium parahyba*) apresentaram maiores valores para as taxas iniciais de crescimento relativo (TCR<sub>med</sub>), para o número de folhas (NF) em torno dos 40 dias após a embebição, para a eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm), para a assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A<sub>med</sub>), para a razão entre a concentração intercelular de CO<sub>2</sub> no mesófilo foliar e a concentração ambiente desse gás (Ci/Ca) e para o incremento percentual na capacidade fotossintética (A<sub>max</sub>) e no acúmulo de biomassa (MS) quando submetidas a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>. Mostraram também os menores valores para a eficiência intrínseca de uso da água (EUAi<sub>med</sub>) e para os incrementos percentuais na assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, na eficiência intrínseca de uso da água e na redução da taxa de carboxilação máxima da Rubisco (V<sub>c max</sub>) e do transporte máximo de elétrons (J<sub>c max</sub>). Esse resultados evidenciaram um gradiente de respostas coincidindo com o gradiente de estratégias de regeneração estudado. Os ciclos de vida mais curtos, as maiores densidades populacionais, as madeiras de menor densidade e o quadro oposto apresentado pelas espécies secundárias tardias indicam que os diferentes grupos funcionais podem, no longo prazo, garantir maior estabilidade do sequestro de carbono em relação às espécies isoladamente. Atualmente, a escolha de espécies voltadas para a recuperação de áreas degradadas e sequestro de carbono deve considerar uma avaliação como a proposta pelo índice de Desempenho Fisiológico em Alto CO<sub>2</sub> (DFAC) apresentado nesse trabalho, e que estas tenham crescimento rápido, madeira com densidade mediana a alta e que estejam em solo profundo e fértil, garantindo drenos internos de carbono eficientes.

## Abstract

During this century, what is left of the tropical forests in our planet will face direct human impacts and climatic and atmospheric changes never experimented by natural ecosystems since 20 million years ago. When we think about conservation, management, and modeling biomes with high biodiversity such as the Atlantic rain forest and other tropical forests, understand how different functional groups will respond to the climatic changes prevailing in the planet has great relevance. These ecosystems may play a major role in mitigation of the impacts caused by the growing concentration of CO<sub>2</sub> in the atmosphere, related to the global climate changes, by capturing carbon through photosynthesis and transforming it in biomass. The knowledge of these process (photosynthesis and growth) thus become fundamentally important. In this context, the legumes occupy an important place as they are among the most representative families from the floristic and structural viewpoints in these biomes. Taking a comparative ecophysiological intraphyletic approach, we evaluated the establishment of five tree species of the Leguminosae from the Atlantic rain forest of Southeastern Brazil belonging to different functional groups, under natural and enriched CO<sub>2</sub> atmospheres, aiming to answer the following questions: (i) Are there differences under elevated CO<sub>2</sub> ?; (ii) The species, and the functional groups, show different performances ?; (iii) Is there a gradient of responses to the elevated CO<sub>2</sub> as a function of the gradient of regeneration strategies found along the successional process ? (iv) Are there tropical species more sensitive, or with more potencial of responses, to the current increasing of CO<sub>2</sub> atmosferic concentrations ? The species studied were: *Sesbania virgata* (Cav.) Pers. (feijão-do-mato) – a pioneer; *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (guapuruvú), *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macbr. (pau-jacararé) and *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. (jacarandá-da-bahia) – early secondaries and *Hymenaea courbaril* L. (jatobá) – a late secondary. After germination, seedlings were cultivated for two months in open top chambers under two treatments: 360 ppm – ambient atmosphere and 720 ppm - ambient atmosphere enriched with industrial CO<sub>2</sub>. During this period, the seedlings were measured regarding height (h), number of leaves (NF), leaf area (AF), chlorophyll *a* fluorescence (Fv/Fm) and gaseous exchanges of H<sub>2</sub>O and CO<sub>2</sub>. At the end of the experiments, light (A x FFFA) and CO<sub>2</sub> (A

$x C_i$ ) assimilation curves were obtained for each species, which were also evaluated for the dry mass of leaves, stems and roots. Under elevated  $CO_2$ , the responses depended on the species, the parameter and the phase of the experiment under analysis. In general, under atmosphere enriched with  $CO_2$ , the species showed higher values for height (h), leaf area (AF), initial relative growth rate ( $TCR_{med}$ ), net  $CO_2$  assimilation ( $A_{med}$ ), water use efficiency ( $ETI_{med}$ ,  $EUAi_{med}$ ), photosynthetic capacity ( $A_{max}$ ) and root : shoot ratio (R/PA). However, more detailed analyses revealed that pioneer species (*Sesbania virgata* and *Schizolobium parahyba*) presented higher values of initial relative growth rate ( $TCR_{med}$ ), number of leaves (NF) around 40 days after seed water imbibition, potential quantum efficiency of photosystem II ( $F_v/F_m$ ), net  $CO_2$  assimilation ( $A_{med}$ ), ratio between mesophyll intercellular  $CO_2$  concentrations and ambient  $CO_2$  concentrations ( $C_i/C_a$ ) and percentual increase of the photosynthetic capacity ( $A_{max}$ ) and biomass accumulation (MS) when submitted to an enriched  $CO_2$  atmosphere. These species also showed the lowest values for intrinsic water use efficiency ( $EUAi_{med}$ ) and percentual increases for net  $CO_2$  assimilation, intrinsic water use efficiency and reduction of the rate of carboxylation by Rubisco ( $V_{c\ max}$ ) and of the electron transport rate ( $J_{c\ max}$ ). These results pointed out a gradient of responses coinciding with the gradient of regeneration strategies studied. The shorter life cycles, the higher population densities, the low density wood and the opposite trends presented by the late secondary species indicate that different functional groups can, in the long term, guarantee a higher stability of carbon sequestration in relation to isolated species. Presently, the choice of species to be used in recuperation of degraded areas and carbon sequestration must take into consideration an evaluation such as the Index of Physiological Performance in High  $CO_2$  (DFAC) which is proposed in this work. It is also desirable that species have fast growth, average to high wood density and be in a deep and fertile soil, assuring efficient internal carbon sinks.

## 1. Introdução

### 1.1. O processo sucessional

A sucessão ecológica pode ser entendida como um processo de modificações na composição específica e nas demais características de uma comunidade (diversidade, biomassa, produtividade, estabilidade, fisionomia, e.g.) ao longo do tempo, resultando num estado onde estas modificações são muito lentas ou inexpressivas. É um processo de desenvolvimento e auto-organização da comunidade (ou do ecossistema), direcionando-se da simplicidade para a complexidade organizacional, de formas de vida mais simples para mais complexas e diversificadas, até certo ponto passível de previsão (Finegan 1984, Begon *et al.* 1996, Barnes *et al.* 1998).

O estudo do processo sucessional remonta ao advento de disciplinas como a ecologia e as ciências florestais. Escritores Romanos e estudiosos do século XVIII e XIX já citavam as florestas como não estáticas. Estas conteriam uma composição e uma estrutura em contínua mudança como resultado de perturbações ou do próprio desenvolvimento. Em 1863, Thoreau cunhou o termo “*forest succession*”. Em seguida, trabalhos precursores surgiram com Douglas (1875 e 1888) (Spurr 1952).

Sampaio (1997) apresenta um excelente histórico das idéias, abordagens e modelos já propostos sobre o processo sucessional, baseando-se em Glenn-Lewin *et al.* (1992) e McCook (1994). Segundo esses autores, Davis e Cowles, ambos independentemente em 1899, foram também importantes precursores do estudo da sucessão ecológica ao apontar o poder de predição deste processo como conceito, documentando vários exemplos de aparentes seqüências sucessionais. Clements (1916) em seguida, baseou a primeira teoria para compreensão da sucessão em três aspectos, controlados somente pelo clima: previsibilidade, convergência e equilíbrio. Tansley em 1935, criticou a convergência obrigatória a um determinado clímax numa região com determinado

macroclima valorizando fatores locais, como a topografia. Gleason (1937), também contrariamente a Clements, sugeriu que as comunidades nada mais eram do que a sobreposição ao acaso da distribuição das espécies, com tolerâncias ambientais semelhantes, salientando os processos estocásticos na sucessão.

Em 1938, Weaver & Clements colocam a idéia da vegetação como um organismo, classificando-a de entidade orgânica. Cada parte seria interdependente, autoinfluenciadora das outras. Haveria substituições nas populações vegetais à medida que o desenvolvimento da vegetação modificasse o meio ambiente. Mas o tipo final de vegetação (ervas, arbustos ou árvores) seria determinado pelo clima, já que o habitat não poderia ser modificado indefinidamente.

Watt em 1947, coloca então que as comunidades vegetais não formam um conjunto homogêneo, e sim um mosaico de fases sucessionais determinado pela abertura e regeneração de clareiras com diferentes idades, tamanhos e composição florística no meio da floresta. Este mosaico estaria assim, sujeito às mudanças pontuais e estocásticas em sua estrutura levando Stone & Ezrati (1996) a especular sobre a não linearidade do sistema.

Na década de 60, Budowski (1963) indicou aspectos importantes do processo de sucessão secundária (sucessão em área previamente ocupada por vegetação, mas que sofreu uma perturbação como a abertura de uma clareira natural ou antrópica), considerando os estádios sucessionais, os grupos funcionais e as espécies que os compõem. Além da dominância de florestas secundárias na América Tropical, o autor propôs que estas variam quanto à fisionomia e composição florística conforme a idade, o tipo de solo e a natureza das intervenções a que foram submetidas e que nas primeiras fases da sucessão ocorre um número reduzido de espécies (frequente domínio de uma só). O autor colocou ainda que, à medida que se chega ao clímax:

- ocorre uma redução da velocidade de mudança da composição florística, culminando num estado mais estável (e não estagnado);

- ocorre um aumento da altura, da área basal, do volume e da densidade de árvores por unidade de superfície das comunidades;

- verifica-se a presença de um gradiente de substituição de espécies intolerantes por tolerantes à sombra, pelo menos em uma fase da vida;

- verifica-se um aumento da heterogeneidade da composição por idade;

- uma diminuição da viabilidade das sementes;

- um aumento da regeneração das espécies;

- um aumento da dureza e da densidade da madeira;

- um aumento da abundância de palmeiras e de epífitas e uma diminuição da abundância de gramíneas e de lianas (Budowsky 1963).

Estes aspectos, aliados aos colocados por Daubenmire (1968) evidenciavam já no final da década de 60, uma boa compreensão, em termos gerais, do processo sucessional. Esse último autor colocou que o desenvolvimento de um estágio ou de uma sere sucessional envolveria:

- mudanças na dominância de plantas de pequeno porte, e de posições inferiores na escala filogenética, por plantas grandes, no alto desta escala;

- aumento da longevidade das dominantes;

- convergência para um tipo fisionômico prevalecente e característico da região;

- diversificação das formas de vida;

- substituição de espécies com amplitudes ecológicas similares e amplas, por grupos com limites mais estreitos e necessidades complementares;

- aumento da dependência interespecífica;

- aumento na massa de tecidos vivos e de matéria orgânica morta por unidade de área do solo;

- aumento na regularidade da composição florística;
- aumento no número de possíveis níveis tróficos ao longo dos quais a matéria circula e a energia flui;
- deslocamento de grande proporção de nutrientes do meio físico para as células vivas e resíduos orgânicos;
- amenização dos extremos micro-ambientais;
- maturação do perfil do solo;
- maior resistência do ecossistema a distúrbios externos.

No início dos anos 70, duas abordagens para análise do processo sucessional estavam em evidência: uma era a visão reducionista/mecanicista e a outra correspondia aos paradigmas de não-equilíbrio. A abordagem reducionista/mecanicista enfatizava a história de vida, as interações entre as espécies associadas às condições ambientais e a predição do processo. As idéias de não-equilíbrio chamavam a atenção para a instabilidade do ambiente físico na escala temporal da sucessão (Finegan 1984, Gleason-Lewin *et al.* 1992). Margalef (1974) conseguiu apresentar algumas características inerentes ao processo sucessional, que se apresentam regularmente, em todos os ecossistemas:

- aumento da produção primária, buscando maximizar a produção total, voltada para a manutenção do ecossistema, e conseqüentemente aumento da biomassa total, que muitas vezes é armazenada como matéria orgânica a ser decomposta;
- diminuição da relação entre produção primária e a biomassa total;
- diminuição da concentração total de pigmentos assimiladores (clorofila principalmente);
- maior eficiência na ciclagem de nutrientes;

- ampliação vertical da estrutura do ecossistema e da complexidade estrutural da comunidade;
- o aumento da especificidade de relações interespecíficas e o desenvolvimento de diversos tipos de mecanismos de homeostase.

Para o tipo de sucessão proposto inicialmente por Clements, supondo um desenvolvimento ordenado rumo a uma comunidade clímax previsível, Connell & Slatyer (1977) criaram o Modelo de Facilitação (*Facilitation Model*), onde cada espécie, através de modificações no ambiente, favoreceria a entrada das espécies subseqüentes. Para o caso da inibição da entrada, criaram o Modelo de Inibição (*Inhibition Model*), caracterizado por uma elevada competição entre as espécies. Nesse modelo, o processo sucessional dependeria das primeiras espécies a chegar, evoluindo com a morte dessas colonizadoras iniciais, sem seguir uma ordem definida.

Como uma espécie de modelo intermediário, esses autores propuseram um terceiro modelo denominado Modelo de Tolerância (*Tolerance Model*). Nesse caso, a substituição das espécies não seria nem facilitada, nem inibida pelas primeiras colonizadoras e qualquer espécie poderia iniciar o processo sucessional, embora uma eventual comunidade clímax seria alcançada apenas de forma ordenada.

Em contraposição aos modelos de Facilitação, Tolerância e Inibição, Horn (1976 *apud* Stiling 1999) apresentou um modelo que sugeria a sucessão como um processo de substituição Markoviano. Nesse caso, a sucessão seria um processo estocástico, onde a transição entre cada estágio ocorreria com probabilidade característica, dependendo somente do estado atual. Num processo Markoviano regular (não cíclico) qualquer estado pode ser alcançado a partir de outro num número finito de passos. No processo sucessional os vários estágios ocorreriam aleatoriamente, com

freqüências características, independentes do estágio inicial e o processo poderia ser explicado em termos de probabilidades.

O estudo do processo sucessional iniciou-se nas regiões temperadas (Spurr 1952). Nestas, uma sazonalidade menos intensa nos trópicos, e que interfere fortemente no comportamento e no ciclo de vida das espécies, permite uma maior previsibilidade quanto à composição de espécies. Segundo Bazzaz & Pickett (1980), nas florestas tropicais a previsão também teria como base um processo mais dinâmico e probabilístico.

Outro argumento questionando os modelos de Connell & Slatyer (1977) foi a grande relevância devido à competição e ao comensalismo nesses modelos, em detrimento de toda uma miríade de interações bióticas que poderiam afetar a sucessão, levantadas 10 anos depois por Walker & Chapin (1987).

Também na década de 80, Oldeman (1983) sugeriu que a dinâmica da floresta poderia ser analisada do ponto de vista de sua estruturação arquitetônica, onde a silvigênese (processo de construção da floresta) teria como base uma seqüência de eco-unidades (unidades de regeneração), com diferentes arquiteturas, presentes em determinada área.

A eco-unidade, segundo o autor, seria uma unidade (modular) básica de construção da arquitetura da vegetação, em um determinado tempo e espaço. Na floresta, teria tamanho, arquitetura, ecofisiologia e composição, específicos e mantidos até o final do processo. Árvores pioneiras constituiriam grandes eco-unidades, enquanto espécies de crescimento mais lento, tolerantes à sombra, constituiriam as menores, compondo o mosaico sucessional da floresta. Durante a sucessão, as eco-unidades se tornariam progressivamente menores, culminando nas menores eco-unidades, compostas por apenas uma árvore de floresta madura (Oldeman 1990).

No mesmo período, Whitmore (1989, 1990) apresenta uma idéia sobre o ciclo de regeneração da floresta baseada na abertura e regeneração de clareiras. Após a abertura de uma clareira natural (fase clareira), a floresta se regeneraria, sendo (re)colonizada por espécies (fase

construção) seguindo um processo contínuo de respostas ecofisiológicas que induziriam a cicatrização. Nesse momento (fase madura, no final do processo), uma nova clareira poderia reiniciar o ciclo (Lima 2005).

Uma visão do processo sucessional à luz de teorias recentes de matemática e física não lineares foi discutida por Souza & Buckeridge (2004). Neste caso, o processo sucessional seria resultado das propriedades emergentes que se originam da interação dos organismos atuando em rede no ecossistema. Os autores apontam, inclusive, a possibilidade dos sistemas sucessionais serem explicados através de analogias com autômatos celulares.

Para Schneider & Kay (1997), à luz do discutido por Erwin Schrödinger (1944) no seu famoso livro “O que é vida?”, o desenvolvimento de ecossistemas representa um caminho dissipativo para o grande aporte de energia que chega à terra, advinda do sol.

Enfim, o processo sucessional pode ser sumarizado como um gradiente temporal de substituição de espécies, cuja velocidade e direção são funções das condições edafo-climáticas e dos diferentes hábitos, ciclos de vida e exigências nutricionais das espécies. Pode ser um processo estocástico, em resposta às perturbações naturais ou antrópicas. O tamanho da área, o tipo, a intensidade e a frequência das perturbações, o uso do fogo, as características do entorno (disponibilidade de propágulos e dispersores), o banco e a chuva de sementes, e a interação entre as espécies (como competição por luz e nutrientes, herbivoria, micorriza) são importantes não só como determinantes da composição de espécies nos primeiros estágios sucessionais, mas também influenciam o resultado final do processo (Horn 1974, Pickett 1976, Tilman 1985, Walker & Chapin 1987, McCook 1994, Finegan 1984, 1996, Godoy 2001).

Numa síntese sobre trabalhos com regeneração em Florestas Tropicais, Tabarelli (1997) afirma que na Floresta Ombrófila Densa Atlântica após um distúrbio antrópico, ocorre uma diminuição na densidade dos indivíduos e um aumento na riqueza e diversidade de espécies, no

percentual de espécies zoocóricas, de sub-bosque e tolerantes à sombra e no porte das árvores (área basal, volume da madeira). A riqueza, a diversidade de espécies, a composição de guildas (de dispersão, de estratificação, de regeneração), a composição florística e os atributos da estrutura física são restaurados em ordem decrescente de velocidade.

O mesmo autor se refere à sucessão como uma seqüência de crescimento e declínio de populações ao longo do tempo, caso contrário ocorreria um acúmulo de indivíduos e espécies num determinado local além de sua capacidade de suporte. Pode ser direcional (substituição de espécies herbáceas, sucessivamente, por arbustos, árvores de ciclo de vida curto e de ciclo longo) no caso de clareiras grandes e/ou antrópicas, e aleatório no caso de clareiras pequenas, quando o espaço é ocupado por indivíduos pertencentes a diferentes grupos funcionais presentes no subosque.

Estudos realizados em trechos secundários de Floresta Ombrófila Densa Atlântica sobre os solos ácidos e oligotróficos do complexo cristalino Brasileiro destacaram a espécie *Tibouchina pulchra* Cogn., (a quaresmeira ou manacá-da-serra, família Melastomataceae) como um dos elementos mais importantes, senão o mais importante, do processo sucessional dessas comunidades (Mendonça *et al.* 1992; Rolim *et al.* 1992; Tabarelli *et al.* 1993a, b, 1997).

No entanto, trabalhos mais recentes (Aidar *et al.* 2001, Godoy 2001) apontaram diferenças significativas na estrutura e composição específica do estrato arbóreo dessas comunidades sobre solos eutróficos, oriundos de rochas calcárias, no alto vale do Rio Ribeira de Iguape. Nestas áreas, ao contrário da dominância usualmente atribuída às Melastomataceae (notadamente à *Tibouchina pulchra* Cogn.), os autores encontraram, além de árvores de maior porte e menor densidade que trechos controle na mesma região, uma dominância da família Leguminosae, especialmente da espécie *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F. Macbr. (o pau-jacaré), ao longo do processo sucessional.

Em trabalhos na Mata Atlântica essa família usualmente ressalta em importância tanto pelo número de espécies, quanto pelo porte e densidade de indivíduos, na estruturação das comunidades.

Gêneros comuns são: *Centrolobium*, *Dalbergia*, *Machaerium*, *Myroxylum*, *Myrocarpus*, *Piptadenia* e *Pterocarpus*, e.g. (Silva & Leitão F<sup>o</sup> 1982, Custódio F<sup>o</sup> 1989, Barros *et al.* 1991, Leitão F<sup>o</sup> 1993).

Trabalhos sobre sucessão, ou com diferentes grupos funcionais, geralmente envolvem espécies de diferentes famílias (abordagem interfilética). Essas espécies podem apresentar estratégias de estabelecimento, ou de regeneração, baseadas em contextos fisiologicamente distintos, adquiridos ao longo da evolução, que prejudicam as comparações ecofisiológicas (Reich *et al.* 2003). Face à importância ecológica da família Leguminosae nos neotrópicos em termos de levantamentos florísticos e adotando uma abordagem intrafilética (senso Kerstiens 1998 – ver discussão) foram escolhidas para este trabalho 5 espécies de Leguminosae arbóreas da Mata Atlântica, pertencentes a diferentes grupos funcionais.

Dadas as atuais taxas de perda e fragmentação de habitats, compreender o processo sucessional nos variados ecossistemas é de importância não só acadêmica. Imposições éticas, legais ou ambientais para a sua restauração (e conseqüente monitoramento dessa restauração) se fazem necessários e dados desse tipo subsidiam não somente a emergente disciplina de *Ecologia da Restauração* como também projetos de conservação e manejo de áreas naturais (Finegan 1984, Stiling 1999).

Nesse contexto sucessional insere-se a presente tese de doutorado que visa discutir a assimilação de CO<sub>2</sub>, utilização da água e outros parâmetros ecofisiológicos em leguminosas arbóreas da Mata Atlântica pertencentes ao início, meio e final do processo de sucessão ecológica.

## **1.2. Os grupos funcionais**

Conforme mencionado acima, a abertura de clareiras naturais (por quedas de galhos ou de árvores, deslizamentos, ciclones, e.g.) e sua subsequente cicatrização, é um importante componente da dinâmica interna de florestas pluviais tropicais como a Floresta Ombrófila Densa Atlântica. Esse

processo, determinante para a composição específica e estrutura fisionômica e fitossociológica das comunidades vegetais em questão, cria na floresta um mosaico de diferentes estádios sucessionais, com composição, estrutura e microclimas específicos. Esses trechos de floresta apresentam também uma heterogeneidade espacial interna de situações ambientais já muito bem documentadas. Nesse cenário, diferentes pressões seletivas surgem no ambiente florestal, interferindo no estabelecimento e desenvolvimento das plantas, selecionando estratégias e moldando as características dos ciclos de vida das espécies na floresta (Watt 1947, Whitmore 1996, Lima 2005).

Nesse quadro de “heterogeneidade dinâmica” da floresta, foram reconhecidos nos últimos anos grupos cujas espécies apresentam estratégias de regeneração (germinação e estabelecimento), de estratificação, de dispersão, de reprodução ou desenvolvimento (porte, tempo de vida, densidade da madeira) similares, chamados de guildas ou grupos funcionais. Entre os grupos mais reconhecidos estão os das espécies pioneiras, secundárias iniciais ou tardias, os das espécies de subosque ou dossel, os das espécies anemocóricas ou zoocóricas (dispersão por vento ou animais), anemófilas ou ornitófilas (polinização por vento ou pássaros) e perenes ou decíduas (Whitmore 1989, Tabarelli *et al.* 1994, Gandolfi *et al.* 1995). No presente trabalho foram estudadas as espécies com diferentes estratégias de regeneração, ou seja, espécies pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias, que ocorrem sucessivamente nas diferentes fases, ou estádios sucessionais, do desenvolvimento da floresta.

Inicialmente, Budowski (1965) classificou as árvores em quatro classes: pioneiras, secundárias iniciais, secundárias tardias e climácicas, reiterando mais tarde que a diferenciação entre os três últimos grupos seria uma tarefa árdua e desafiadora (Budowski, 1970). Após alguma discussão (Denslow 1980, Hubbel & Foster 1986, e.g.) Swaine & Whitmore (1988) propuseram uma classificação envolvendo apenas dois grupos: espécies pioneiras e espécies climácicas (não pioneiras). As espécies pioneiras seriam aquelas capazes de germinar e se estabelecerem em grandes clareiras e áreas abertas (tolerando um ambiente mais hostil: alta irradiância, alta

temperatura, baixa umidade do ar e do solo) e as espécies climácicas (não pioneiras) seriam aquelas adaptadas a germinar e se estabelecer à sombra, no subosque da floresta. A Tabela 1.1 apresenta outros atributos desses dois grupos funcionais.

**Tabela 1.1.** Atributos determinados empiricamente para espécies arbóreas pioneiras e climácicas (não pioneiras) (modificado de Finegan 1984).

atributos (funções)	pioneiras	não pioneiras
<b>Semente</b>		
Amplitude da dispersão	longas distâncias	curtas distâncias
Vetores de dispersão	vento / aves / morcegos	roedores / aves / nenhum
Massa	leve-pesada	pesada
<b>Germinação</b>		
Estímulo pela luz	sim	não
Inibição por vermelho extremo	sim	não
<b>Planta</b>		
Longevidade	baixa	Alta
Tempo para maturidade reprodutiva	curto	longo
Crescimento em altura	rápido	lento
Altura na maturidade	baixa	alta
Taxas de aquisição de recursos	alta	Baixa
Saturação da fotossíntese	alta luz	baixa luz
Recuperação após escassez de recursos	rápida	lenta

Contudo, como mencionado acima, o processo sucessional se apresenta como um processo contínuo de estratégias adaptativas em condições microambientais que variam ao longo do tempo. Alguns estudos (Gandolfi *et al.* 1995, Oldeman 1990, Köhler *et al.* 2000, Kammesheidt 2000, Aidar *et al.* 2003) sugeriram uma classificação das espécies em três grupos: espécies pioneiras, espécies secundárias intermediárias e climácicas. Nos extremos, continuaram as espécies pioneiras e as espécies climácicas e cobrindo todo o gradiente (temporal e espacial) de variações microambientais e de estratégias adaptativas entre os extremos, estariam espécies secundárias intermediárias.

Segundo Whitmore (1996), um dos gradientes mais importantes recai sobre a disponibilidade de luz entre clareiras e subosque. Processos importantes, como a fotossíntese e a fotomorfogênese, estão relacionados à luz, determinando diferentes (e sobrepostos) padrões de respostas biológicas.

Espécies pioneiras costumam apresentar maiores taxas de respiração no escuro, maior condutância do mesofilo, eficiência quântica aparente e ponto de compensação de luz (Ridloch *et al.* 1991a, Strauss-Debenedetti & Bazzaz 1991).

Com o aumento da tolerância à sombra, as taxas de fotossíntese com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante diminuem (Oberbauer & Strain 1984, Press *et al.* 1996), células epidérmicas assumem o formato de lentes convexas que aumentam a quantidade de luz que chega aos cloroplastos (Taiz & Zeiger, 1998) e ocorre um aumento de sensibilidade da fotossíntese à temperatura foliar (Swaine 1996). Alguns autores encontraram maiores capacidades de ajuste da taxa fotossintética às mudanças repentinas no regime de luz, ou aclimatação, em espécies secundárias tardias (Turnbull 1991, Baroni, Aidar & Buckeridge *resultados não publicados*). Outros verificaram capacidades similares entre as espécies dos diferentes grupos funcionais (Field 1988, Ridloch *et al.* 1991b) ou maiores para as espécies pioneiras (Ribeiro *et al.* 2005).

Com o objetivo de avaliar, em relação ao fator luz, as respostas fotossintéticas e de acúmulo e partição de biomassa em espécies arbóreas de grupos ecológicos distintos, Silvestrini (2000) utilizou plântulas de *Trema micrantha* (L.) Blum., uma pioneira, e *Hymenaea courbaril* (L.), uma climácica. A autora concluiu que tanto características fotossintéticas, quanto de acúmulo e partição de biomassa, são importantes na ocupação dos micro-habitats pelas espécies e que o crescimento em clareiras pode não ser tão restrito a espécies pioneiras.

Da mesma forma, Ribeiro *et al.* (2005) avaliaram a plasticidade fenotípica das trocas gasosas e fluorescência da clorofila *a* em sete espécies pertencentes a diferentes grupos sucessionais, transferindo plântulas de uma condição de intensidade luminosa média (34 % da luz

solar total, ou cerca de  $600 \mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) para alta intensidade luminosa (pleno sol, ou cerca de  $2000 \mu\text{moles.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). Além de uma maior flexibilidade de respostas das espécies pioneiras, os resultados indicaram que a eficiência quântica efetiva do fotossistema II e a taxa aparente de transporte de elétrons foram mais adequados para a distinção dos grupos sucessionais em intensidade luminosa média, enquanto as taxas de assimilação de  $\text{CO}_2$  e de transpiração foram os parâmetros mais adequados para a distinção dos grupos a pleno sol.

Trabalhos mais focados nos mecanismos de estabelecimento e crescimento de plântulas (autoecologia) são especialmente importantes na definição dos grupos funcionais (Whitmore 1989) pois decifram os mecanismos básicos utilizados pelas diferentes espécies ao longo do processo sucessional.

Incluindo as maiores taxas de mortalidade, o estabelecimento – transição entre o período em que as plântulas apresentam total dependência das reservas oriundas da planta mãe e o estabelecimento do aparato fotossintético, onde a plântula não depende mais de reservas – é uma fase crucial para o sucesso das espécies arbóreas num ambiente florestal (Buckeridge *et al.* 2000, Santos & Buckeridge 2004, Santos *et al.* 2004). Boa parte da seleção dos indivíduos ocorre nesse momento, influenciando de forma importante a composição e a diversidade da floresta.

Para se compreender o ciclo biológico, a regeneração natural e conseqüentemente a classificação de uma espécie em um grupo funcional, é necessário ainda um bom conhecimento quanto à germinação e fisiologia de sementes, à sobrevivência de jovens e suas interações com a abertura de clareiras (Whitmore 1989, Swaine 1996).

Contudo, como citado por Lima (2005) “há carência de informações ecofisiológicas que permitam uma divisão confiável de muitas populações florestais nos diferentes grupos ecológicos. Ainda existe divergência entre autores na classificação ecológica de muitas espécies florestais e a

maioria das divisões propostas até hoje está baseada principalmente no conhecimento empírico dos autores”.

Este problema é ainda mais grave devido ao fato de que na maioria dos processos sucessionais, as espécies que compõem o *continuum* são de grupos distintos e não se sabe ao certo se os parâmetros ecofisiológicos de uma dada espécie podem ser extrapolados para as demais espécies do grupo.

### **1.3. Os grupos funcionais e as mudanças climáticas globais**

Atualmente, a perda e fragmentação de habitats devido às mudanças no uso e cobertura do solo, a invasão das áreas naturais por espécies exóticas, à poluição e o esgotamento dos aquíferos e os altos índices demográficos e de pobreza verificados ao redor do globo aliam-se às altas (e crescentes desde o começo da revolução industrial) taxas de emissão dos gases que provocam o efeito estufa (gás carbônico e metano, principalmente) para compor um quadro de grande ameaça à biodiversidade global, incluindo os seres humanos.

Com o aumento, já registrado, da concentração desses compostos na atmosfera, prevê-se para 2075 o dobro da atual concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> (Alcamo *et al.* 1996) que já é 36 % maior que as maiores concentrações de CO<sub>2</sub> que a atmosfera conteve nos últimos 650.000 anos (Petit *et al.* 1999, Siegenthaler *et al.* 2005 *apud* Körner 2006). Um dos fatores mais importantes para a construção deste cenário é a queima de combustíveis fósseis (petróleo e carvão) para a geração de energia e outras atividades humanas como o desmatamento, as queimadas e a pecuária.

Por ser o CO<sub>2</sub> um dos principais gases componentes do efeito estufa (processo de retenção de calor na atmosfera), espera-se que a temperatura média da Terra aumente entre 1 e 6° C nos próximos 100 anos, derretendo geleiras e calotas polares, alterando correntes marítimas e elevando o nível dos mares. Mudanças climáticas poderão ocorrer tanto em nível regional como global,

causando alterações nos padrões de precipitação (secas ou enchentes), tempestades e furacões (mais numerosos e fortes) e com isso, mais perda e fragmentação de habitats, aumento de doenças tropicais, deslocamentos de zonas agrícolas, aumento na demanda por irrigação e alterações fenológicas (e.g.) com prejuízos ainda imprevisíveis (Peters & Darling 1985, Simms 2006).

Com o aquecimento médio da Terra, teme-se que as espécies animais e vegetais migrem para maiores latitudes e/ou altitudes em busca de temperaturas mais próximas da sua condição natural. Contudo, algumas não devem conseguir devido à rapidez das mudanças climáticas (sobretudo espécies com menor adaptabilidade, ou as árvores, com sua lenta marcha de migração), à escassez de espaços naturais ou à falta de conexão entre as áreas. Hoje em dia, as áreas naturais estão, na sua maior parte, fragmentadas e isoladas umas das outras, sendo invadidas por espécies exóticas e circundadas por uma matriz composta por estradas, cidades, agropecuária, indústrias e outras áreas antrópicas que dificultam o fluxo genético e de indivíduos necessários à manutenção das populações.

Nesse quadro de grande ameaça à biodiversidade, grupos funcionais e espécies-chave são essenciais para a manutenção da resistência e resiliência das florestas (Noss 2001). Para o autor, esforços para identificar tais espécies, grupos funcionais e processos devem ser realizados para todos os tipos de formações florestais e ecossistemas, para que então as técnicas de manejo e restauração, baseadas nesses componentes e nos seus padrões naturais de abundância e distribuição, possam ser colocadas em prática.

Frente ao problema da elevação das concentrações de gases que provocam o efeito estufa na atmosfera, soluções poderão ser encontradas procurando-se alternativas de mecanismos que sequestram CO<sub>2</sub> com maior eficiência ou que então mantenham o carbono capturado por mais tempo. Para encontrarmos tais mecanismos devemos entender melhor quais leis governam o ciclo do carbono na Terra, e estas dependem, de forma considerável, do funcionamento das plantas (Griffin & Seemann 1996, Buckeridge & Aidar 2002, Ometto *et al.* 2005).

Florestas em particular apresentam um grande potencial para seqüestro de carbono, pois são capazes de transformá-lo em biomassa (carboidratos estruturais principalmente) através da fotossíntese. Nesse sentido, não restam dúvidas sobre a importância de se conhecer o funcionamento das espécies e dos diferentes grupos funcionais que compõem uma floresta tropical tão importante e ameaçada como a Mata Atlântica, e como estes se comportarão frente às mudanças previstas para esse século.

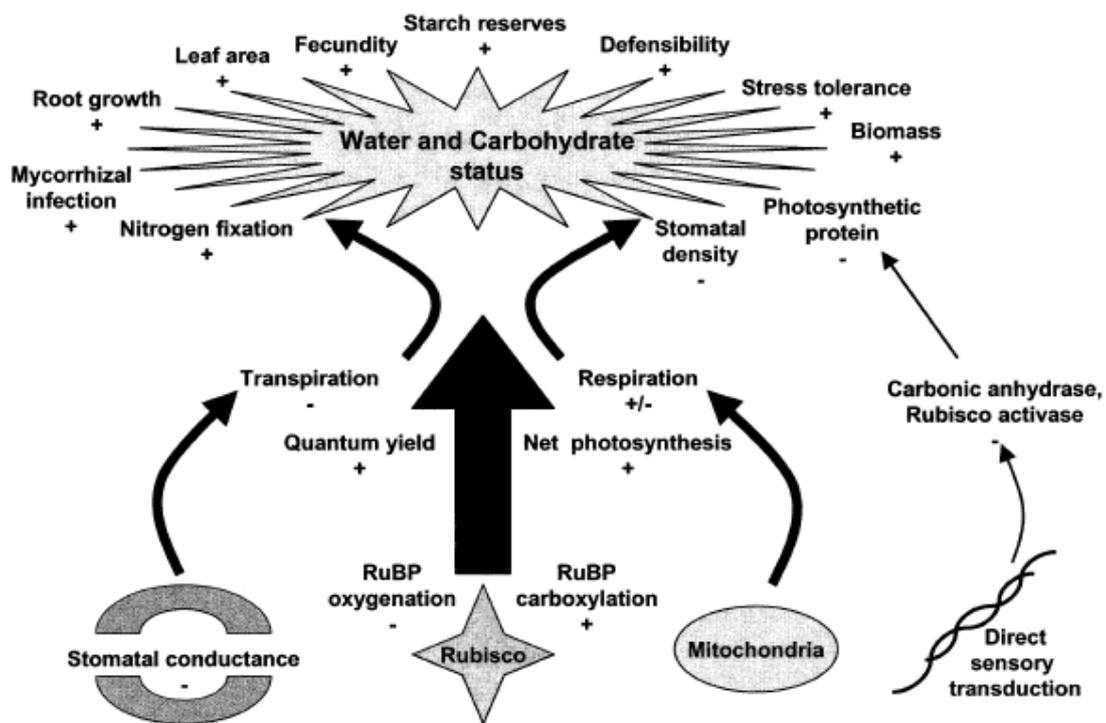
Atualmente, resultados ao nível da planta são aplicados em modelos regionais e globais. Por exemplo, modelos fotossintéticos (Farquhar *et al.* 1980) são usados para prever o ciclo do carbono em ecossistemas terrestres e modelos de condutância estomática (Ball *et al.* 1987) para prever as trocas de energia, água e carbono entre a atmosfera e os continentes. Apesar de extensa, a validade dessas extrapolações ainda não foi muito bem examinada e esbarra em dois problemas principais: a variação inter-específica e a heterogeneidade ambiental (Luo *et al.* 1999). Contribuir para a resolução do primeiro deles (esclarecendo como é essa variação inter-específica) é o que também se espera com esse trabalho.

#### **1.4. As respostas das plantas à uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>**

Embora a literatura a respeito do crescimento e fisiologia de plantas sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> seja vasta (Griffin & Seemann 1996, Ceulemans *et al.* 1999, Pritchard *et al.* 1999, Luo *et al.* 1999, Kerstiens 2001, Poorter & Pérez-Soba 2002, Sage 2002, Ainsworth & Long 2004, Malhi & Phillips 2004, Körner 2006, entre os milhares disponíveis) diretamente pouco se sabe sobre as respostas de espécies arbóreas da Mata Atlântica a esta nova condição. Resultados iniciais são encontrados em Aidar *et al.* (2002), Godoy *et al.* (2005) e Oliveira (2006).

No geral, efeitos diretos desse aumento na concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico são: *i*) aumento de atividade da Rubisco, via estímulo da carboxilação e inibição da oxigenação da RuBP; *ii*)

redução da abertura estomática; *iii*) alteração da respiração mitocondrial; e *iv*) possível redução da transcrição de genes para Rubisco ativase e anidrase carbônica. Indiretamente, ocorre uma alteração no balanço de água e carbono nas plantas, com efeitos secundários sobre o crescimento, partição de recursos e síntese de compostos de defesa como mostra a Figura 1.1. Em alguns casos pode ocorrer aclimação, caracterizada por uma redução no investimento em proteínas relacionadas ao aparato fotossintético (*biochemical downregulation*), o qual se acredita ser modulado pelos níveis foliares de carboidratos em consonância com sinais hormonais das raízes (Sage 2002).



**Figura 1.1.** Sinopse das respostas das plantas a uma elevação da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub>. (+) indica efeitos positivos, (-) indica efeitos negativos (adaptado de Sage 2002).

Quanto à estrutura da planta, o crescimento em CO<sub>2</sub> elevado causa efeitos nos meristemas primários e secundários de ramos e raízes. Divisão, expansão e diferenciação celulares são provavelmente afetados pelo aumento na disponibilidade de sacarose e pela expressão diferencial

de genes envolvendo divisão (ciclinas, p.ex.) e/ou expansão celular (XET, p.ex.) (Pritchard *et al.* 1999).

Maiores áreas foliares, folhas mais espessas (*morphological upregulation*) e mais folhas por planta são normalmente observados, assim como um aumento no comprimento e diâmetro de caules e raízes. Alterações nos padrões de ramificação foram observadas em ambos os órgãos, interferindo diretamente nas interações acima e abaixo do solo (Pritchard *et al.* 1999).

Contudo, baseado no aumento das taxas fotossintéticas por área foliar, o crescimento em massa das plantas é menos estimulado do que o esperado. Em CO<sub>2</sub> elevado as plantas diminuem a área foliar por biomassa, diminuindo relativamente a maquinaria fotossintética e acumulando carboidratos não estruturais (Poorter & Pérez-Soba 2002). Segundo Luo *et al.* (1999) a capacidade fotossintética aumenta somente quando o crescimento adicional do mesófilo ou *morphological upregulation* (caracterizado por células maiores e um número maior de camadas de células na folha) compensa a redução da maquinaria fotossintética ou *biochemical downregulation* (caracterizada por limitação por fósforo, inibição por excesso de carboidratos não estruturais, diluição do nitrogênio, redução da expressão gênica e do conteúdo e atividade da Rubisco).

Mesmo assim, plantas com metabolismo fotossintético do tipo C<sub>3</sub> aumentam em média 47 % (para plantas C<sub>4</sub> o aumento é de 11 %) sua biomassa quando submetidas ao dobro da concentração atual de CO<sub>2</sub> (Poorter & Pérez-Soba 2002) o que faz com que áreas de florestas tropicais tenham um grande potencial para seqüestro de carbono (Houghton *et al.* 1993).

Buscando uma síntese sobre as respostas das florestas tropicais às mudanças globais, Malhi & Phillipis (2004) apresentam os efeitos “negativos” e “positivos” ao nível foliar, da planta e do ecossistema para essas formações vegetais, como mostra a Tabela 1.2.

**Tabela 1.2.** Efeitos do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> atmosférico no crescimento, ecofisiologia e balanço de C em florestas tropicais em nível foliar, da planta e da comunidade ou ecossistema.

↑ - aumento; ↓ - diminuição; ⇔ - correlação (modificado de Malhi & Phillips 2004).

<b>Folhas</b>
<p><u>Efeitos negativos</u>: temperatura ↑ : respiração ↑, fotorrespiração ↑  demanda evaporativa ↑, fechamento estomático ↑ e fotossíntese ↓  consumo de C na emissão de HC voláteis ↑</p> <p><u>Efeitos positivos</u>: fertilização direta da fotossíntese  fotorrespiração ↓  eficiência do uso da água ↑  temperatura ótima para fotossíntese ↑</p>
<b>Planta</b>
<p><u>Efeitos negativos</u>: crescimento devido a outros nutrientes que não carbono (N, P, K, Ca) ↓  temperatura do solo ↑, acidez e alumínio ↑, disponibilidade de nutrientes ↓  aclimatação ↑</p> <p><u>Efeitos positivos</u>: uso do excesso de C acima do solo para aquisição de luz (investimento em folhas e madeira)  uso do excesso de C abaixo do solo para aquisição de nutrientes (desenvolvimento de raízes secundárias ou estabelecimento de relações micossimbiontes)  mineralização do solo ↑, disponibilidade de nutrientes ↑</p>
<b>Comunidade / Ecossistema</b>
<p><u>Efeitos negativos</u>: perturbações ↑, lianas ↑, ganho de biomassa ↓  taxa mais adaptados a perturbações, com madeiras de menor densidade (pioneiras) ↑ (devido a um crescimento e <i>turnover</i> mais rápidos)  temperatura ↑, dessecamento do clima ↑, variabilidades climáticas ↑, fragmentação e degradação florestais ↑, frequência de fogo ↑, taxas de mortalidades ↑</p> <p><u>Efeitos positivos</u>: crescimento ↑, ganho de biomassa ↑, taxas de mortalidade ↓  eficiência de uso da água ↑, tensão na coluna d'água ↓, altura das árvores para uma dada área de secção transversal ↑  dominância de árvores senescentes com altos custos respiratórios ↓ (devido a um crescimento e <i>turnover</i> mais rápidos) acarretando num <i>feedback</i> positivo nas taxas de crescimento da comunidade  balanço de água na floresta ↑, mortalidade por dessecamento e incidência de fogo ↓</p>

Conforme o esperado, plantas de crescimento mais rápido (pioneiras e secundárias iniciais, e.g.) apresentam respostas mais intensas (Poorter & Pérez-Soba 2002). Contudo, Kerstiens (1998, 2001) encontrou maiores aumentos percentuais na assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e na biomassa, menor redução percentual na razão área foliar/biomassa da planta e maior redução no conteúdo de

nitrogênio foliar em espécies mais tolerantes à sombra, isto é, secundárias tardias, sugerindo que essas espécies estariam melhor adaptadas em termos de arquitetura e partição de biomassa e nitrogênio, correlacionadas com a utilização de recursos normalmente limitantes em alto CO<sub>2</sub>, como luz, água e nutrientes.

Plântulas de espécies arbóreas tropicais crescidas sob atmosfera normal e enriquecida com CO<sub>2</sub> na borda de uma floresta tropical no Panamá (solos pobres) não mostraram diferenças no acúmulo de biomassa. Porém, reduções no índice de área foliar e nas concentrações de nitrogênio foliar foram observadas. Espécies secundárias iniciais mostraram maiores aumentos nas taxas fotossintéticas, no conteúdo de amido nas folhas e reduções na razão área foliar / biomassa da planta e as tardias maior aumento na razão C/N. Com base nesses resultados os autores sugerem que as alterações nas concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub> mudarão também a disponibilidade de nutrientes no solo da floresta devido, por exemplo, às reduções na quantidade de nitrogênio nas folhas que serão incorporadas na serrapilheira, principalmente em espécies secundárias tardias (Lovelock *et al.* 1998).

Trechos pouco perturbados de floresta amazônica monitorados durante duas décadas mostram um aumento na dominância e densidade de gêneros de espécies secundárias iniciais (árvores de crescimento rápido, do dossel e emergentes) e um declínio de gêneros de secundárias tardias (árvores de crescimento lento, do subdossel) (Laurance *et al.* 2004).

Tais diferenças nas respostas a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> entre os grupos funcionais (aqui quanto às estratégias de regeneração) devem, em médio e longo prazo, acarretar importantes mudanças na composição específica, na dinâmica, na regeneração, na ciclagem de nutrientes e na estocagem de carbono das florestas (Lovelock *et al.* 1998, Kerstiens 2001, Laurance *et al.* 2004). De forma alarmante, evidências recentes indicam que a elevação da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> tornará a floresta mais dinâmica e um *turnover* mais rápido das árvores pode, em longo prazo, reverter o efeito fertilizante do CO<sub>2</sub>, ao favorecer árvores de ciclo de vida mais

curto, com madeiras de menor densidade (pioneiras, e.g.), reduzindo assim a biomassa de C estocada na floresta (Körner 2004, Malhi & Phillips 2004).

### 1.5. Os objetivos do trabalho

Face ao exposto acima, este trabalho investigou as estratégias ecofisiológicas utilizadas por plântulas de espécies arbóreas da mata atlântica pertencentes a diferentes grupos funcionais, para o seu estabelecimento sob atmosfera ambiente e enriquecida com CO<sub>2</sub>. Para tal, foram escolhidas 5 espécies de Leguminosae. Uma pioneira: *Sesbania virgata* (Cav.) Pers.; três secundárias iniciais: *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake, *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macbr. e *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All.; e uma secundária tardia: *Hymenaea courbaril* L., classificadas segundo Gandolfi *et al.* (1995).

Analisando e comparando as espécies quanto ao crescimento, comportamento fotossintético, acúmulo e partição de biomassa, através de medidas de altura, número de folhas e área foliar, fluorescência da clorofila *a*, trocas gasosas de H<sub>2</sub>O e CO<sub>2</sub> e quantidade de matéria seca de folhas, caules e raízes, buscou-se responder as seguintes perguntas:

- (i) ocorrem diferenças sob alto CO<sub>2</sub> ?
- (ii) as espécies, e os grupos funcionais, apresentam desempenhos diferentes ?
- (iii) existe um gradiente de respostas ao CO<sub>2</sub> elevado em função do gradiente de estratégias de regeneração encontrado ao longo do processo sucessional ?
- (iv) existem espécies tropicais mais suscetíveis, ou com maior potencial de respostas, ao aumento nas concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub> em andamento no planeta ?

## 2. Material & Métodos

### 2.1. O Material Vegetal

As espécies escolhidas foram:

- *Sesbania virgata* (Cav.) Pers.– feijão-do-mato, saranzinho  
Leguminosae – Papilionoideae

PIONEIRA

- *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake – guapuruvú  
Leguminosae – Caesalpinioideae

- *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) J.F.Macbr. – pau-jacaré  
Leguminosae – Mimosoideae

SECUNDÁRIAS  
INICIAIS

- *Dalbergia nigra* (Vell.) Fr. All. – jacarandá-da-bahia  
Leguminosae – Papilionoideae

- *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Heyne) Lee & Lang  
jatobá – Leguminosae – Caesalpinioideae

SECUNDÁRIA TARDIA

As espécies foram definidas com base no conhecimento detido pelo grupo de pesquisa sobre os mecanismos de estabelecimento das plântulas de leguminosas, principalmente em relação ao papel dos carboidratos de reserva de parede celular de endospermas e cotilédones em sementes, e plântulas, de leguminosas nativas da Mata Atlântica.

As espécies dessa família contêm sementes com características quanto à composição e localização das reservas de carbono que permitem inferir diferentes estratégias de adaptação para sua germinação e estabelecimento.

*Sesbania virgata* é uma espécie pioneira que possui como principal reserva de carbono o galactomanano, que se localiza no endosperma e é mobilizado após a germinação (Buckeridge & Dietrich, 1996). *Schyzolobium parahyba* é uma espécie secundária inicial que possui um endosperma com grande quantidade de galactomanano, o mesmo polissacarídeo de reserva que ocorre em *S. virgata*. *Piptadenia gonoacantha* apresenta função ecológica similar a *Schyzolobium parahyba*, porém não possui grandes quantidades de reserva de carbono, quer na forma de lipídeos, amido ou ainda na forma de polissacarídeos de parede celular (Aidar *et al.* submetido). Sua estratégia de adaptação parece estar relacionada a um estabelecimento rápido do aparato fotossintético, provendo a plântula do carbono necessário para o crescimento inicial. *Dalbergia nigra*, por sua vez, é uma espécie secundária inicial que contém lipídeos como principal reserva de carbono (Borges *et al.* 2000; Ferraz-Grande & Takaki 2001). *Hymenaea courbaril* é uma espécie secundária tardia e tem como principal reserva de carbono para o crescimento inicial das plântulas o xiloglucano, um polissacarídeo de reserva de parede celular que, neste caso, está nos cotilédones (Tiné *et al.*, 2000).

Levou-se em conta o tipo de reserva contida na semente no conjunto das plantas estudadas a fim de se discutir, em futuros trabalhos, o papel dos compostos de reserva no estabelecimento de plantas pertencentes a diferentes guildas de regeneração.

Além do conhecimento detido pelo grupo sobre a mobilização de reservas contidas nas sementes das espécies estudadas, foram escolhidas 5 espécies da família – Leguminosae – devido a importância da mesma em termos ecológicos e respeitando a abordagem intrafilética mencionada na introdução e discutida no item 4 (Discussão).

A classificação dos grupos funcionais, ou mais especificamente, a definição das guildas ou das estratégias de regeneração das espécies, foi baseada em Gandolfi *et al.* (1995). Nesse trabalho são identificados três grupos: Espécies Pioneiras – especializadas em ocupar grandes clareiras, requerem luz para germinar e crescer, intolerantes a sombra; Espécies Secundárias Iniciais –

especializadas em ocupar clareiras médias, podem germinar sob o dossel, porém requerem luz para crescer, alcançar o dossel e amadurecer; e Espécies Secundárias Tardias – especializadas em clareiras pequenas e subosque da floresta, não requerem necessariamente luz para germinar e se desenvolver, podem permanecer no subosque ou alcançar o dossel.

Os dados apresentados para *Hymenaea courbaril* fazem parte do projeto “Mecanismos de estabelecimento e adaptação de plântulas de jatobá (*Hymenaea courbaril* L. e *Hymenaea stigonocarpa* Mart.) na Mata Atlântica e no Cerrado”, programa Edital Universal CNPq, coordenado pelo Prof. Dr. Marcos Silveira Buckeridge (Dep. de Botânica, IB-USP) e desenvolvido pelo grupo de pesquisa.

## **2.2. A obtenção do material vegetal**

As sementes das espécies estudadas foram coletadas em matrizes no Instituto de Botânica (*S. virgata* e *D. nigra*) e no município de Iporanga, SP (*P. gonoacantha* e *S. parahyba*) ou foram adquiridas na Seção de Sementes do Instituto Florestal – SMA (*H. courbaril*).

A germinação das sementes ocorreu em B.O.D. a 25°C sob luz contínua. Como padrão, definiu-se o início do processo de embebição como  $t_0$  para contagem do tempo de vida das plantas. Este ocorreu em bandejas com papel de filtro (*P. gonoacantha* e *D. nigra*) ou vermiculita (*S. virgata*, *S. parahyba* e *H. courbari*).

Após a germinação das sementes, as plântulas foram transferidas para vasos de 3 – 7 litros com substrato areia 2:3 vermiculita, regados a cada 10 dias com solução nutritiva de Hoagland. Entre 7 e 24 dias após o início da embebição, os vasos contendo de 2 a 5 plântulas (dependendo da espécie) foram transferidos para as Câmaras de Topo Aberto, descritas a seguir.

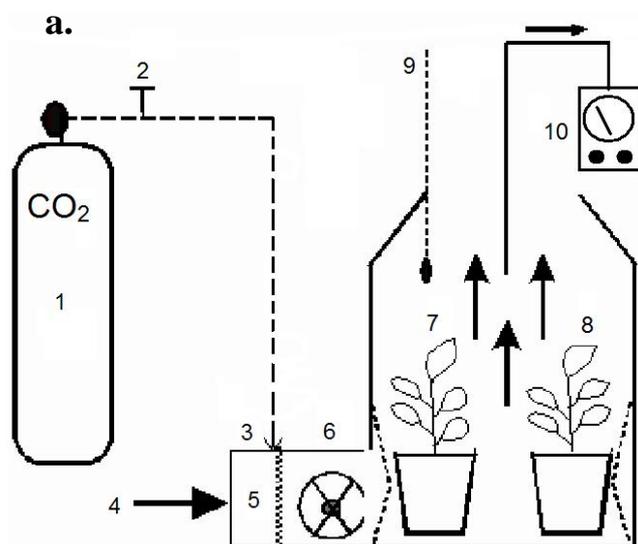
### 2.3. As condições de crescimento

Para o experimento, as plântulas foram cultivadas em Câmaras de Topo Aberto com e sem enriquecimento com CO<sub>2</sub>. Estas foram construídas dentro de uma estufa na Seção de Fisiologia e Bioquímica de Plantas do Instituto de Botânica, com estrutura de alumínio, cobertura de plástico PVC e medindo 1,20 m de diâmetro e 1,50 m de altura, conforme esquema descrito por Aidar *et al.* 2002 (Figura 2.1). Metade das câmaras (duas) receberam injeção de ar ambiente (360 – 370 ppm de CO<sub>2</sub>), simbolizadas por **360 ppm** e metade (duas) ar ambiente enriquecido com CO<sub>2</sub>, de modo a manter uma concentração ambiente no interior da câmara de cerca de 720 ± 50 ppm de CO<sub>2</sub>, simbolizadas por **720 ppm**. As fontes de CO<sub>2</sub> utilizadas foram cilindros pressurizados com 99,8 % de CO<sub>2</sub>, 58,3 KgF.cm<sup>-2</sup> (AGA Gases S.A.). O tempo de renovação completa do ar verificado para as câmaras foi de c.a. de 60 segundos. A concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> nas câmaras foi monitorada diariamente através de um medidor manual de CO<sub>2</sub> Testo 535 (variação ± 50 ppm).

Nos grupos de plântulas estudadas foram observadas condições como sombreamento, regas (periodicidade e aplicação de solução nutritiva), reposicionamento dos vasos, substrato, temperatura, intensidade luminosa incidente e umidade relativa do ar de tal forma que as condições de crescimento nos diferentes tratamentos foram as mais homogêneas possíveis.

Os experimentos se desenvolveram durante o verão de 2003/2004 e 2004/2005 (Tab. 2.1), com fotoperíodo natural (13,5 hs) e incidência de 35 % do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos externo para *Sesbania virgata* e 25 % para as demais espécies (máximos cerca de 725 e 525 μmol fótons.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>, respectivamente). Apesar de diferente das condições de pleno sol, essa foi a quantidade de luz permitida pelas condições experimentais (Figura 2.1.b). Além disso, embora não significativos, aumentos de 20 % no incremento de biomassa em CO<sub>2</sub> elevado foram obtidos em condições de luz sub-ótimas, em relação às ótimas (Poorter & Pérez-Soba 2001) compensando de

certa forma a média (e não baixa) luz incidente nos experimentos. A temperatura do ar nas câmaras variou entre 20 e 28° C e a umidade relativa entre 50 e 70 %.



**Figura 2.1.** (a) Esquema do sistema das câmaras de topo aberto (CTA) utilizadas para o crescimento das plântulas: 1 – cilindro de CO<sub>2</sub>; 2 – válvula; 3 – tubulação; 4 – tomada de ar externo; 5 – filtro de partículas em suspensão; 6 – ventilador; 7 e 8 – plântulas; 9 – termômetro; 10 – sensor de CO<sub>2</sub> (adaptado de Aidar et al. 2002); (b) Posicionamento das CTAs no local de estudo.

#### 2.4. O delineamento experimental

Foram montadas 4 câmaras de topo aberto, 2 controle, 2 com atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>. A cada período de experimento (Tabela 2.1), as plântulas eram numeradas e os vasos distribuídos pelas câmaras (Tabela 2.2). A cada 7-12 dias todas as plantas eram avaliadas quanto ao seu crescimento e 4-10 plantas eram sorteadas para medidas de fotossíntese pontual e coleta para biomassa (ver Ítem 2.5). No final dos experimentos, com duração entre 60 e 80 dias, foram

realizadas curvas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> em função da luz (curvas A x FFFA) e da concentração de CO<sub>2</sub> (curvas A x Ci) na câmara para folhas do aparelho (LI-6400, Li-Cor, Inc.).

**Tabela 2.1.** Os períodos de experimento e as respectivas plantas estudadas.

Período	Espécies estudadas
Outubro a Dezembro de 2003	<i>Piptadenia gonoacanha</i>
Janeiro a Março de 2004	<i>Schizolobium parahyba</i> <i>Dalbergia nigra</i>
Outubro a Dezembro de 2004	<i>Hymenaea courbaril</i>
Janeiro a Março de 2005	<i>Sesbania virgata</i>

**Tabela 2.2.** Número inicial (n<sub>i</sub>) de plantas avaliadas por espécie.

sp	n <sub>i</sub>
<i>Sesbania virgata</i>	120 (5 pls. / vaso)
<i>Schizolobium parahyba</i>	60 (2 pls. / vaso)
<i>Piptadenia gonoacanha</i>	101 (4 pls. / vaso)
<i>Dalbergia nigra</i>	89 (4 pls. / vaso)
<i>Hymenaea courbaril</i>	176 (4 pls. / vaso)

## 2.5. Os parâmetros avaliados

a. Crescimento – Em cada planta foram medidos a altura a partir do substrato (h, em cm), o número de folhas (NF, em unidades) e a área foliar (AF, em cm<sup>2</sup>) com a ajuda de uma régua milimetrada. Com os dados de altura foram calculadas as taxas de crescimento relativo médias (TCR<sub>med</sub>), segundo a fórmula:

$$\text{TCR}_{\text{med}} = \frac{\text{Ln} (h_{\text{med}})_2 - \text{Ln} (h_{\text{med}})_1}{t_2 - t_1} \quad (\text{em cm.cm}^{-1}.\text{dia}^{-1})$$

sendo que,  $h_{\text{med}}$  é a altura média da população de dados (transformados por Ln como recomendado por Hoffmann & Poorter 2002),  $t$  são os dias após a embebição e os subscritos 1 e 2 duas coletas consecutivas (abordagem clássica).

A área foliar (AF) de cada planta foi obtida através da soma da área de todas as suas folhas. Considerando-se que as folhas das espécies estudadas são compostas, a área de cada folha (F) é a soma da área de todas as suas pinas. Dessa forma, para cada folha mediu-se o comprimento ( $C_{\text{pina}}$ ) e a largura ( $L_{\text{pina}}$ ) de cada pina. Esse produto  $C_{\text{pina}} \cdot L_{\text{pina}}$  foi multiplicado por um fator de correção ( $F_c$ ) para se obter a área real da pina, e conseqüentemente da folha. A área da pina seria então:

$$A_{\text{pina}} = C_{\text{pina}} \cdot L_{\text{pina}} \cdot F_c$$

Sendo que,  $A_{\text{pina}}$  é a área da pina,  $C_{\text{pina}}$  é o comprimento da pina medida com régua,  $L_{\text{pina}}$  a largura da pina medida com régua e  $F_c$  o fator de correção, correspondente a inclinação da reta ajustada a dispersão dos pontos cujas abscissas são  $C_{\text{pina}} \cdot L_{\text{pina}}$  e as ordenadas  $A_{\text{pina real}}$  obtida por digitalização e mensuração digital de pinas selecionadas especialmente para esse fim, i.e., elaboração da curva de correção para área foliar.

A área da folha (F) seria então:

$$F = \sum A_{\text{pina}}$$

E área foliar de cada planta (AF) seria:

$$\text{AF} = \sum F$$

Dos valores obtidos para cada planta foram calculados os valores médios para cada espécie, parâmetro e tratamento em cada momento de coleta.

**b. *Fotossíntese*** – A fotossíntese foi avaliada através da fluorescência da clorofila *a* e das trocas gasosas de  $\text{CO}_2$  e  $\text{H}_2\text{O}$ , medidos sempre entre 9h30 e 15h30.

Para as medidas de fluorescência da clorofila *a* foi utilizado um fluorômetro portátil, modelo PAM 2000, da Walz e para as trocas gasosas um sistema de medidas portátil, modelo LI-6400, da Li-Cor, Inc.

De forma a verificar ocorrência de fotoinibição dos fotossistemas, a emissão de fluorescência da clorofila *a* foi avaliada através de medidas pontuais ao longo do experimento (1 medida por folha, 5-13 folhas por espécie por tratamento) da eficiência quântica potencial do fotossistema II (razão  $F_v/F_m$ ), calculada através da seguinte fórmula:

$$F_v/F_m = \frac{F_m - F_o}{F_m}$$

Sendo que,  $F_m$  é a fluorescência máxima e  $F_o$  a fluorescência mínima de folhas adaptadas ao escuro por 10 minutos (ver Anexo 1 para o ajuste do aparelho para cada espécie).

As trocas gasosas foram avaliadas através de medidas pontuais, ao longo do experimento, da taxa de assimilação líquida de  $\text{CO}_2$  ( $A$ , em  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), da condutância estomática ( $g$ , em  $\text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), da taxa de transpiração de água ( $E$ , em  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), pela eficiência de transpiração instantânea ( $\text{ETI} = A/E$ , em  $\text{mmolCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ), pela eficiência intrínseca do uso da água ( $\text{EUA}_i = A/g$ , em  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ) e pela razão  $C_i/C_a$  (concentração intercelular de  $\text{CO}_2$ /concentração ambiente de  $\text{CO}_2$ ).

Para essas medidas foram utilizadas luz saturante ( $\text{FFFA}_{\text{sat}}$ ) e concentração de  $\text{CO}_2$  igual ao do tratamento, ou seja, 360 ou 720 ppm. O fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante ( $\text{FFFA}_{\text{sat}}$ ) foi calculado previamente (através de curvas  $A \times \text{FFFA}$ , mencionadas a seguir) para cada espécie nas próprias plântulas e os valores utilizados estão apresentados na Tabela 2.3. As medidas, 1-10 pontos por folha, 3-10 folhas por espécie (indivíduos diferentes), por tratamento, foram realizadas em estado estável e temperatura da folha em torno dos  $25^\circ \text{C}$ , sempre na última folha totalmente expandida de cada plântula. As equações utilizadas seguem von Caemmerer & Farquhar (1981).

**Tabela 2.3.** Valores de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante (FFFA<sub>sat</sub>, em  $\mu\text{mol fótons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) utilizados para cada espécie.

	<i>Sesbania virgata</i>	<i>Schizolobium parahyba</i>	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Hymeneae courbaril</i>
FFFA <sub>sat</sub>	900	500	300	300	400

Para a assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A), a eficiência de transpiração instantânea (ETI) e a eficiência intrínseca de uso da água (EUAI), foram calculados valores médios para o experimento com cada espécie em cada tratamento (A<sub>med</sub>, ETI<sub>med</sub>, EUAI<sub>med</sub> – média das médias pontuais) e o incremento percentual médio observado nas plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> em relação ao CO<sub>2</sub> ambiente (%<sub>inc med</sub> – média do incremento percentual calculado em cima das médias pontuais) para cada um dos parâmetros.

No final do experimento foram realizadas com cada espécie curvas da taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> em função do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (curva A x FFFA) e em função da concentração de CO<sub>2</sub> na câmara do aparelho, associada à concentração intercelular de CO<sub>2</sub> no mesofilo (curva A x Ci) (Anexo 2). Metodologias descritas em Bloom *et al* (1980) e Long & Bernacchi (2003).

Para calcular os parâmetros obtidos a partir das curvas de luz (A x FFFA) foi utilizada a equação da hipérbole não retangular, como indicado por Long & Hällgren (1993):

$$A = \frac{\Phi.FFFA + A_{\max B} - \sqrt{[(\Phi.FFFA + A_{\max B})^2 - 4.\Theta.\Phi.FFFA.A_{\max B}]}{2.\Theta} - R_e$$

Sendo que, A é a taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $\mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ),  $\Phi$  o rendimento quântico aparente ( $\text{molCO}_2.\text{mol fótons}^{-1}$ ), FFFA o fluxo de fótons fotossinteticamente ativos ( $\mu\text{mol}$

fótons.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>),  $A_{\max}$  a assimilação bruta máxima ( $\mu\text{molCO}_2\text{.m}^{-2}\text{.s}^{-1}$ ),  $\Theta$  a convexidade (sem dimensões) e  $R_e$  a taxa de respiração no escuro ( $\mu\text{molCO}_2\text{.m}^{-2}\text{.s}^{-1}$ ).

O rendimento quântico aparente utilizado foi 0,048 para o tratamento de 360 ppm e 0,072 para o tratamento de 720 ppm. Apesar destes valores serem menores que os calculados por Long & Drake (1991), eles apresentaram melhor concordância com os dados obtidos experimentalmente. No trabalho citado acima o rendimento quântico é calculado com base na luz absorvida, maior que o rendimento quântico aparente. Essa diferença ocorre porque nem toda luz que incide na folha é absorvida pelos pigmentos fotossintéticos.

A convexidade ( $\Theta$ ), termo exigido pelo modelo da hipérbole não retangular, foi calculada de acordo com o melhor ajuste aos pontos. O ponto de saturação de luz ( $FFF A_{\text{sat}}$ ) foi calculado como a intensidade do fluxo de fótons fotossinteticamente ativos necessária para atingir  $0,9.A_{\max}$ , sendo nesse caso  $A_{\max}$  o maior valor da taxa de assimilação líquida encontrado na curva.

Para calcular a taxa de carboxilação máxima da enzima Rubisco, saturada de ribulose 1,5 bisfosfato ( $V_{c \max}$ , em  $\mu\text{molCO}_2\text{.m}^{-2}\text{.s}^{-1}$ ) e a taxa de transporte máximo de elétrons resultante da carboxilação da ribulose 1,5 bisfosfato ( $J_{c \max}$ , em  $\mu\text{mol e}^{-}\text{.m}^{-2}\text{.s}^{-1}$ ), obtidos a partir das curvas de taxa de assimilação líquida em função da concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  (curvas  $A \times C_i$ ), foi utilizado o modelo bioquímico de folhas elaborado por Farquhar *et al* (1980), von Caemmerer & Farquhar (1981), Farquhar & von Caemmerer (1982) e sintetizado em von Caemmerer (2000).

De acordo com estes autores a taxa de assimilação líquida pode ser expressa pela seguinte fórmula:

$$A = \frac{(1 - \Gamma^*) \cdot V_c}{C_i} - R_m$$

Sendo  $\Gamma^*$  o ponto de compensação de  $\text{CO}_2$  na ausência de respiração no escuro,  $V_c$  a taxa de carboxilação,  $C_i$  a concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  no mesofilo e  $R_m$ , a taxa de respiração mitocondrial que continua na luz.

A baixos valores de  $C_i$  ( $< 200$ ) a taxa de assimilação líquida de  $CO_2$  é limitada pela atividade da RUBISCO e a  $C_i$  maiores pela taxa de transporte de elétrons. Como os dados não apresentaram um declínio da assimilação em alto  $C_i$ , característico de uma limitação pela utilização de trioses fosfato (Sharkey 1985, von Caemmerer 2000), a taxa de assimilação líquida de  $CO_2$  pode ser expressa pela fórmula:

$$A = \min \{A_c, A_j\}$$

Sendo que, a taxa de assimilação líquida de  $CO_2$  limitada pela RUBISCO ( $A_c$ ) é descrita pela equação:

$$A_c = \frac{V_{c \max} \cdot (C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c \cdot (1 + O_2/K_o)} - R_m$$

E a taxa de assimilação líquida de  $CO_2$  limitada pela taxa de transporte de elétrons ( $A_j$ ) é descrita pela equação:

$$A_j = \frac{J_{\max} \cdot (C_i - \Gamma^*)}{4 \cdot C_i + 8 \cdot \Gamma^*} - R_m$$

Sendo  $\Gamma^*$  é o ponto de compensação de  $CO_2$  na ausência de respiração no escuro,  $K_c$  a constante cinética da reação de carboxilação da RUBISCO,  $K_o$  a constante cinética da reação de oxigenação da RUBISCO,  $O_2$  a pressão parcial de  $O_2$  ( $molO_2 \cdot mol^{-1}$ ),  $R_m$  a taxa de respiração mitocondrial que continua na luz.

Os valores das constantes cinéticas da reação de carboxilação ( $K_c$ ) e da reação de oxigenação ( $K_o$ ) da enzima RUBISCO utilizados foram:  $K_c$   $404 \mu molCO_2 \cdot mol^{-1}$ ,  $K_o$   $248 mmolO_2 \cdot mol^{-1}$  a  $25^\circ C$  (von Caemmerer 2000). Para corrigir as constantes cinéticas em função da temperatura medida na folha em graus Celcius ( $T_m$ ) foi utilizada a equação de Arrhenius (von Caemmerer 2000):

$$K_c(T_m) = K_{c\ 25} \cdot e^{(59400(T_m - 25) / (8,314 \cdot 298,15 \cdot (T_m + 273,15)))}$$

$$K_o(T_m) = K_{o\ 25} \cdot e^{(36000(T_m - 25) / (8,314 \cdot 298,15 \cdot (T_m + 273,15)))}$$

Sendo  $K_{c\ 25}$  o valor de  $K_c$  a 25° C,  $K_{o\ 25}$  o valor de  $K_o$  a 25° C, 59400 e 36000 J.mol<sup>-1</sup> a energia de ativação das respectivas constantes e 8,314 J.K<sup>-1</sup>.mol<sup>-1</sup> a constante universal dos gases (von Caemmerer 2000).

O valor do ponto de compensação de CO<sub>2</sub> na ausência de respiração no escuro ( $\Gamma^*$ ) foi de 36,9  $\mu\text{mol.mol}^{-1}$  a 25° C, corrigido para temperatura conforme Brooks & Farquhar (1985):

$$\Gamma^*(T_m) = \Gamma^*_{25} + 1,88 \cdot (T_m - 25) + 0,036 \cdot (T_m - 25)^2$$

**c. Biomassa** – O acúmulo e partição de biomassa foram avaliados através da massa seca total da planta (MS, em g), razão raiz : parte aérea (R/PA, massa seca da raiz / massa seca do caule + folhas) e porcentagens de biomassa da raiz, do caule e das folhas em relação à planta toda, como sugerido por Körner (1994) e Poorter & Nagel (2000). A massa seca foi determinada em balança analítica (precisão 0,0001 g).

Dos valores obtidos para cada planta foram calculados os valores médios para cada espécie, parâmetro e tratamento, em cada momento de coleta.

Após a coleta dos vasos as plantas eram separadas nos seus três compartimentos (raiz, caule e folhas) e congeladas em nitrogênio líquido, permanecendo congeladas a -20° C até o momento da desidratação. Esta se deu em estufa a 60° C, até atingirem massa seca constante.

**d. Parâmetros compostos** – Para uma melhor análise do investimento em tecido fotossintético foram calculados alguns parâmetros que levam em conta a área foliar total da planta, a massa seca de suas folhas e da planta toda. Foram eles: a área foliar específica (AFE, em cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>),

a massa foliar específica (MFE, em mg.cm<sup>-2</sup>) e a razão de área foliar (RAF, em cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>), calculados segundo as fórmulas:

$$AFE = \frac{AF_{med}}{MS_{folhas\ med}} \qquad RAF = \frac{AF_{med}}{MS_{med}}$$

$$MFE = \frac{MS_{folhas\ med}}{AF_{med}}$$

sendo que,  $AF_{med}$  é a área foliar total média de um dado conjunto de plantas de uma dada espécie,  $MS_{folhas\ med}$  a massa seca de folhas média do mesmo conjunto de plantas e  $MS_{med}$  a massa seca da planta toda média do mesmo conjunto.

## 2.6. A análise dos dados e tratamentos estatísticos

Os resultados obtidos foram apresentados conforme a ordem do texto acima: *Crescimento*, *Comportamento Fotossintético*, *Biomassa* e *Parâmetros Compostos* e o nome das espécies foi abreviado conforme a Tabela 2.4.

**Tabela 2.4.** Abreviaturas utilizadas para as espécies

Sp	abreviatura
<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Pers.	<i>Sesb</i>
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) Blake	<i>Schi</i>
<i>Piptadenia gonoacantha</i> (Mart.) J.F.Macbr.	<i>Pipt</i>
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Fr. All.	<i>Dalb</i>
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	<i>Hyme</i>

Inicialmente as espécies foram avaliadas no seu comportamento ao longo do experimento. Em seguida foram feitas as comparações entre os diferentes tratamentos com CO<sub>2</sub> (360 ppm – atmosfera ambiente, 720 ppm – atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>) e por fim são ressaltadas as diferenças entre as espécies.

Estas foram apresentadas na ordem em que foram classificadas segundo o sistema adotado (Gandolfi *et al.* 1995), sendo *Sesbania virgata* (uma espécie pioneira) a primeira e *Hymenaea courbaril* (uma espécie secundária tardia) a última. Refletindo o *continuum* estabelecido entre os extremos, situaram-se em posições intermediárias as espécies *Schizolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha* e *Dalbergia nigra*, alternando suas colocações no gradiente sucessional conforme o parâmetro avaliado.

As análises estatísticas foram realizadas com o auxílio do programa *WinSTAT® for Microsoft® Excel*, versão 2001.1 (Robert K. Fitch© 2001). No caso das comparações entre os dois tratamentos (360 e 720 ppm de CO<sub>2</sub>, a planta como unidade amostral) foi aplicado o Teste-t (independente), com  $p < 0,05$ . No caso das comparações das médias dos diferentes parâmetros ao longo do experimento para cada espécie e cada tratamento, ou da porcentagem de biomassa de raiz, caule e folhas em relação à planta toda, foram aplicadas Análises de Variância (ANOVA). A homocedasticidade (homogeneidade de variâncias) dos dados foi avaliada segundo o teste de Bartlett e os testes *a posteriori* foram realizados segundo o método LSD (*Least Significant Difference*,  $p < 0,05$ ).

Os dados de altura e área foliar foram padronizados por  $\ln (xi + 1)$  a fim de se obter homocedasticidade para as ANOVAs ao longo do experimento. Fv/Fm também, quando não se obteve a homogeneidade de variâncias com os dados brutos. Mesmo assim, a homocedasticidade não foi obtida para todos os casos (Tab. 2.5).

**Tabela 2.5.** Casos em que a homocedasticidade (homogeneidade de variâncias) não foi alcançada, mesmo com padronização por  $\ln (x_i + 1)$ .

<b>Sp</b>	<b>casos sem homocedasticidade</b>
<i>Sesbania virgata</i>	- área foliar, tratamentos 360 e 720 ppm
<i>Schizolobium parahyba</i>	- área foliar, tratamento 360 ppm - Fv/Fm, tratamentos 360 e 720 ppm - % de massa seca para R, C e F, tratamento 720 ppm
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	- altura, tratamento 360 ppm - área foliar, tratamento 360 ppm - Fv/Fm, tratamento 720 ppm
<i>Dalbergia nigra</i>	- altura, tratamento 720 ppm - área foliar, tratamento 360 ppm - Fv/Fm, tratamento 720 ppm
<i>Hymenaea courbaril</i>	- Fv/Fm, tratamento 360 ppm

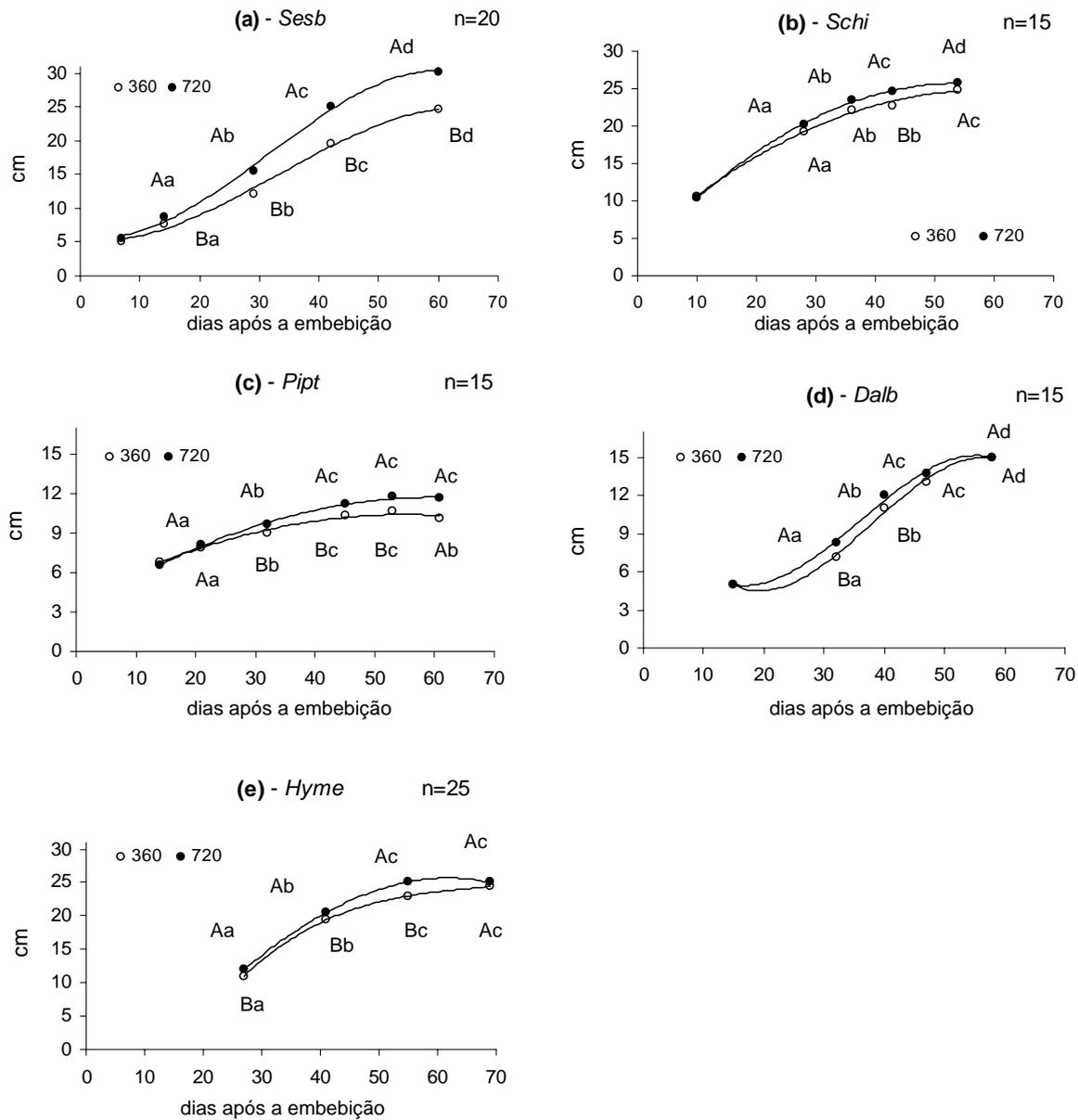
### 3. Resultados

Os resultados obtidos são apresentados na seguinte ordem: *Crescimento*, *Comportamento Fotossintético*, *Biomassa* e *Parâmetros Compostos*. Conforme mencionado no Ítem 2.6, as espécies são inicialmente avaliadas no seu comportamento ao longo do experimento. Em seguida são feitas as comparações entre os diferentes tratamentos com CO<sub>2</sub> (atmosfera ambiente – c.a. 360 ppm / atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> – c.a. 720 ppm) e posteriormente são ressaltadas as diferenças entre as espécies.

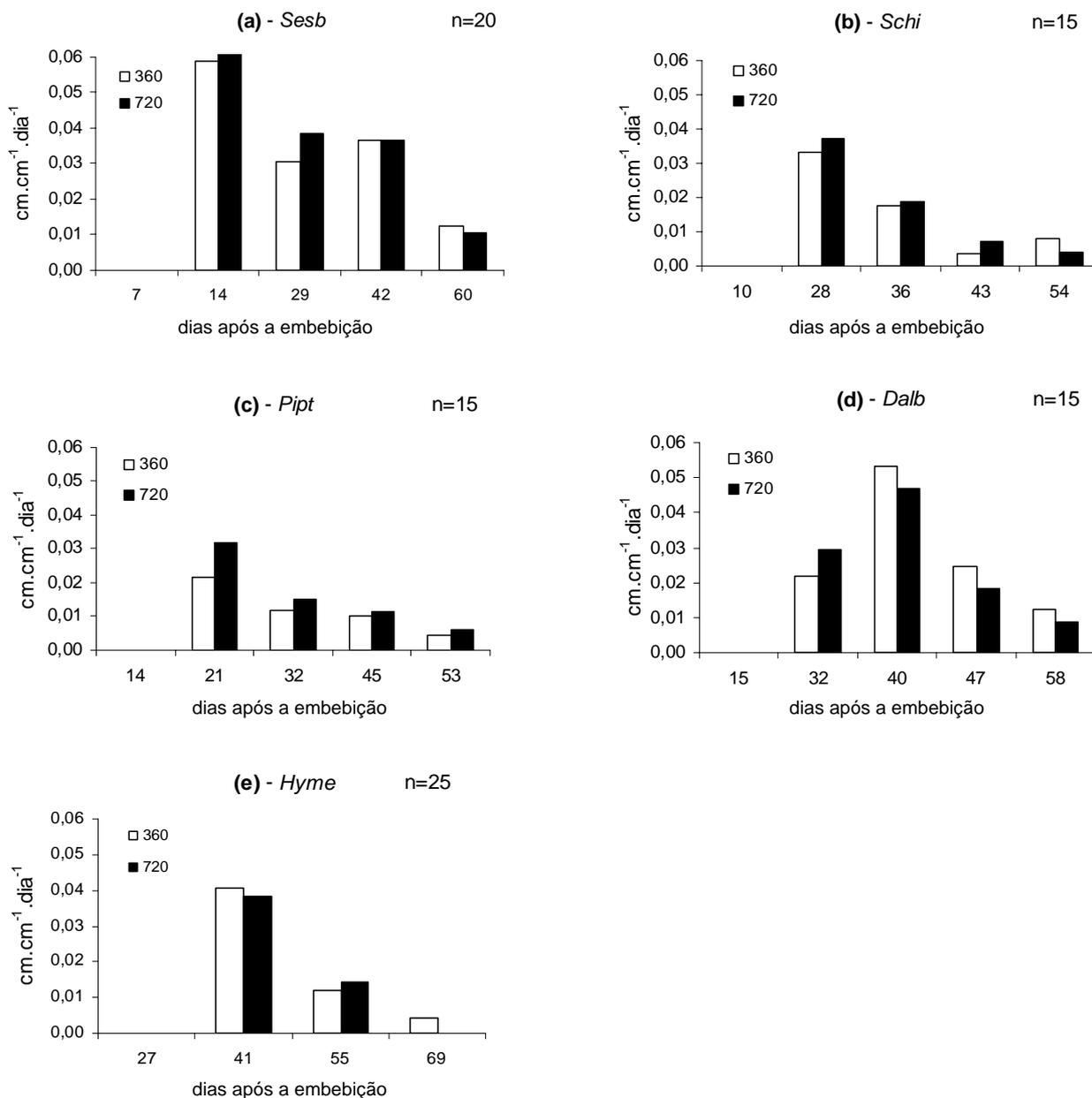
#### 3.1. Crescimento

Todas as espécies mostraram crescimento em altura significativo ao longo do experimento. Diferenças entre os dois tratamentos com CO<sub>2</sub> apareceram em todas as espécies, principalmente nos estágios iniciais da fase de estabelecimento. *Sesbania virgata* (*Sesb*) apresentou as maiores diferenças entre os tratamentos e as maiores alturas, seguida por *Schizolobium parahyba* (*Schi*) e *Hymenaea courbaril* (*Hyme*) (Fig. 3.1).

Ao longo do experimento as espécies decresceram suas taxas de crescimento relativo médio. No geral, as plantas crescidas em CO<sub>2</sub> elevado apresentaram maiores valores no início e menores no final dos experimentos, com exceção de *Piptadenia gonoacantha* (*Pipt*). *Sesbania virgata* (*Sesb*) e *Dalbergia nigra* (*Dalb*) apresentaram as maiores taxas e *Piptadenia gonoacantha* (*Pipt*) as menores, o que refletiu nas menores alturas alcançadas pela última (Fig. 3.2).



**Figura 3.1.** Valores médios para altura (cm) ao longo do experimento em plântulas de (a) *Sesbania virgata*, (b) *Schizolobium parahyba*, (c) *Piptadenia gonoacantha*, (d) *Dalbergia nigra* e (e) *Hymenaea courbaril* crescidas sob atmosfera natural (360 ppm - ○) ou enriquecida (720 ppm - ●) com CO<sub>2</sub>. Letras maiúsculas compararam os tratamentos e as letras minúsculas ao longo do experimento.

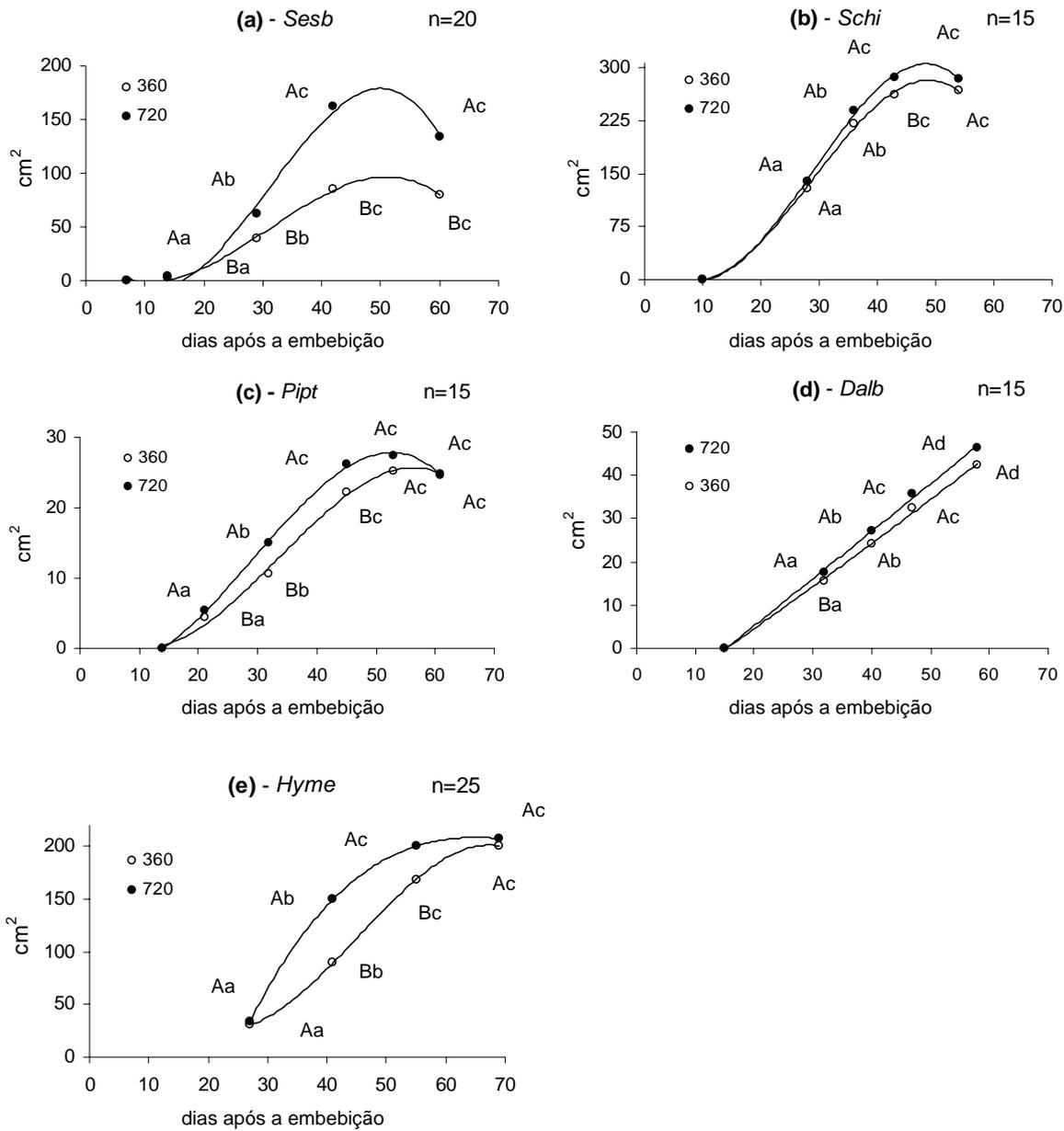


**Figura 3.2.** Taxa de crescimento relativa média (cm.cm<sup>-1</sup>.dia<sup>-1</sup>) ao longo do experimento em plântulas de (a) *Sesbania virgata*, (b) *Schizolobium parahyba*, (c) *Piptadenia gonoacantha*, (d) *Dalbergia nigra* e (e) *Hymenaea courbaril* crescidas sob atmosfera natural (360 ppm - □) ou enriquecida (720 ppm - ■) com CO<sub>2</sub>.

Com relação à área foliar as espécies mostraram aumentos significativos ao longo do experimento. Uma estagnação da área foliar média por planta foi observada no final do experimento, exceto para *Dalb*. Em *Sesb*, o tratamento com CO<sub>2</sub> elevado acelerou a queda dos cotilédones no início do experimento (Figura 4.1) e retardou a infecção por fungo ao final, de forma significativa em ambos os casos (Figura 4.2). As maiores diferenças para área foliar entre os tratamentos ocorreram em *Sesb* e *Hyme*. Nessas espécies, as plantas crescidas em CO<sub>2</sub> elevado apresentaram o dobro da área foliar em alguns pontos ao longo do experimento. *Schi* mostrou a maior área foliar média por planta, seguida de *Hyme* e *Sesb* (Fig. 3.3)

O número de folhas evoluiu de forma uniforme, e sem diferenças significativas, ao longo do experimento para todas as espécies nos dois tratamentos. *Sesb*, a espécie pioneira, chegou a um maior número de folhas antes das outras espécies. Observou-se ainda que, em torno dos 40 dias após o início da embebição, o número de folhas formadas decresce ao longo do gradiente de estratégias de regeneração estudado, conforme mostra a Tabela 3.1.

A Tabela 3.2 apresenta um panorama geral do porte (altura, número de folhas e área foliar) das plantas no final dos experimentos. Embora diferenças significativas para altura (Fig. 3.1) e área foliar (Fig. 3.3) entre os dois tratamentos com CO<sub>2</sub> tenham sido identificados para todas as espécies, apenas os dois extremos do gradiente de estratégias de regeneração mostraram diferenças estatisticamente significativas na fase final. *Sesb* e *Schi* (seguidas de perto por *Hyme*) apresentaram as maiores alturas e áreas foliares, respectivamente, e *Pipt* as menores.



**Figure 3.3.** Valores médios para área foliar (cm<sup>2</sup>) ao longo do experimento em plântulas de (a) *Sesbania virgata*, (b) *Schizolobium parahyba*, (c) *Piptadenia gonoacantha*, (d) *Dalbergia nigra* e (e) *Hymenaea courbaril* crescidas sob atmosfera natural (360 ppm - ○) ou enriquecida (720 ppm - ●) com CO<sub>2</sub>. Letras maiúsculas comparam os tratamentos e as letras minúsculas ao longo do experimento.

**Tabela 3.1.** Incremento do número médio de folhas ( $\pm$  desvio padrão) em plântulas de *Sesbania virgata* (*Sesb*), *Schizolobium parahyba* (*Schi*), *Piptadenia gonoacantha* (*Pipt*), *Dalbergia nigra* (*Dalb*) e *Hymenaea courbaril* (*Hym*) crescidas sob atmosfera natural (360 ppm) ou enriquecida (720 ppm) com CO<sub>2</sub>. A ausência do desvio padrão significa  $\pm 0$ .

		dias após a embebição				
		7*	14	29	42	60
<b>Sesb</b>	<b>360</b>	0	1	4	6 $\pm$ 1	6 $\pm$ 1
	<b>720</b>	0	1	4	7 $\pm$ 1	7 $\pm$ 1
		<b>10*</b>	<b>28</b>	<b>36</b>	<b>43</b>	<b>54</b>
<b>Schi</b>	<b>360</b>	0	3	4	5	5
	<b>720</b>	0	3 $\pm$ 1	4	5	5 $\pm$ 1
		<b>14*</b>	<b>21</b>	<b>32</b>	<b>45</b>	<b>61</b>
<b>Pipt</b>	<b>360</b>	1	2	3 $\pm$ 1	4 $\pm$ 1	5 $\pm$ 1
	<b>720</b>	1	2	3 $\pm$ 1	4 $\pm$ 1	5 $\pm$ 1
		<b>15*</b>	<b>32</b>	<b>40</b>	<b>47</b>	<b>58</b>
<b>Dalb</b>	<b>360</b>	2 $\pm$ 1	3	5	6 $\pm$ 1	7 $\pm$ 1
	<b>720</b>	2	3 $\pm$ 1	5 $\pm$ 1	6 $\pm$ 1	7
		<b>27 (24*)</b>	<b>41</b>	<b>55</b>	<b>69</b>	-
<b>Hyme</b>	<b>360</b>	2	3	4	4 $\pm$ 1	-
	<b>720</b>	2	3	4	4 $\pm$ 1	-

\* : plântulas colocadas nas câmaras de topo aberto;

**Tabela 3.2.** Valores médios ( $\pm$  desvio padrão) para altura (h – cm), número de folhas (NF) e área foliar (AF – cm<sup>2</sup>) entre 53 e 60 dias após o início da embebição e 31 e 53 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm) ou enriquecida (720 ppm) com CO<sub>2</sub> (dias de vida/dias de tratamento) para *Sesbania virgata* (*Sesb*), *Schizolobium parahyba* (*Schi*), *Piptadenia gonoacantha* (*Pipt*), *Dalbergia nigra* (*Dalb*) e *Hymenaea courbaril* (*Hyme*). As letras remetem à comparação entre os tratamentos.

		<b>Sesb</b> (60d/53d) n=20	<b>Schi</b> (54d/44d) n=15	<b>Pipt</b> (53d/39d) n=15	<b>Dalb</b> (58d/43d) n=15	<b>Hyme</b> (55d/31d) n=25
<b>h</b>	<b>360</b>	24,6 <sup>a</sup> ( $\pm 2,3$ )	24,9 <sup>a</sup> ( $\pm 2,5$ )	10,7 <sup>a</sup> ( $\pm 1,6$ )	14,9 <sup>a</sup> ( $\pm 1,9$ )	23,0 <sup>a</sup> ( $\pm 2,6$ )
	<b>720</b>	30,3 <sup>b</sup> ( $\pm 3,4$ )	25,7 <sup>a</sup> ( $\pm 3,2$ )	11,7 <sup>a</sup> ( $\pm 0,7$ )	15,0 <sup>a</sup> ( $\pm 2,6$ )	25,1 <sup>b</sup> ( $\pm 3,8$ )
<b>NF</b>	<b>360</b>	6 <sup>a</sup> ( $\pm 1$ )	5 <sup>a</sup> ( $\pm 0$ )	5 <sup>a</sup> ( $\pm 1$ )	7 <sup>a</sup> ( $\pm 1$ )	4 <sup>a</sup> ( $\pm 0$ )
	<b>720</b>	7 <sup>a</sup> ( $\pm 1$ )	5 <sup>a</sup> ( $\pm 1$ )	5 <sup>a</sup> ( $\pm 1$ )	7 <sup>a</sup> ( $\pm 0$ )	4 <sup>a</sup> ( $\pm 0$ )
<b>AF</b>	<b>360</b>	80,1 <sup>a</sup> ( $\pm 18,3$ )	267,7 <sup>a</sup> ( $\pm 38,7$ )	25,2 <sup>a</sup> ( $\pm 6,8$ )	42,3 <sup>a</sup> ( $\pm 8,3$ )	168,5 <sup>a</sup> ( $\pm 17,6$ )
	<b>720</b>	133,7 <sup>b</sup> ( $\pm 39,3$ )	285,0 <sup>a</sup> ( $\pm 40,7$ )	27,3 <sup>a</sup> ( $\pm 5,5$ )	46,4 <sup>a</sup> ( $\pm 11,1$ )	200,3 <sup>b</sup> ( $\pm 38,0$ )

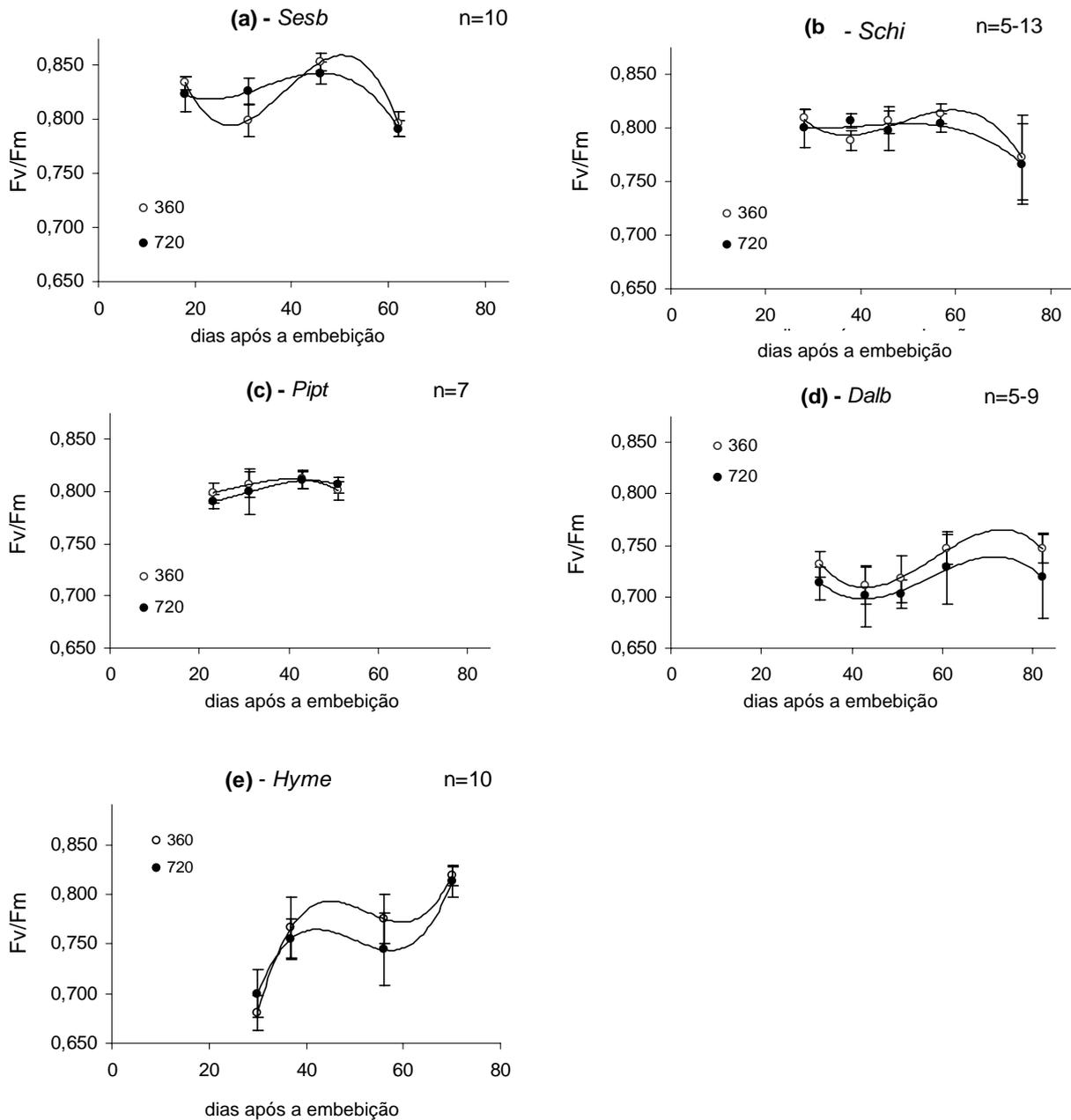
### 3.2. Comportamento Fotossintético

A eficiência quântica potencial do fotossistema II avaliada pela razão  $F_v/F_m$  mostrou diferentes comportamentos ao longo do experimento. Em *Pipt* e *Dalb* foi observada maior estabilidade, em *Sesb* e *Schi* uma queda e em *Hyme* um aumento dos valores ao longo do experimento. Não foram encontradas diferenças entre os tratamentos com  $CO_2$ , independente da espécie. Entre as espécies, *Hyme* e *Dalb* apresentaram os menores valores e *Sesb* os maiores (Fig. 3.4).

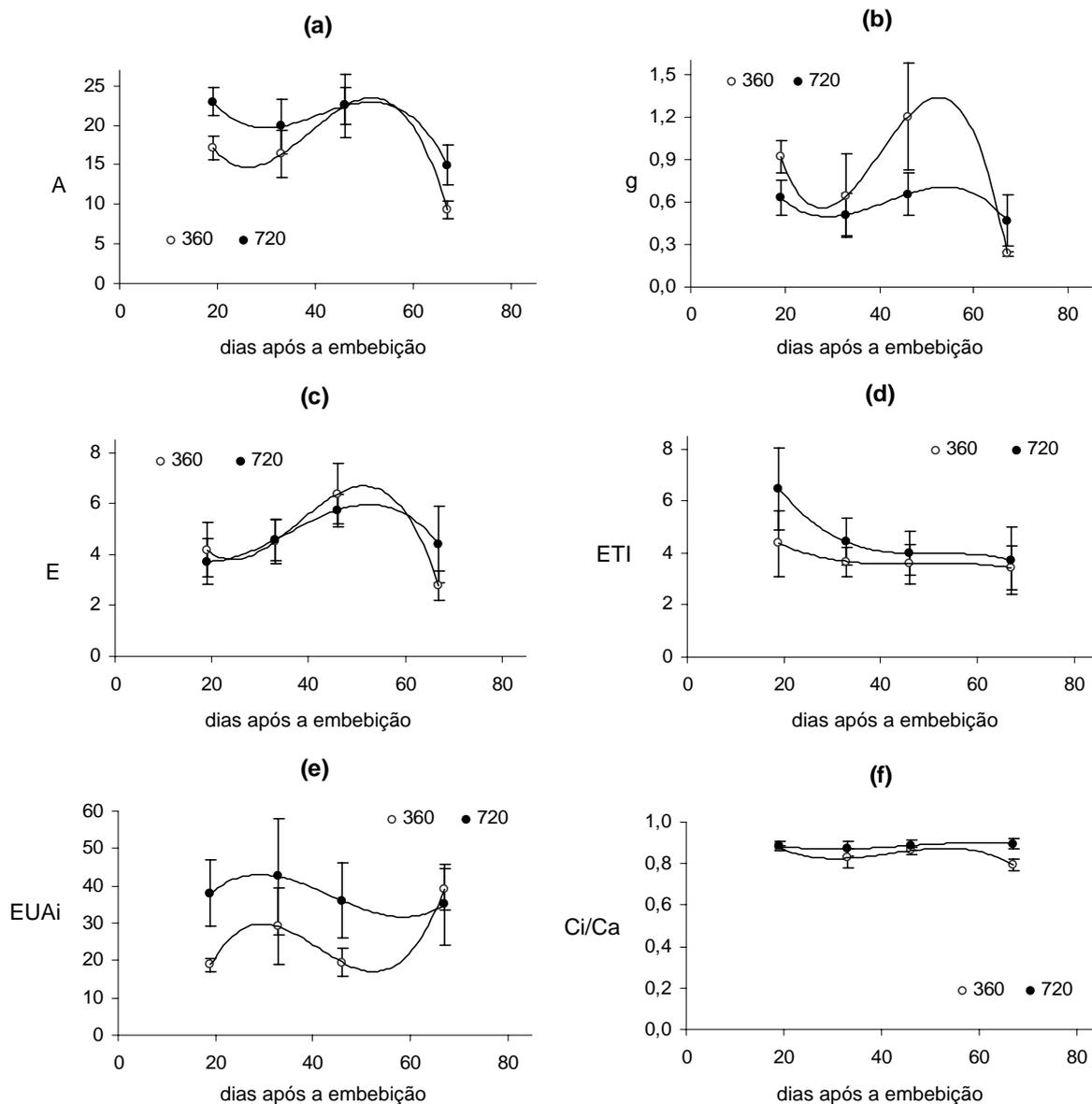
No geral, as espécies cultivadas em atmosfera enriquecida com  $CO_2$  mostraram maiores taxas de assimilação líquida de  $CO_2$  ( $A$ ), menores condutâncias estomáticas ( $g$ ), menores taxas de transpiração ( $E$ ) e maiores eficiências de transpiração instantânea (ETI) e de eficiência intrínseca do uso da água (EUAi). A cada medida foram identificadas diferentes respostas para os parâmetros mencionados acima, o que resultou em curvas de acompanhamento sinuosas para alguns taxa (Figs. 3.5-3.9).

Embora *Sesb* seja naturalmente acometida por um fungo (*Ouidio* spp), a presença do mesmo é notada de maneira clara no final do experimento para essa espécie, principalmente no tratamento com  $CO_2$  ambiente (Figs. 3.4.(a) e 3.5.(a)). Para esse tratamento foram observadas na última coleta de dados, quedas mais acentuadas em  $A$ ,  $g$ ,  $E$  e  $C_i/C_a$  (razão da concentração intercelular de  $CO_2$  pela concentração ambiente de  $CO_2$ ) e um ganho expressivo em EUAi.

Entre os tratamentos com as diferentes atmosferas de  $CO_2$ , diferenças significativas foram observadas para  $A$ ,  $g$  e EUAi. Na terceira coleta de dados plantas em ambos os tratamentos realizavam a mesma taxa fotossintética, porém as plantas em  $CO_2$  elevado com metade de  $g$  das plantas em  $CO_2$  ambiente, o que resultou em diferenças significativas na EUAi nesse mesmo ponto (Fig. 3.5).



**Figura 3.4.** Variações na eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm) ao longo do crescimento de plântulas de (a) *Sesbania virgata*, (b) *Schizolobium parahyba*, (c) *Piptadenia gonoacantha*, (d) *Dalbergia nigra* e (e) *Hymenaea courbaril* sob atmosfera natural (360 ppm - ○) ou enriquecida (720 ppm - ●) com CO<sub>2</sub>. Os valores correspondem à média ± o desvio padrão.



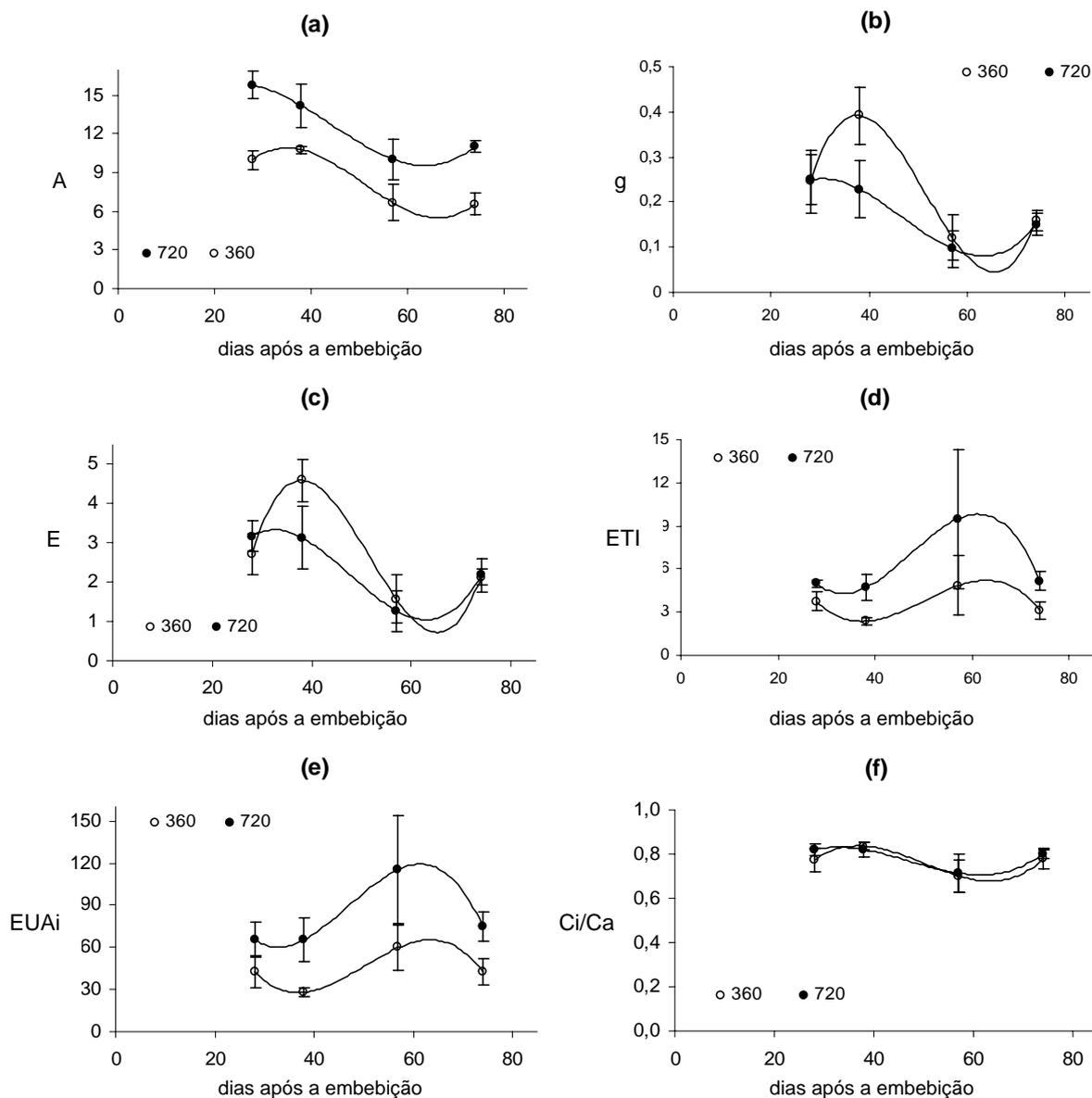
**Figura 3.5.** Variações na (a) taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (b) condutância estomática ( $g - \text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (c) taxa de transpiração ( $E - \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (d) eficiência de transpiração instantânea ( $ETI - \text{mmolCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ), (e) eficiência intrínseca de uso da água ( $EUAi - \mu\text{molCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ) e (f) relação entre a concentração intercelular e atmosférica de CO<sub>2</sub> ( $Ci/Ca$ ) em plântulas de *Sesbania virgata* ao longo de 70 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm -  $\circ$ ) ou enriquecida (720 ppm -  $\bullet$ ) com CO<sub>2</sub>. Os valores correspondem à média  $\pm$  o desvio padrão,  $n = 5-10$ .

Para *Schi*, uma queda em A, g e E foi observada ao longo do experimento para ambos os tratamentos, enquanto os outros parâmetros, ETI, EUAi e Ci/Ca mantiveram-se mais constantes. Para A, ETI e EUAi diferenças significativas entre os tratamentos foram encontradas ao longo do experimento, enquanto g e E mostraram valores iguais ou maiores para plantas crescidas em CO<sub>2</sub> ambiente (Fig. 3.6).

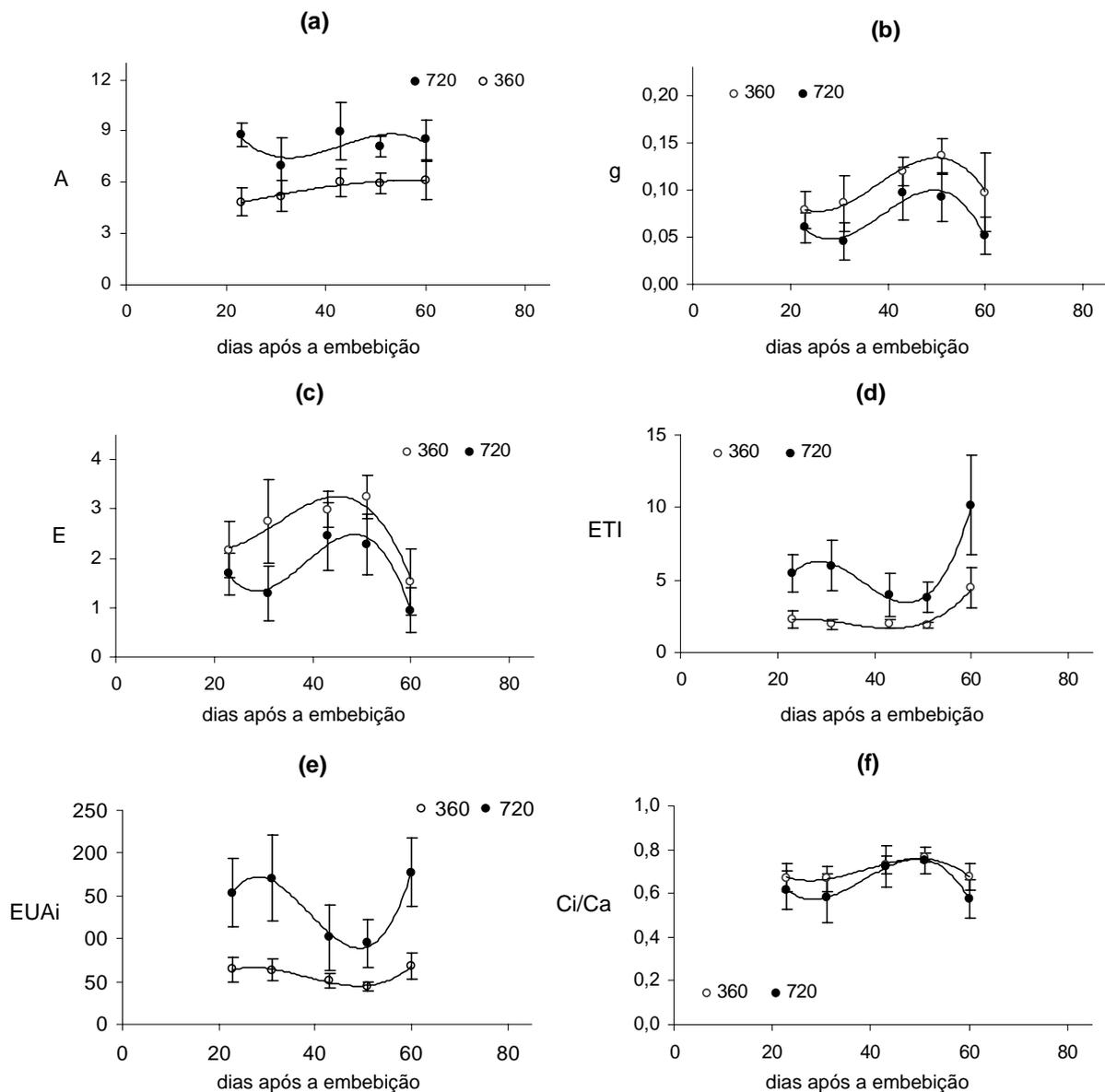
*Pipt* mostrou valores constantes ao longo do experimento apenas para A e Ci/Ca. Aparentemente, uma queda em g para ambos os tratamentos na última coleta de dados resultou numa clara queda em E e elevação de ETI e EUAi. Entre os tratamentos, diferenças significativas foram encontradas, de forma semelhante a *Schi*, para A, ETI e EUAi (Fig. 3.7).

*Dalb* mostrou o comportamento mais estável (sem grandes alterações de uma coleta para outra) ao longo do experimento. Igualmente às outras espécies citadas anteriormente, diferenças significativas entre os tratamentos foram observadas para A, ETI e EUAi ao longo de todo o experimento (Fig. 3.8).

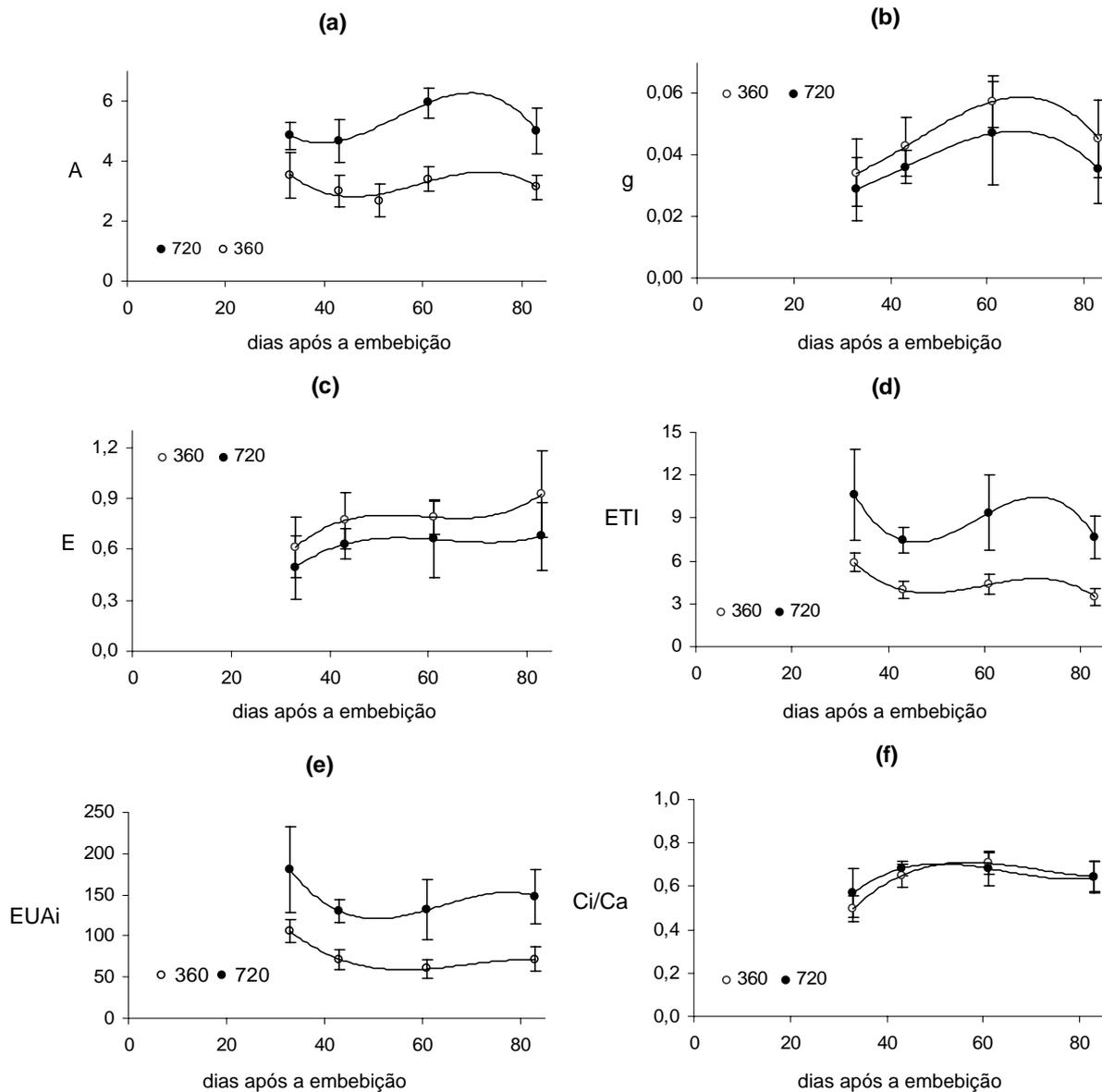
*Hyme* não mostrou padrões muito claros ao longo do experimento. De forma semelhante ao encontrado para a eficiência quântica potencial do fotossistema II, A também mostrou uma tendência de aumento para ambos tratamentos. Para o tratamento com CO<sub>2</sub> elevado, a maior taxa fotossintética e os valores baixos de E no terceiro ponto de coleta de dados levaram a espécie a um elevado valor de ETI nesse ponto. O inverso aconteceu no tratamento com CO<sub>2</sub> ambiente. Entre os tratamentos, foram encontradas diferenças significativas para A, E e EUAi (Fig. 3.9).



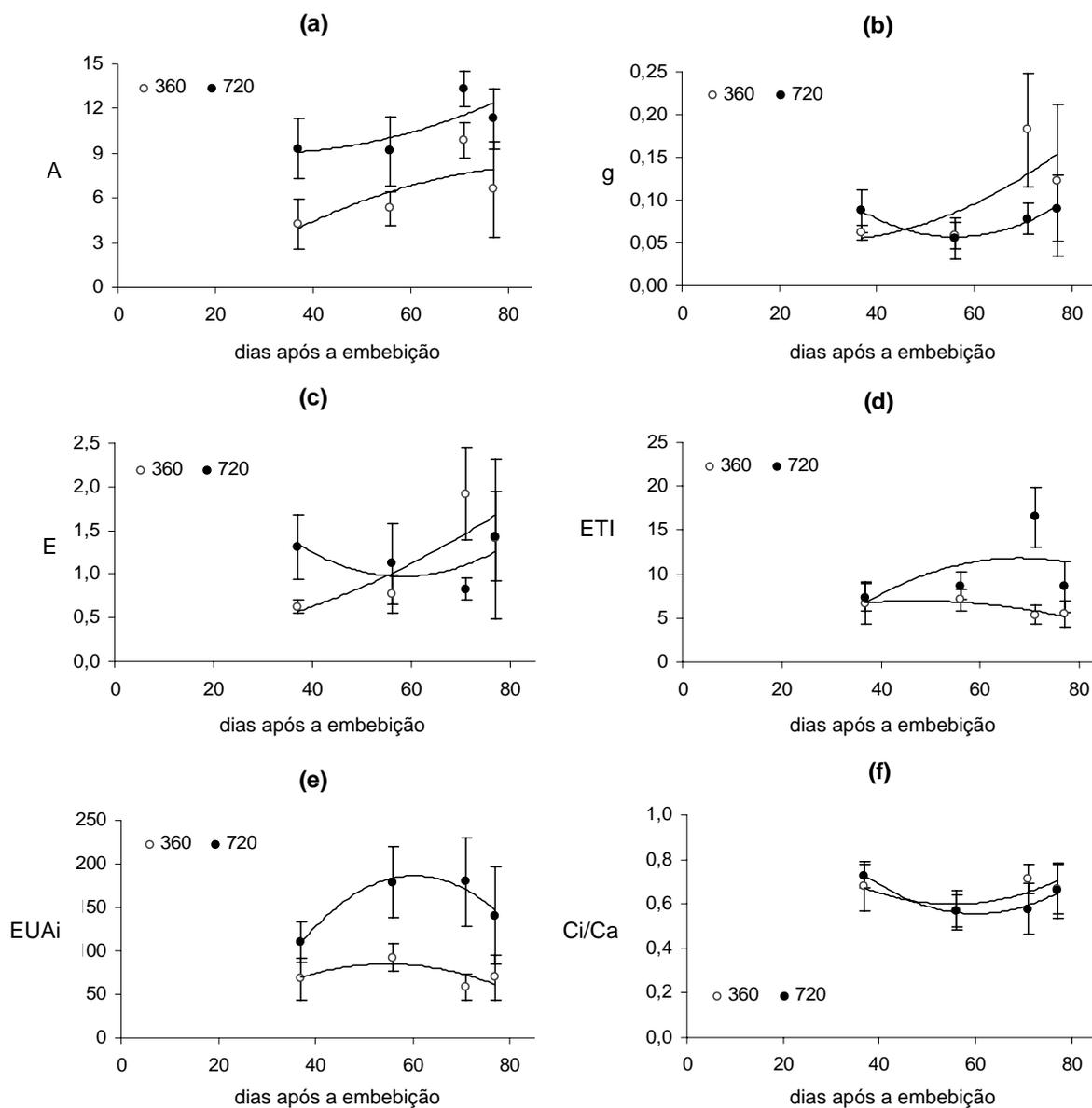
**Figura 3.6.** Variações na (a) taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (b) condutância estomática ( $g - \text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (c) taxa de transpiração ( $E - \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (d) eficiência de transpiração instantânea ( $ETI - \text{mmolCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ), (e) eficiência intrínseca de uso da água ( $EUAi - \mu\text{molCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ) e (f) relação entre a concentração intercelular e atmosférica de CO<sub>2</sub> ( $Ci/Ca$ ) em plântulas de *Schizolobium parahyba* ao longo de 70 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm -  $\circ$ ) ou enriquecida (720 ppm -  $\bullet$ ) com CO<sub>2</sub>. Os valores correspondem à média  $\pm$  o desvio padrão,  $n = 4-9$ .



**Figura 3.7.** Variações na (a) taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (b) condutância estomática ( $g - \text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (c) taxa de transpiração ( $E - \text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), (d) eficiência de transpiração instantânea ( $\text{ETI} - \text{mmolCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ), (e) eficiência intrínseca de uso da água ( $\text{EUAi} - \mu\text{molCO}_2\cdot\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ) e (f) relação entre a concentração intercelular e atmosférica de CO<sub>2</sub> ( $\text{Ci}/\text{Ca}$ ) em plântulas de *Piptadenia gonoacantha* ao longo de 60 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm -  $\circ$ ) ou enriquecida (720 ppm -  $\bullet$ ) com CO<sub>2</sub>. Os valores correspondem à média  $\pm$  o desvio padrão,  $n = 3-9$ .



**Figura 3.8.** Variações na (a) taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (A – μmolCO<sub>2</sub>.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>), (b) condutância estomática (g – molH<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>), (c) taxa de transpiração (E – mmolH<sub>2</sub>O.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>), (d) eficiência de transpiração instantânea (ETI – mmolCO<sub>2</sub>.molH<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>), (e) eficiência intrínseca de uso da água (EUAi – μmolCO<sub>2</sub>.molH<sub>2</sub>O<sup>-1</sup>) e (f) relação entre a concentração intercelular e atmosférica de CO<sub>2</sub> (Ci/Ca) em plântulas de *Dalbergia nigra* ao longo de 80 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm - ○) ou enriquecida (720 ppm - ●) com CO<sub>2</sub>. Os valores correspondem à média ± o desvio padrão, n = 4-7.



**Figura 3.9.** Variações na (a) taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), (b) condutância estomática ( $g - \text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), (c) taxa de transpiração ( $E - \text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), (d) eficiência de transpiração instantânea ( $\text{ETI} - \text{mmolCO}_2 \cdot \text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ), (e) eficiência intrínseca de uso da água ( $\text{EUAi} - \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ) e (f) relação entre a concentração intercelular e atmosférica de CO<sub>2</sub> ( $\text{Ci}/\text{Ca}$ ) em plântulas de *Hymanaea courbaril* ao longo de 80 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm - ○) ou enriquecida (720 ppm - ●) com CO<sub>2</sub>. Os valores correspondem à média  $\pm$  o desvio padrão,  $n = 5-7$ .

De maneira geral foram observados maiores valores de A e menores de g e E nas plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>, o que fez com que as plantas desse tratamento quase sempre mostrassem maiores valores de ETI e EUAi.

Notou-se também de forma geral, uma congruência de comportamento das plantas quanto a g e E e uma constância de valores próximos para Ci/Ca entre os tratamentos, exceto para o final do experimento com *Sesb* (Figs. 3.5-3.9).

Para A os maiores valores obtidos, em torno de 23  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , foram encontrados em *Sesb* 720 ppm e os menores, em torno de 3  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , em *Dalb* 360 ppm. A condutância estomática foi maior em *Sesb* 360 ppm, com 1,2  $\text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  e menor em *Dalb* 720 ppm, com cerca de 0,03  $\text{molH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Para E, o maior valor encontrado foi cerca de 6  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  em *Sesb* 360 ppm e o menor, 0,45  $\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , em *Dalb* 720 ppm. Os maiores valores para ETI e EUAi contudo, foram observados para *Hyme* 720 ppm e *Pipt*, *Dalb* e *Hyme* 720 ppm, respectivamente (Figs. 3.5-3.9).

Para a razão Ci/Ca, foram encontrados valores entre 0,4 e 0,9, sendo os maiores para as espécies mais iniciais na sucessão e os menores para as mais avançadas (Figs. 3.5-3.9).

A Tabela 3.3 resume o comportamento das espécies quanto à assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e utilização da água ao longo do experimento. Embora *Sesb* e *Schi* (as espécies mais iniciais na sucessão) tenham apresentado os maiores valores de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, a medida em que as espécies avançam no gradiente sucessional observou-se um acréscimo gradativo no incremento percentual médio da taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> (%<sub>inc med</sub>) e nos valores médios de eficiência de transpiração instantânea (ETI<sub>med</sub>) e eficiência intrínseca de uso da água (EUAI<sub>med</sub>). Em relação aos aumentos percentuais desses parâmetros sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> *Pipt* apresentou os maiores valores e *Sesb* os menores.

**Tabela 3.3.** Taxa de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> média ( $A_{med} - \mu\text{molCO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ), eficiência de transpiração instantânea média ( $ETI_{med} - \text{mmolCO}_2.\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ), eficiência intrínseca de uso da água média ( $EUAi_{med} - \mu\text{molCO}_2.\text{molH}_2\text{O}^{-1}$ ) e o incremento percentual médio (% inc med) das plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> em relação ao CO<sub>2</sub> ambiente para cada espécie, parâmetro e tratamento (360 – atmosfera ambiente, 720 – atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>) ao longo do experimento. As letras comparam os tratamentos.

		<i>Sesbania virgata</i> *	<i>Schizolobium parahyba</i>	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Hymeneae courbaril</i>
$A_{med}$	360	18,6 <sup>a</sup>	8,5 <sup>a</sup>	5,6 <sup>a</sup>	3,5 <sup>a</sup>	6,5 <sup>a</sup>
	720	21,8 <sup>a</sup>	12,8 <sup>b</sup>	8,3 <sup>b</sup>	5,1 <sup>b</sup>	10,8 <sup>b</sup>
	% inc med	+ 19 %	+ 52 %	+ 48 %	+ 57 %	+ 75 %
$ETI_{med}$	360	3,9 <sup>a</sup>	3,5 <sup>a</sup>	2,5 <sup>a</sup>	4,4 <sup>a</sup>	6,1 <sup>a</sup>
	720	5,0 <sup>a</sup>	6,1 <sup>a</sup>	5,9 <sup>b</sup>	8,8 <sup>b</sup>	10,3 <sup>a</sup>
	% inc med	+ 26 %	+ 73 %	+ 134 %	+ 101 %	+ 74 %
$EUAi_{med}$	360	22,5 <sup>a</sup>	43,4 <sup>a</sup>	57,9 <sup>a</sup>	77,4 <sup>a</sup>	71,9 <sup>a</sup>
	720	38,8 <sup>b</sup>	80,2 <sup>b</sup>	139,5 <sup>b</sup>	147,6 <sup>b</sup>	152,4 <sup>b</sup>
	% inc med	+ 78 %	+ 89 %	+ 137 %	+ 94 %	+ 117 %

\* : excluído o último ponto de coleta

Para os parâmetros fotossintéticos calculados através das curvas  $A \times FFFA$  e  $A \times C_i$  poucas diferenças significativas foram identificadas entre os tratamentos. No entanto, um gradiente de respostas congruente com o gradiente de estratégias de regeneração representado pelas espécies foi observado para  $A_{max}$ ,  $V_{c\ max}$  e  $J_{c\ max}$ , quando são analisadas as alterações percentuais das plantas crescidas em 720 ppm de CO<sub>2</sub> em relação às plantas crescidas em 360 ppm de CO<sub>2</sub> (Tabela 3.4).

Para  $A_{max}$ , diferenças significativas entre os tratamentos foram identificadas para as três espécies mais iniciais na sucessão. Os maiores valores ficaram com *Sesb* e *Hyme*.  $FFFA_{sat}$  apresentou os maiores valores e diferenças significativas entre os tratamentos também para essas duas espécies apenas.

Com as medidas pontuais de fotossíntese (luz saturante), um crescente potencial de respostas às concentrações elevadas de CO<sub>2</sub> foi verificado ao longo da sucessão (Tabela 3.3). Porém, esse gradiente decresceu nas situações de máxima luz ( $A_{\max}$ ) (Tabela 3.4).

Para  $V_{c \max}$ , os maiores valores ficaram com *Pipt* e os menores com *Dalb* e nenhuma diferença significativa foi encontrada entre os tratamentos. No entanto, as espécies mais avançadas na sucessão apresentaram uma tendência de maior queda da taxa de carboxilação da Rubisco em alto CO<sub>2</sub>.

Para  $J_{c \max}$  apenas *Hyme* mostrou diferenças significativas entre os tratamentos. Enquanto *Dalb* foi a espécie com os menores valores, *Hyme* apresentou os maiores valores para esse parâmetro. De forma semelhante a  $V_{c \max}$ ,  $J_{c \max}$  também mostrou uma tendência de maior queda nas espécies mais avançadas da sucessão.

**Tabela 3.4.** Valores médios para capacidade fotossintética ( $A_{\max}$  –  $\mu\text{molCO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante ( $\text{FFFA}_{\text{sat}}$  –  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), taxa de carboxilação máxima da Rubisco saturada de RuBP ( $V_{c\max}$  –  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) e taxa de transporte máximo de elétrons, resultante da carboxilação da RuBP ( $J_{c\max}$  –  $\mu\text{mol e}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) entre 65 e 83 dias após o início da embebição e 52 e 67 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm) ou enriquecida (720 ppm) com  $\text{CO}_2$  (dias de vida/dias de tratamento) em plântulas de *Sesbania virgata* (*Sesb*), *Schizolobium parahyba* (*Schi*), *Piptadenia gonoacantha* (*Pipt*), *Dalbergia nigra* (*Dalb*) e *Hymenaea courbaril* (*Hyme*). As porcentagens referem-se ao aumento percentual observado nas plantas crescidas em  $\text{CO}_2$  elevado em relação às plantas crescidas em  $\text{CO}_2$  ambiente. As letras remetem à comparação entre os tratamentos.

	<b>Sesb</b> *		<b>Schi</b>		<b>Pipt</b> *		<b>Dalb</b>		<b>Hyme</b>	
	(67-71d/60-64d) n=5-6		(73-78d/62-67d) n=5		(65-69d/55-59d) n=6-7		(78-83d/62-67d) n=3-5		(76-79d/52-55d) n=3-4	
	360	720	360	720	360	720	360	720	360	720
$A_{\max}$	9,52 <sup>a</sup>	16,94 <sup>b</sup>	6,20 <sup>a</sup>	8,82 <sup>b</sup>	8,62 <sup>a</sup>	12,85 <sup>b</sup>	2,70 <sup>a</sup>	3,77 <sup>a</sup>	10,40 <sup>a</sup>	13,22 <sup>a</sup>
	+78 %		+42 %		+49 %		+40 %		+27 %	
$\text{FFFA}_{\text{sat}}$	440 <sup>a</sup>	665 <sup>b</sup>	281 <sup>a</sup>	324 <sup>a</sup>	282 <sup>a</sup>	334 <sup>a</sup>	311 <sup>a</sup>	251 <sup>a</sup>	517 <sup>a</sup>	760 <sup>b</sup>
	+51 %		+15 %		+18 %		-19 %		+47 %	
$V_{c,\max}^{**}$	36,5 <sup>a</sup>	36,5 <sup>a</sup>	31,7 <sup>a</sup>	32,9 <sup>a</sup>	43,1 <sup>a</sup>	41,6 <sup>a</sup>	22,9 <sup>a</sup>	19,5 <sup>a</sup>	42,6 <sup>a</sup>	34,3 <sup>a</sup>
	+0 %		+4 %		-4 %		-15 %		-19 %	
$J_{c\max}^{**}$	78,0 <sup>a</sup>	73,3 <sup>a</sup>	57,9 <sup>a</sup>	58,0 <sup>a</sup>	67,0 <sup>a</sup>	70,1 <sup>a</sup>	45,3 <sup>a</sup>	41,4 <sup>a</sup>	84,1 <sup>a</sup>	62,3 <sup>b</sup>
	-6 %		0 %		+5 %		-9 %		-26 %	

\*: melhores folhas de plantas alteradas;

\*\* : valores calculados para 25° C.

### 3.3. Biomassa

Em termos de biomassa, apenas *Sesb* e *Schi* apresentaram diferenças significativas, mostrando aumentos de 41 a 63 % na massa seca das plantas crescidas em CO<sub>2</sub> elevado em relação às plantas crescidas em atmosfera ambiente. Em *Sesb*, as diferenças se restringiram à biomassa de raízes e caules, e em *Schi* entre caules e folhas (Tab. 3.5).

*Schi* apresentou os maiores valores para massa seca (MS) e *Pipt* os menores. Embora as espécies secundárias iniciais tenham mostrado uma tendência de aumento na razão R/PA, nenhuma diferença significativa foi encontrada entre os tratamentos para esse parâmetro (Tab. 3.5).

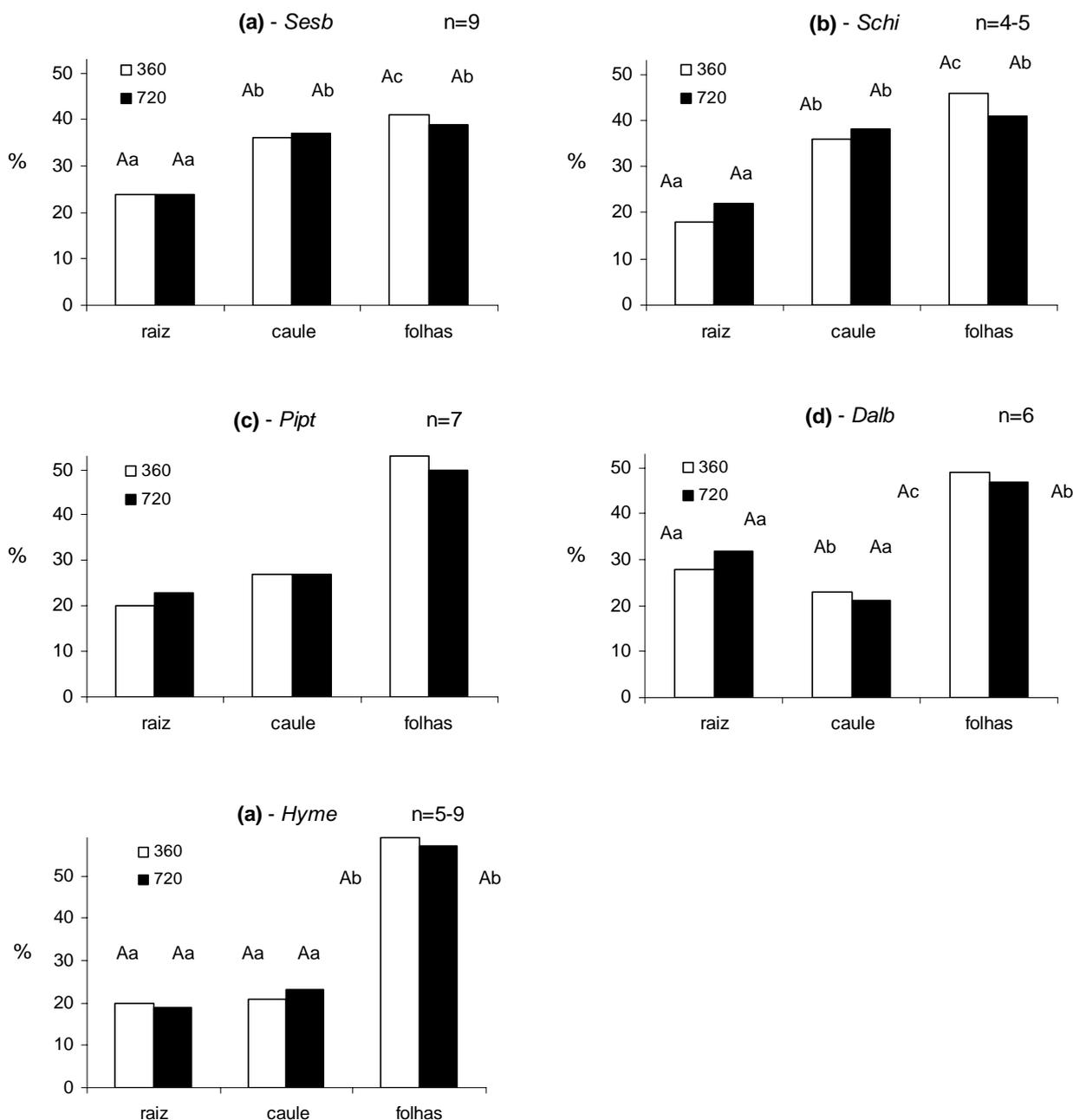
A porcentagem de investimento em biomassa nos diferentes compartimentos (raiz, caule e folhas) não se alterou entre os tratamentos para nenhuma das espécies (Fig. 3.10). Entretanto, da raiz para as folhas observou-se, de forma geral, um investimento crescente em biomassa, com exceção de *Dalb*. Para essa espécie o compartimento com menor investimento em biomassa foi o caule, em ambos tratamentos

As espécies apresentaram uma tendência de menor investimento percentual nas folhas e maior ou igual nas raízes nas plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> em relação às crescidas em CO<sub>2</sub> ambiente.

**Tabela 3.5.** Valores médios para massa seca (MS – g) e razão raiz : parte aérea média (R/PA) entre 48 e 65 dias após o início da embebição e 39 e 49 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm) ou enriquecida (720 ppm) com CO<sub>2</sub> (dias de vida/dias de tratamento) em plântulas de *Sesbania virgata* (*Sesb*), *Schizolobium parahyba* (*Schi*), *Piptadenia gonoacantha* (*Pipt*), *Dalbergia nigra* (*Dalb*) e *Hymenaea courbaril* (*Hyme*). As porcentagens referem-se ao aumento percentual observado nas plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> em relação às plantas crescidas em CO<sub>2</sub> ambiente. As letras remetem à uma comparação entre os tratamentos e entre parêntesis o desvio padrão.

		<b>Sesb</b> (48d/41d) n=9	<b>Schi</b> (54d/43d) n=4-5	<b>Pipt</b> * (53d/39d) n=7	<b>Dalb</b> (65d/49d) n=6	<b>Hyme</b> (65d/41d) n=5
<b>MS</b> (g)	<b>360</b>	1,869 <sup>a</sup> (± 0,569)	2,692 <sup>a</sup> (± 0,078)	0,128 <sup>-</sup>	0,276 <sup>a</sup> (± 0,076)	1,982 <sup>a</sup> (± 0,263)
	<b>720</b>	2,643 <sup>b</sup> (± 0,773)	4,395 <sup>b</sup> (± 0,936)	0,174 <sup>-</sup>	0,331 <sup>a</sup> (± 0,101)	2,456 <sup>a</sup> (± 0,699)
		+ 41 %	+ 63 %	+ 36 %	+ 20 %	+ 24 %
<b>R/PA</b>	<b>360</b>	0,32 <sup>a</sup> (± 0,10)	0,22 <sup>a</sup> (± 0,03)	0,25 <sup>-</sup>	0,40 <sup>a</sup> (± 0,07)	0,25 <sup>a</sup> (± 0,05)
	<b>720</b>	0,33 <sup>a</sup> (± 0,07)	0,28 <sup>a</sup> (± 0,10)	0,30 <sup>-</sup>	0,54 <sup>a</sup> (± 0,41)	0,24 <sup>a</sup> (± 0,06)
		+ 3 %	+ 27 %	+ 20 %	+ 35 %	- 4 %

\*: valores sem desvio padrão devido a problemas no momento da coleta dos dados (plantas muito pequenas e mistura de material)



**Figura 3.10.** Percentuais médios (%) para biomassa de raiz, caule e folhas em relação à planta toda em plântulas de (a) *Sesbania virgata*, (b) *Schizolobium parahyba*, (c) *Piptadenia gonoacantha*, (d) *Dalbergia nigra* e (e) *Hymenaea courbaril* entre 48 e 65 dias de vida após o início da embebição e 39 e 49 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm - □) ou enriquecida (720 ppm - ■) com CO<sub>2</sub>. Letras maiúsculas remetem à uma comparação entre os tratamentos e as letras minúsculas entre os órgãos.

### 3.4. Parâmetros compostos

Ao final dos experimentos as espécies em CO<sub>2</sub> elevado decresceram em área foliar específica (AFE) e razão de área foliar (RAF) e aumentaram a massa foliar específica (MFE), com exceção de *Sesb*, que se comportou de maneira inversa (Tab. 3.6).

As espécies mais iniciais na sucessão (*Sesb* e *Schi*) mostraram os menores valores para AFE e RAF e os maiores para MFE, embora comportamentos díspares em relação às alterações percentuais. *Pipt* apresentou as maiores AFE e RAF, e conseqüentemente a menor MFE.

Diferentes percentuais de aumento foram observados nas plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> em relação às plantas crescidas em atmosfera ambiente para os três parâmetros compostos avaliados (AFE, MFE e RAF). Entretanto, para AFE e MFE um pequeno gradiente pôde ser identificado nas espécies secundárias iniciais. Este é caracterizado por uma diminuição das alterações percentuais ao longo do gradiente de estratégias de regeneração, que se estende para *Hyme* em RAF.

**Tabela 3.6.** Área foliar específica (AFE – cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>), massa foliar específica (MFE – mg.cm<sup>-2</sup>) e razão de área foliar (RAF – cm<sup>2</sup>.g<sup>-1</sup>) entre 42 e 65 dias após o início da embebição e 31 e 49 dias de crescimento sob atmosfera natural (360 ppm) ou enriquecida (720 ppm) com CO<sub>2</sub> (dias de vida/dias de tratamento) em plântulas de *Sesbania virgata* (*Sesb*), *Schizolobium parahyba* (*Schi*), *Piptadenia gonoacantha* (*Pipt*), *Dalbergia nigra* (*Dalb*) e *Hymenaea courbaril* (*Hyme*). As porcentagens referem-se ao aumento percentual observado nas plantas crescidas em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> em relação às plantas crescidas em CO<sub>2</sub> ambiente.

		<b>Sesb</b> (42-48d/35-41d)	<b>Schi</b> (54d/44d)	<b>Pipt</b> (53d/39d)	<b>Dalb</b> (58-65d/43-49d)	<b>Hyme</b> (55-58d/31-34d)
<b>AFE</b>	<b>360</b>	111,7	215,7	370,7	320,4	199,9
	<b>720</b>	158,7	161,3	314,4	305,3	168,8
		+ 42 %	- 25 %	- 15 %	- 5 %	- 16 %
<b>MFE</b>	<b>360</b>	9,0	4,6	2,7	3,1	5,0
	<b>720</b>	6,3	6,2	3,2	3,3	5,9
		- 30 %	+ 35 %	+ 18 %	+ 6 %	+ 18 %
<b>RAF</b>	<b>360</b>	45,5	99,4	196,9	153,3	104,6
	<b>720</b>	61,5	64,8	157,2	140,2	97,0
		+ 35 %	- 35 %	- 20 %	- 8 %	- 7 %

#### 4. Discussão

Atualmente, além dos impactos antrópicos relacionados às mudanças de uso da terra, as florestas tropicais vêm sofrendo alterações advindas da elevação nas concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub>, acompanhadas também por alterações nos padrões de temperatura, precipitação e umidade (Chambers & Silver 2004). Em florestas deste tipo, como a Mata Atlântica, a cada um desses fatores associam-se inúmeras respostas e uma variedade de estratégias ecofisiológicas, com valor adaptativo para sobrevivência, apresentadas pelas espécies (Reich *et al.* 2003). Essa diversidade de comportamentos, associada às inúmeras possibilidades de interferências do meio na estrutura, desenvolvimento (sucessão) e dinâmica da floresta, compõe um quadro complexo, cujas ferramentas para análise ainda estão em desenvolvimento.

Dessa forma, responder a perguntas como as propostas nesse trabalho, atinge certo grau de complexidade, tornando necessárias certas simplificações. Uma delas refere-se à escolha de espécies pertencentes a uma mesma família para um estudo sobre as respostas de diferentes grupos funcionais a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>, num contexto sucessional. Embora *Schizolobium parahyba*, *Piptadenia gonoacantha* e *Hymenaea courbaril* possam protagonizar uma sere sucessional juntas (Aidar *et al.* 2001, Godoy 2001), o mesmo não ocorre para *Sesbania virgata* e *Dalbergia nigra*.

Ao invés de se comparar grupos de espécies de famílias distintas, adaptadas aos diferentes nichos de regeneração, em tipos específicos de florestas, foram comparados grupos de espécies de uma mesma família (mais próximas geneticamente) que se adaptaram, durante a evolução, às diferentes funções ecológicas no processo de sucessão (mesmo que em tipos distintos de florestas). A análise comparativa de espécies de uma mesma família foi adotada com a finalidade de reduzir as variações filogenéticas entre as espécies e possibilitar a comparação entre os desempenhos fisiológicos de forma mais acurada. Em outras palavras, a abordagem aqui utilizada foi de comparar

parâmetros ecofisiológicos com um enfoque intrafilético (senso Kerstiens, 1998), em oposição a estudos com enfoques interfiléticos.

Embora a abordagem interfilética de ecofisiologia comparada para compreender a sucessão seja a mais comum, nela se estudam espécies de famílias diferentes, relacionadas a um processo sucessional específico de um dado tipo vegetacional, comparando-se estratégias de estabelecimento, ou regeneração, baseadas em contextos fisiologicamente distintos. Isto ocorre porque, ao longo da evolução, espécies de famílias diferentes podem ter utilizado estratégias distintas para atingir a mesma função ecológica (convergência) no processo sucessional. Desta forma, na abordagem interfilética se ganha no conhecimento do processo sucessional do ponto de vista ecológico, mas perdem-se importantes informações sobre os mecanismos fisiológicos responsáveis pelo estabelecimento das espécies de grupos taxonômicos mais próximos, que se adaptaram gradualmente às condições ambientais prevalentes em cada estágio da sucessão. Uma comparação das características fisiológicas de espécies filogeneticamente mais próximas (abordagem intrafilética) apresenta ainda maior confiabilidade nas extrapolações sobre os desempenhos diferenciais, pelo menos do ponto de vista da fisiologia.

Com a abordagem aqui utilizada (complementar aos estudos já existentes) é possível inferir aspectos relacionados às pressões seletivas que estiveram ativas ao longo da evolução para a ocupação dos diferentes nichos ecológicos pelas espécies, além dos aspectos relacionados à evolução e valor adaptativo das diferentes estratégias ecofisiológicas encontradas nas plantas (Reich *et al.* 2003).

Dentre as Leguminosae (e outras famílias também), a espécie mais estudada em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> é uma espécie herbácea cultivada, a soja (Ainsworth *et al.* 2002, Braga *et al.* 2006). Embora algo já tenha sido escrito em termos de comunidades ou ecossistemas tropicais (Körner 1998, Chambers & Silver 2004, Malhi & Phillips 2004, para citar alguns) poucos são os

estudos com espécies arbóreas tropicais, principalmente dessa família, nessas condições de CO<sub>2</sub> elevado. Entre eles estão Lovelock *et al.* (1998) e Würth *et al.* (1998).

No Brasil, estudos pioneiros em linhas de pesquisa experimental consolidadas com respostas de plantas às mudanças climáticas foram iniciados pelos grupos de pesquisa dos Professores Marcos Buckeridge (então no Instituto de Botânica de São Paulo) e Carlos Martinez (então na Universidade Federal de Viçosa) (ver Pivetta 2002 para um histórico). Estas atividades culminaram nas publicações de Aidar *et al.* (2002) e Buckeridge & Aidar (2002) examinando as respostas da espécie *Hymenaea courbaril* (Leguminosae) e posteriormente no trabalho de mestrado de P.F. Costa em 2002 com *H. courbaril* e de iniciação científica de A.P. de Souza em 2003 com cana-de-açúcar. Em 2006, já proveniente do grupo do Prof. Martinez em Ribeirão Preto, foi defendido o trabalho de iniciação científica de E.A.D. Oliveira (2006), com *Croton urucurana* e *Cariniana legalis* (Euphorbiaceae e Lecythidaceae, respectivamente).

### Desenvolvimento

Boa parte dos resultados finais de crescimento em altura, área foliar (Figs. 3.1, 3.3 e Tab. 3.2) e biomassa das plantas (Tab. 3.5) podem ser explicados pelo conteúdo de reserva contido nas sementes (Ítem 2.1). Com sementes maiores e conseqüentemente com maior quantidade de reservas, *Schizolobium parahyba* e *Hymenaea courbaril* chegaram a valores mais elevados para aqueles parâmetros. Com sementes um pouco menores, mas contendo quantidades razoáveis de galactomanano (um polissacarídeo de reserva de parede celular) presente no endosperma, maiores taxas de crescimento relativo inicial (Fig. 3.2) e maiores taxas fotossintéticas (Tab. 3.3), a espécie *Sesbania virgata* também atingiu valores altos para altura e biomassa.

A biomassa é normalmente utilizada como um parâmetro para se avaliar o desempenho das plantas em experimentos como este e Kikvidze *et al.* (2006) ressaltam a importância da biomassa inicial dos indivíduos na avaliação desse desempenho.

Parâmetros como altura, número de folhas e área foliar foram medidos desde o início dos experimentos e permitiram, por exemplo, cálculos da taxa de crescimento relativo em altura para cada espécie ao longo de todo o experimento (Fig. 3.2). Os maiores valores encontrados nas fases iniciais do estabelecimento das plântulas ocorrem devido a um processo chamado “desvio ontogenético” (*ontogenetic drift*), um processo que, em poucas palavras, envolve mudanças na partição de biomassa entre os diferentes órgãos da planta ao longo do tempo, ou do seu desenvolvimento (Poorter & Nagel 2000).

Durante a fase inicial do seu ciclo de vida, faz parte das estratégias de estabelecimento das espécies (como as aqui estudadas, com tamanho pequeno, pouca biomassa e baixos custos respiratórios) um investimento em altura e no desenvolvimento de novas folhas. Contudo, com o passar do tempo, as plantas devem formar tecidos de sustentação (caule) e de aquisição de água e nutrientes (raiz) para suprir as demandas das folhas do novo indivíduo em formação (inclusive com maiores taxas respiratórias em cada órgão que está crescendo, junto com os custos de manutenção) e com isso as taxas de crescimento caem, seguindo provavelmente uma mudança de partição de biomassa entre os diferentes órgãos.

Em relação à razão raiz : parte aérea, experimentos pioneiros na década de 60 mostraram que em plântulas de espécies arbóreas ela aumenta com o passar do tempo, enquanto para espécies herbáceas esta razão diminui (Ledig & Perry 1966 *apud* Poorter & Nagel 2000) indicando alterações na partição de biomassa entre esses diferentes órgãos semelhantes às que podem ter ocorrido com as plantas estudadas.

Com exceção de *Piptadenia gonoacantha*, as plântulas crescidas em CO<sub>2</sub> elevado apresentaram maiores taxas de crescimento relativo em altura no início e menores no final dos

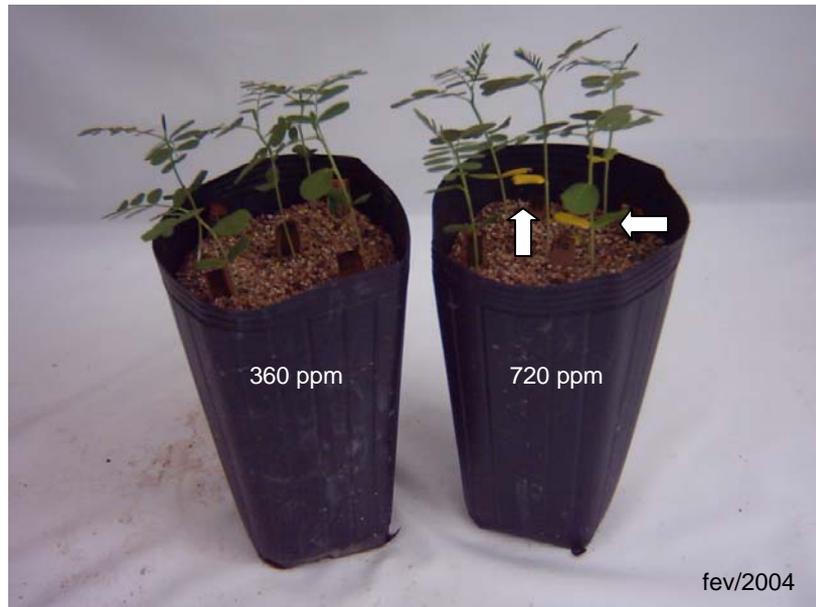
experimentos. Um dos principais efeitos de concentrações elevadas de CO<sub>2</sub> no crescimento das plantas reside numa aceleração do crescimento inicial das mesmas (Hättenschwiler 1997, Würth *et al.* 1998, Centritto *et al.* 1999) e essa aceleração, de certa forma, pode também acelerar o desvio ontogenético sofrido pelas espécies estudadas, como mostra a Figura 3.2. Poorter & Navas (2003) mencionam o decréscimo na área foliar específica (AFE, discutido adiante) como um dos principais fatores para explicar esse decaimento na taxa de crescimento relativo (em massa no caso desse trabalho) sob alto CO<sub>2</sub>.

Conforme já mencionado, os maiores valores para as taxas de crescimento relativo em altura (Fig. 3.2) e seu incremento devido ao CO<sub>2</sub> elevado apareceram nas fases iniciais do estabelecimento das plântulas, assim como os maiores incrementos percentuais para biomassa, as maiores alturas e taxas de crescimento relativo iniciais foram observados para as espécies mais iniciais na sucessão, *Sesbania virgata* e *Schizolobium parahyba*. Da mesma forma que as maiores taxas de crescimento e respostas mais intensas ao CO<sub>2</sub> elevado são observadas no início do desenvolvimento das plantas, são também encontradas no início do desenvolvimento do ecossistema, nas pioneiras, chamando a atenção para uma repetição de comportamento quanto ao desenvolvimento em diferentes escalas – plântula e ecossistema – na floresta.

No início do experimento com a espécie *Sesbania virgata* notou-se, por exemplo, uma aceleração da senescência dos cotilédones no tratamento com CO<sub>2</sub> elevado (Figura 4.1). Körner (2004) sugere que a elevação da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> acarretará num *turnover* mais rápido das árvores sendo as de ciclo de vida mais curto (as pioneiras) as mais afetadas (assim como os cotilédones da própria pioneira).

Além disso, em experimentos de longo prazo com espécies arbóreas, o aumento inicial detectado na biomassa pode não só estabilizar, como decair após um ano. Em florestas naturais, os efeitos iniciais de uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> declinam rapidamente com o passar do tempo (Hättenschwiler 1997, Poorter & Pérez-Soba 2002, Körner 2006), assim como o verificado

para as plântulas estudadas em relação à taxa de crescimento relativo em altura (ao longo do experimento e em relação ao CO<sub>2</sub> elevado – Fig. 3.2) e ao acúmulo de biomassa em CO<sub>2</sub> elevado nas pioneiras, que se perde ao longo do gradiente de estratégias de regeneração (Tab.3.5).



**Figura 4.1.** Plântulas de *Sesbania virgata* com 28 dias após a embebição e 21 dias de tratamentos com CO<sub>2</sub> ressaltando a senescência mais rápida dos cotilédones no tratamento com atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> (720 ppm) em relação ao CO<sub>2</sub> ambiente (360 ppm).

De forma geral, na fase de vida estudada (estabelecimento) as plantas alocaram mais biomassa para as folhas (Fig. 3.10), investindo no processo de fixação de carbono (Poorter & Pérez-Soba 2002). Esse investimento provavelmente se deslocará para o caule ao longo da vida das plantas, já que se tratam de espécies arbóreas com lenho (Poorter & Nagel 2000). Nas espécies mais iniciais na sucessão, como *Sesbania virgata* e *Schizolobium parahyba*, com um ciclo de vida mais rápido, observa-se já um maior investimento em biomassa nos ramos, talvez como prenúncio dessa mudança de comportamento (desvio ontogenético) por parte da planta.

Em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> mudanças na partição de matéria seca entre os órgãos dependem fortemente das condições experimentais, da fase de crescimento das plantas e de suas características morfológicas. Embora os tratamentos com CO<sub>2</sub> não tenham alterado a porcentagem de investimento de biomassa nos diferentes compartimentos (raiz, caule e folhas) conforme o esperado (Stulen & Den Hertog 1993, Poorter & Pérez-Soba 2002), uma tendência de aumento da razão raiz : parte aérea (Tab. 3.5), ou seja, de maior investimento nas raízes e menor nas folhas e caule (juntos), foi observado para as plantas crescidas em alto CO<sub>2</sub>. Um comportamento deste tipo permitiria à planta explorar um maior volume de solo e assim adquirir mais água e nutrientes, o que seria esperado que ocorresse de fato, caso a teoria do “equilíbrio funcional” valesse para diferentes concentrações de CO<sub>2</sub>, assim como tem sido proposto para luz, água e nutrientes (Poorter & Nagel 2000).

Segundo essa teoria, formulada inicialmente por Brouwer (1962, 1963 *apud* Poorter & Nagel 2000) as plantas alocam sua biomassa entre os diferentes órgãos de tal maneira que a taxa de crescimento da planta é sempre máxima (por isso teoria do equilíbrio “funcional”) sob determinadas condições ambientais. Isto é, quando o ganho de carbono nos ramos está prejudicado por um baixo nível de recursos acima do solo, como luz e CO<sub>2</sub>, as plantas direcionam mais biomassa para caules e folhas. Da mesma forma, em baixos níveis de recursos abaixo do solo, como H<sub>2</sub>O e nutrientes, a biomassa é direcionada às raízes. Assumindo que o órgão envolvido na aquisição do recurso tem prioridade sobre a utilização deste recurso, essa regulação pode ser facilmente explicada, principalmente em condições limitantes (Brouwer 1962). Em baixa luz, por exemplo, o pouco carbono fixado na folha tende a ficar ali mesmo e não ser exportado para caules e raízes e por isso, nesta situação, geralmente ocorre uma maior partição de biomassa para as folhas, como encontrado por Souza & Válio (2003).

Esta flexibilidade em relação à partição de biomassa por parte das plantas pode ser vista como adaptativa, já que permite às plantas capturar mais dos recursos que mais fortemente limitem

o seu crescimento (Poorter & Nagel 2000) influenciando no estabelecimento das espécies nas diferentes condições ambientais e no cenário climático previsto para este século. Sob condições de CO<sub>2</sub> elevado e limitantes em água e/ou nutrientes, por exemplo, ocorre geralmente um aumento da razão raiz : parte aérea (Stulen & Den Hertog 1993).

Os valores mais elevados encontrados para a razão raiz : parte aérea em *Dalbergia nigra* em relação às outras espécies devem-se a uma maior partição de biomassa para as raízes e menor no caule, conseqüência provável das infecções por bactérias simbiotes fixadoras de nitrogênio (Stulen & Den Hertog 1993) hospedadas pela espécie. A quantidade de nódulos, inclusive, aumentou consideravelmente no tratamento com CO<sub>2</sub> elevado (dados não mostrados).

Concomitantemente com o aumento do comprimento das raízes (Pritchard *et al.* 1999) foi encontrado, em atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>, um aumento na massa dos nódulos de bactérias simbiotes fixadoras de nitrogênio (Stulen & Den Hertog 1993). Esses pesquisadores indicam que nessas condições a fixação desse elemento nas plantas é favorecida e baseados na influência do CO<sub>2</sub> elevado no funcionamento de micorrizas sugerem que a alocação de carbono nas raízes deve aumentar (apesar da necessidade de mais experimentos).

Embora a quantidade de nódulos encontrada tenha sido bem inferior, o mesmo aconteceu com *Sesbania virgata*, explicando pelo menos parte dos motivos pelos quais a diferença de biomassa entre os tratamentos se restringiu às raízes e caules nessa espécie e entre caules e folhas em *Schizolobium parahyba*.

Além disso, a área foliar específica (AFE), parâmetro relacionado à capacidade de interceptação de luz pela folha (Poorter & Pérez-Soba 2002) mostrou sensíveis diferenças dentro do grupo de espécies (Tab. 3.6). Apesar dos menores valores, *Sesbania virgata* foi a única espécie que mostrou incrementos para esse parâmetro e para a razão de área foliar (e conseqüentemente negativos para a massa foliar específica), aumentando, em alto CO<sub>2</sub>, sua capacidade de

interceptação de luz pela folha e de tecido fotossintético por biomassa de planta. Isto, segundo a teoria do “equilíbrio funcional”, exigiria um maior investimento nas raízes.

Os maiores incrementos percentuais de biomassa atingidos pela espécie *S. virgata* estão provavelmente correlacionados com suas maiores taxas fotossintéticas e de crescimento relativo iniciais, além dos maiores incrementos percentuais na área foliar específica e razão de área foliar em CO<sub>2</sub> elevado (Tab. 3.6). *Schizolobium parahyba*, também com respostas significativas quanto ao aumento de biomassa sob CO<sub>2</sub> elevado, apresentou dentre esses quatro fatores apenas elevadas taxas fotossintéticas.

Numa compilação de diversos trabalhos, a área foliar específica diminuiu em média 13 % com o dobro de CO<sub>2</sub> (350 e 700 ppm) (Poorter & Pérez-Soba 2002). Mais especificamente - 6 % para espécies cultivadas, - 20 % para espécies herbáceas silvestres e - 14 % para espécies arbóreas (Pritchard *et al.* 1999), valores muito próximos da média obtida neste trabalho (- 15 %) para as outras espécies que não *Sesbania virgata*. No presente trabalho se detectou um gradiente de respostas espécie-específico entre as espécies secundárias iniciais, que se estende para a espécie secundária tardia (*Hymenaea courbaril*) quando é considerado o incremento percentual da área foliar da planta pela sua biomassa total, em alto CO<sub>2</sub> (Tab. 3.6).

Embora espécies cultivadas mostrem aumentos na área foliar média por planta da ordem de + 37 %, espécies herbáceas silvestres + 15 % e espécies arbóreas + 14 %, plantas crescidas em CO<sub>2</sub> elevado normalmente apresentam menor área foliar por grama de folha, devido a um aumento da espessura do parênquima palissádico e acúmulo de amido e outros carboidratos não estruturais (açúcares solúveis, e.g.) no mesofilo. Esses metabólitos respondem inclusive por uma retroinibição da fotossíntese e explicam, pelo menos em parte, porque o estímulo no crescimento das plantas em alto CO<sub>2</sub> não é diretamente proporcional ao estímulo da fotossíntese (Pritchard *et al.* 1999, Luo *et al.* 1999, Poorter & Pérez-Soba 2002).

Esse acúmulo de biomassa no mesofilo faz com que a área foliar específica (AFE) diminua e a massa foliar específica (MFE) aumente como obtido para as plantas estudadas (com exceção de *Sesbania virgata*, que apresentou, além de incrementos percentuais positivos para AFE e negativos para a MFE, i.e. o inverso, incrementos percentuais na área foliar da planta toda bem acima dos valores mencionados na literatura).

Como respostas possivelmente mais relacionadas à expansão do que à divisão celular, ocorrem também aumentos na espessura da lâmina foliar levando ao incremento na massa foliar específica, já mencionado. Estas alterações (*morphological upregulation*) decorrem normalmente de aumentos no mesofilo e no calibre dos vasos condutores, importantes determinantes das taxas fotossintéticas e da capacidade de transporte dos fotoassimilados (Pritchard *et al.* 1999).

Os valores absolutos e as alterações quanto à AFE, MFE e RAF encontradas nas plantas estudadas (Tab. 3.6.) certamente respondem pelas diferentes respostas fotossintéticas, de crescimento e estabelecimento apresentadas pelas espécies.

*Sesbania virgata*, por exemplo, investiu mais na sua capacidade de interceptação de luz pela folha (AFE) e no tecido fotossintético por biomassa de planta (RAF), mas “economizou” no investimento do aparato fotossintético (ou outra estrutura) por área de folha (MFE) quando em alto CO<sub>2</sub>, enquanto todas as outras espécies decaíram para os primeiros e aumentaram para o último parâmetro, mostrando padrões de resposta claramente diferentes. Como pioneira, essa espécie na floresta (ou melhor na sua borda) deve se estabelecer rapidamente e os dados obtidos indicam que, no cenário climático previsto para as próximas décadas, esse grupo funcional pode se beneficiar nesse sentido.

No entanto, da mesma maneira que *Sesbania virgata* apresentou aumento em AFE, mostrou reduções em MFE, ou possivelmente uma regulação morfológica negativa ou “*morphological downregulation*” (o que seria o inverso de *morphological upregulation*). Embora *Sesbania virgata*, diferentemente das outras espécies, não tenha mostrado qualquer redução da atividade de

carboxilação da Rubisco e baixa redução no transporte de elétrons (Tab. 3.4), i.e., poucos indícios de que esteja passando por um processo de regulação negativa da bioquímica ou *biochemical downregulation* (pelo menos em relação aos parâmetros bioquímicos avaliados), a redução em MFE indicou que a espécie possa ter diminuído seu investimento no aparato fotossintético por área de folha, explicando de certa forma, porque *Sesbania virgata* apresentou os menores incrementos percentuais médios ao longo do experimento da assimilação líquida de CO<sub>2</sub> com fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante, em alto CO<sub>2</sub>, durante o experimento (Tab. 3.3).

As outras espécies, ao contrário, embora tenham mostrado uma tendência de queda da atividade de carboxilação da Rubisco e transporte de elétrons à medida que se avança no gradiente de estratégias de regeneração, mostraram também incrementos em MFE, indicando uma *morphological upregulation* que provavelmente compensou a tendência mencionada acima e respondeu pelos maiores incrementos percentuais de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> em alto CO<sub>2</sub>, mostrados pelas mesmas (Tab. 3.3).

É possível também que a redução da MFE em *Sesbania virgata* signifique uma baixa concentração de amido e açúcares solúveis no mesofilo das plantas dessa espécie em alto CO<sub>2</sub>, por conta dos fortes drenos existentes (também no grupo funcional) como as elevadas taxas de crescimento e acúmulo de biomassa. Do ponto de vista de sinalização ambiental, conforme mencionado por Souza & Válio (2003) o aumento de AFE e RAF poderiam ser respostas ao sombreamento. No caso das demais espécies estudadas neste trabalho, estas mostraram um aumento em MFE, o que pode estar relacionado a um acúmulo de carboidratos não estruturais como a sacarose, ou compostos de reserva como o amido no mesofilo, respondendo pela tendência de redução da taxa de carboxilação da Rubisco e transporte de elétrons (*biochemical downregulation*) verificado para as mesmas e discutidos a seguir.

## Fotossíntese

Maiores valores para eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm) em espécies mais iniciais na sucessão e menores para espécies mais avançadas (Fig. 3.4) foram também encontrados para *Croton urucurana* (uma pioneira) e *Cariniana legalis* (uma secundária tardia) por Ribeiro *et al.* (2005) e Oliveira (2006).

Uma queda acentuada no último ponto de coleta em *Sesbania virgata*, também verificada para os valores de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, condutância e transpiração, principalmente no tratamento com CO<sub>2</sub> ambiente, foi provavelmente fruto de uma infecção por um fungo (*Ouidio* sp), de ocorrência natural na espécie e retardado pelo tratamento com CO<sub>2</sub> elevado (Figs. 1.2, 3.4., 3.5.a e 4.2). Por esse motivo os dados referentes a esta coleta foram retirados do cálculo dos parâmetros médios para assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, eficiência de transpiração instantânea e eficiência intrínseca de uso da água.

Os valores relativamente baixos para atividade fotoquímica potencial observados em *Hymenaea courbaril* no início do experimento (Fig. 3.4.e) foram possivelmente um sinal de um amadurecimento completo mais tardio do aparato fotossintético nessa espécie (Aidar *et al.* 2002, Santos *et al.* 2004).

Excetuando-se o ocorrido com a espécie pioneira e a secundária tardia, as espécies mostraram estabilidade quanto à eficiência quântica potencial do fotossistema II ao longo do experimento, garantindo, durante o período, uma eficiência de captura, ou de uso da luz, estável e sem indícios de fotoinibição, como encontrado também por Ribeiro *et al.* (2005).



**Figura 4.2.** Plântulas de *Sesbania virgata* com 48 dias após a embebição e 41 dias de tratamentos com CO<sub>2</sub> ressaltando a infecção por fungo – *Ouidio* sp – mais acentuada (tons mais esbranquiçados) no tratamento com CO<sub>2</sub> ambiente (360 ppm) em relação à atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> (720 ppm).

Aparentemente, a assimilação líquida de CO<sub>2</sub> no ponto de saturação, a transpiração de água e a relação entre a concentração interna de CO<sub>2</sub> no mesófilo e a concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>) “acompanharam” a condutância estomática (Farquhar & Sharkey 1982) ao longo do experimento para todas as espécies e as relações entre esses parâmetros mais a eficiência de transpiração instantânea e a eficiência intrínseca de uso da água parecem ser universais entre as espécies estudadas.

Com o CO<sub>2</sub> elevado, as plantas em geral fecham os estômatos ou reduzem o seu número (Pivetta 2002, Costa 2002) e com isso reduzem a perda de água por transpiração, mantendo

elevadas as taxas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub>. Com isso, as plantas obtêm maior eficiência de uso da água (Tabela 1.2, Figura 1.2) conforme o verificado para as plantas estudadas (Tabela 3.3), em Aidar *et al.* (2002) e Oliveira (2006) (Tabela 4.1). Além da elevação das taxas fotossintéticas e da eficiência de uso da água, outras respostas consistentes com as respostas a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> são o aumento da concentração de carboidratos não estruturais, o aumento da eficiência de uso do nitrogênio, uma diminuição da concentração de nutrientes na folha e na planta e um aumento nas taxas de respiração para espécies cultiváveis e diminuição para espécies nativas perenes (Luo *et al.* 1999, Poorter & Pérez-Soba 2002, Sage 2002). Para mais informações ver Ainsworth & Long (2004).

Com exceção de pontos isolados, como no final do experimento com a espécie *Sesbania virgata*, não houve difusão diferencial do CO<sub>2</sub> entre os tratamentos para as diferentes espécies face à constância e ausência de diferença nos valores para Ci/Ca ao longo dos experimentos (Figs. 3.5-3.9 letra f). Isso garantiu para as plantas crescidas em alto CO<sub>2</sub>, uma maior concentração interna de CO<sub>2</sub> no mesófilo e com isso maiores taxas fotossintéticas, mesmo com menores condutâncias estomáticas.

Espécies pioneiras são espécies que sob altas intensidades luminosas apresentam altas taxas fotossintéticas, portando inclusive mecanismos adaptados a resolver problemas como a elevação de temperatura através de elevadas taxas transpiratórias (Bazzaz & Pickett 1980, Nogueira *et al.* 2004, Ribeiro *et al.* 2005). Sendo a capacidade fotossintética ( $A_{max}$ ) o valor máximo de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> como resposta a valores também elevados de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (ver item 2.5.b), foram as espécies mais iniciais na sucessão as que apresentaram os maiores percentuais de incremento desse parâmetro nas plantas crescidas em CO<sub>2</sub> elevado em relação ao CO<sub>2</sub> ambiente (Tab. 3.4). Como em áreas abertas esperam-se intensidades luminosas elevadas, com as mudanças climáticas as espécies pioneiras poderão se beneficiar, também nesse sentido, das elevações nas concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub>.

**Tabela 4.1.** Valores obtidos em outros trabalhos com plantas brasileiras. As letras remetem à comparações entre os tratamentos.

Sp	360	720		grupo funcional	autor
	$A_{med}$				
<i>Croton ururana</i>	18,3 <sup>a</sup>	25,0 <sup>b</sup>	+ 37 %	Pioneira	Oliveira 2006
<i>Hymenaea courbaril</i>	8,5 <sup>a</sup>	14,5 <sup>b</sup>	+ 71 %	secundária tardia	Aidar <i>et al.</i> 2002
<i>Cariniana legalis</i>	4,5 <sup>a</sup>	13,9 <sup>b</sup>	+ 209 %	secundária tardia	Oliveira 2006
	$ETI_{med}$				
<i>Croton urucurana</i>	7,8 <sup>a</sup>	8,9 <sup>a</sup>	+ 14 %	Pioneira	Oliveira 2006
<i>Cariniana legalis</i>	2,5 <sup>a</sup>	11,5 <sup>b</sup>	+ 360 %	secundária tardia	Oliveira 2006
	$EUAi_{med}$				
<i>Croton urucurana</i>	27,4 <sup>a</sup>	76,1 <sup>b</sup>	+ 178 %	Pioneira	Oliveira 2006
<i>Cariniana legalis</i>	57,0 <sup>a</sup>	182,5 <sup>b</sup>	+ 220 %	secundária tardia	Oliveira 2006

Quanto ao fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante ( $FFFA_{sat}$ ), *Hymenaea courbaril* mostrou valores maiores do que o calculado inicialmente, e *Schizolobium parahyba* e *Sesbania virgata* valores menores (Tab. 3.4). A infestação por fungos em *Sesbania virgata* no final do experimento pode ter interferido também nesses resultados finais apresentados pela planta.

Tanto *Sesbania virgata* como *Hymenaea courbaril* mostraram aumentos em torno de 50 % para  $FFFA_{sat}$ . Esse tipo de resposta torna essas espécies mais tolerantes à radiação solar numa atmosfera enriquecida com  $CO_2$ , como a prevista para o final do século. Nesse caso, pressões seletivas possivelmente atuarão de diferentes formas nas duas espécies. *Sesbania virgata* já ocupa nichos com elevadas intensidades luminosas e um aumento no fluxo de fótons fotossinteticamente ativos saturante pressionaria a espécie apenas a entrar menos ainda no subosque da floresta,

enquanto *Hymenaea courbaril* seria mais fortemente pressionada, selecionada a sair do subosque da floresta.

Diferentemente, Körner (2006) sugere que ao abaixar o ponto de compensação à luz, concentrações elevadas de CO<sub>2</sub> permitirão às plantas entrar (e não sair) no subosque da floresta.

Apesar dos testes estatísticos não terem apontado diferenças significativas (exceto em *Hymenaea courbaril*) para a taxa de carboxilação máxima da Rubisco ( $V_{c \text{ max}}$ ) ou para a taxa de transporte máximo de elétrons ( $J_{c \text{ max}}$ ), uma tendência de maiores reduções percentuais desses valores, ou seja, de regulação negativa da fotossíntese (*biochemical downregulation*) numa atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>, provavelmente correlacionada com uma diminuição do conteúdo de nitrogênio foliar (ou aumento da razão C/N) foi observada à medida que se avança na sucessão (Tab. 3.4).

Enquanto *Dalbergia nigra* foi a espécie com os menores valores, *Hymenaea courbaril* foi a espécie com os maiores valores para  $V_{c \text{ max}}$  e  $J_{c \text{ max}}$ , indicando diferentes “comportamentos” bioquímicos mesmo entre espécies próximas no gradiente de estratégias de regeneração.

Corroborando o obtido, Kerstiens (1998, 2001) encontrou maiores aumentos percentuais na assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e na biomassa, menor redução percentual na razão área foliar por biomassa da planta (RAF) e maior redução no conteúdo de nitrogênio foliar em espécies mais tolerantes à sombra, i.e., secundárias tardias. Isto sugere que essas espécies, em relação ao cenário climático previsto para o futuro, estariam melhor adaptadas em termos de arquitetura e partição de biomassa e alocação de nitrogênio, características correlacionadas com a utilização de recursos normalmente limitantes em alto CO<sub>2</sub>, como luz, água e nutrientes.

Da mesma forma, estudando plântulas de espécies arbóreas tropicais crescidas sob atmosfera normal e enriquecida com CO<sub>2</sub> na borda de uma floresta tropical no Panamá com solos pobres, Lovelock *et al.* (1998) não encontraram diferenças no acúmulo de biomassa. Porém, reduções no índice de área foliar e nas concentrações de nitrogênio foliar foram observados. As

espécies secundárias iniciais mostraram maiores aumentos nas taxas fotossintéticas, no conteúdo de amido nas folhas e maiores reduções na razão área foliar por biomassa da planta e as secundárias tardias maior aumento na razão C/N (i.e., aumento de C ou diminuição de N).

Além das respostas mais intensas em termos de acúmulo de biomassa observadas pelas espécies mais pioneiras, concentrações elevadas de CO<sub>2</sub> atmosférico podem conferir, num futuro próximo, vantagens competitivas também para espécies de lianas lenhosas e árvores simbiontes (ou mutualistas) de organismos fixadores de nitrogênio devido a uma maior disponibilidade de carbono (Chambers & Silver 2004, Malhi & Phillips 2004).

Wurth *et al.* (1998) entretanto, ressaltam que sob o dossel da floresta as plantas no subosque geralmente operam a baixas intensidades luminosas e que sob alto CO<sub>2</sub>, o balanço de carbono na folha deve aumentar nessas condições devido à uma redução da fotorrespiração, aumento do rendimento quântico e redução do ponto de compensação de luz da fotossíntese (Long & Drake 1991) fazendo com que os efeitos relativos de uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> possam ser mais pronunciados em plantas operando próximas ao seu ponto de compensação de luz sob as atuais concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub>, como plântulas de espécies secundárias tardias ou de subosque.

### Considerações finais

Durante esse século, o que resta das florestas tropicais do planeta enfrentará impactos humanos diretos e alterações climáticas e atmosféricas não sentidas pelos ecossistemas naturais há pelo menos 20 milhões de anos (Malhi & Phillips 2004). Nesse contexto, o conhecimento das respostas fotossintéticas e de crescimento das plantas apresentam importância fundamental (Griffin & Seeman 1996, Körner 2006).

Nesse trabalho:

- i)* foi encontrado, durante a fase de estabelecimento de leguminosas arbóreas da Mata Atlântica, um gradiente de respostas para uma série de parâmetros ecofisiológicos que coincidem com o gradiente de estratégias de regeneração estudado, como mostra o quadro de respostas ecofisiológicas em uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> apresentadas pelos diferentes grupos funcionais ao longo do processo sucessional (Tab. 4.2);
- ii)* foi verificado um aumento na eficiência de uso da água, tanto sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> como ao longo do gradiente de estratégias de regeneração. Para a eficiência de transpiração instantânea (ETI) e eficiência intrínseca de uso da água (EUA<sub>i</sub>) diferentes percentuais de resposta foram encontrados para as plantas crescidas em alto CO<sub>2</sub> em relação as plantas crescidas em atmosfera ambiente. *Piptadenia gonoacantha*, uma espécie secundária inicial, apresentou os maiores valores (Tab. 3.3).

*iii*) as espécies mais iniciais na sucessão (*Sesbania virgata* e *Schizolobium parahyba*) apresentaram maiores valores médios para as taxas iniciais de crescimento relativo, para o número de folhas em torno dos 40 dias após a embebição, para a eficiência quântica do fotossistema II, para a assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, para a razão Ci/Ca e para o incremento percentual na capacidade fotossintética e no acúmulo de biomassa quando submetidas a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>. Mostraram também os menores valores médios para a eficiência intrínseca de uso da água e para os incrementos percentuais na assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, na eficiência intrínseca de uso da água e no decaimento da taxa de carboxilação máxima da Rubisco e de transporte máximo de elétrons. Os ciclos de vida mais curtos, as maiores densidades populacionais, as madeiras de menor densidade e o quadro oposto das espécies secundárias tardias aliam-se aos dados obtidos para compor o quadro para respostas ecofisiológicas em uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> apresentadas pelos diferentes grupos funcionais ao longo do processo sucessional (Tab. 4.2).

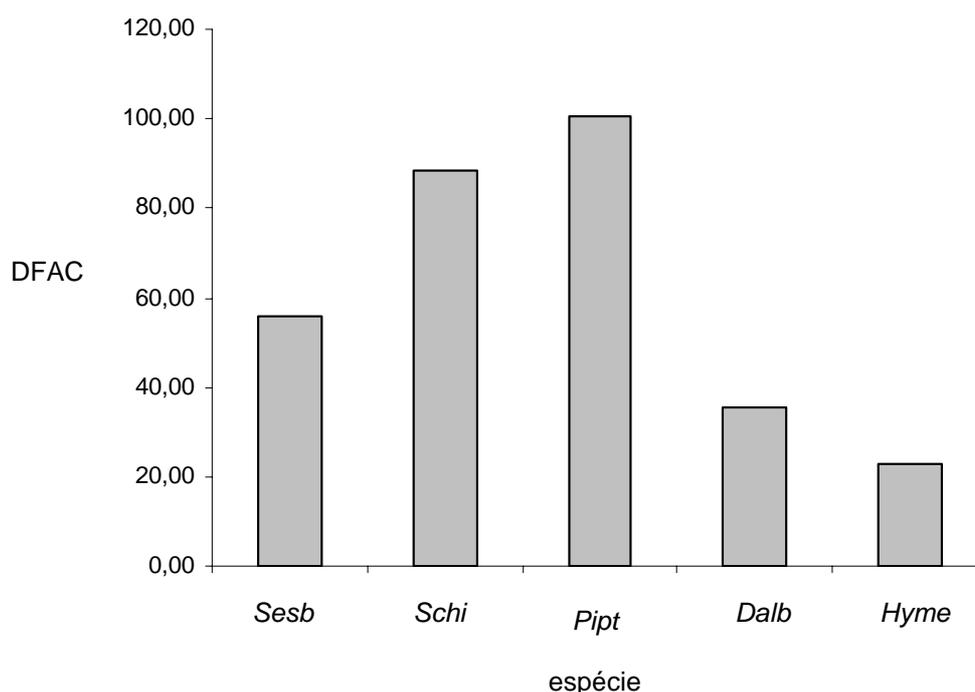
**Tabela 4.2.** Quadro de respostas ecofisiológicas à uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub> apresentadas pelos diferentes grupos funcionais ao longo do processo sucessional. TCR<sub>inicial</sub> - taxas iniciais de crescimento relativo; NF<sub>40d</sub> - número de folhas em torno dos 40 dias após a embebição; Fv/Fm - eficiência quântica potencial do fotossistema II; A - assimilação líquida de CO<sub>2</sub>; EUAi - eficiência intrínseca de uso da água; Ci/Ca - razão Ci/Ca; down reg - decaimento da taxa de carboxilação máxima da Rubisco e de transporte máximo de elétrons; t<sub>vida</sub> - ciclo de vida; dens pop - densidade populacional; dens mad - densidade da madeira; %<sub>inc</sub> A<sub>max</sub> - incremento percentual da capacidade fotossintética; %<sub>inc</sub> MS - incremento percentual no acúmulo de biomassa; %<sub>inc</sub> A - incremento percentual na assimilação líquida de CO<sub>2</sub>; e %<sub>inc</sub> EUAi - incremento percentual na eficiência intrínseca de uso da água em plantas submetidas a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>. + : valores menores; +++++ : valores maiores.

	PIONEIRA	SECUNDÁRIAS INICIAIS			SEC. TARDIA
	<i>Sesbania virgata</i>	<i>Schizolobium parahyba</i>	<i>Piptadenia gonoacantha</i>	<i>Dalbergia nigra</i>	<i>Hymenaea courbaril</i>
<b>TCR<sub>inicial</sub></b>	++++	++	+	+++	++
<b>NF<sub>40d</sub></b>	++++	+++	+++	+++	+
<b>Fv/Fm</b>	++++	+++	+++	+	++
<b>A</b>	++++	+++	++	+	++
<b>Ci/Ca</b>	++++	+++	++	+	++
<b>%<sub>inc</sub> A<sub>max</sub></b>	++++	++	+++	++	+
<b>%<sub>inc</sub> MS</b>	+++	++++	++	+	+
<b>dens pop</b>	++++	+++	++	++	+
<b>EUAi</b>	+	++	+++	++++	++++
<b>down reg</b>	+	+	+	++	+++
<b>%<sub>inc</sub> A</b>	+	+++	+++	+++	++++
<b>%<sub>inc</sub> EUAi</b>	+	++	++++	++	+++
<b>t<sub>vida</sub></b>	+	++	++	+++	++++
<b>dens mad</b>	+	+	++	+++	++++

iv) as diferentes estratégias para acúmulo de biomassa, assimilação de CO<sub>2</sub> e uso da água permitiram a criação de um índice, denominado de índice de *Desempenho Fisiológico em Alto CO<sub>2</sub>*, (DFAC) expresso pela fórmula:

$$\text{DFAC} = \frac{\%_{\text{inc MS}} \cdot \%_{\text{inc ETI}}}{\%_{\text{inc A}}}$$

sendo, %<sub>inc MS</sub> o aumento percentual de massa seca das plantas crescidas em alto CO<sub>2</sub> em relação às crescidas em CO<sub>2</sub> ambiente, %<sub>inc A</sub> o aumento percentual diferencial da assimilação líquida de CO<sub>2</sub> e %<sub>inc ETI</sub> o aumento percentual diferencial da eficiência de transpiração instantânea (A/E). A Figura 5.1 mostra o índice aplicado às espécies estudadas.



**Figura 5.1.** Índice de Desempenho Fisiológico em Alto CO<sub>2</sub> calculado para as espécies estudadas.

Com base nas diferentes estratégias para acúmulo de biomassa, assimilação de CO<sub>2</sub> e uso da água o índice de *Desempenho Fisiológico em Alto CO<sub>2</sub>* é possível avaliar, para o

cenário climático futuro (elevação da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub>, aumento de temperatura, diminuição de precipitação, ver Tabela 1.2), quais espécies estariam melhor adaptadas à sobrevivência em condições naturais, ou à utilização em projetos de restauração de áreas degradadas nessas novas condições, dentro inclusive de um contexto que vise a maior captação de carbono. Nesse caso, a espécie *Piptadenia gonoacantha* foi a espécie que apresentou o melhor desempenho, seguida de *Schizolobium parahyba*, *Sesbania virgata*, *Dalbergia nigra* e *Hymenaea courbaril*.

É importante lembrar que os dados e conclusões acima mencionados baseiam-se em experimentos com plântulas envasadas, que nem sempre podem ser extrapolados para o nível da árvore ou da comunidade. Para contornar esse problema os pesquisadores montaram, nos últimos anos, sistemas de enriquecimento de CO<sub>2</sub> de grande porte (8 – 30 m de diâmetro), chamados FACE (*Free Air Carbon Enrichment*), que permitiram estudar o efeito das concentrações elevadas de CO<sub>2</sub> nas plantas (e até mesmo em pequenos trechos de comunidades), em condições naturais, sem confinamento. Esses experimentos vieram a corroborar os resultados obtidos anteriormente em casas de vegetação e câmaras de topo aberto, com algumas poucas diferenças. Em experimentos com FACE, por exemplo, foram as árvores (provavelmente sem limitações por substrato e nutrientes) o grupo que mais respondeu às alterações nas concentrações atmosféricas de CO<sub>2</sub> (Ainsworth & Long 2004).

Além disso, Martins (2007) através de estudos sobre o uso e transporte de carbono e nitrogênio em plântulas, árvores jovens e adultas de *Hymenaea courbaril* demonstra comportamento modular para essa espécie. Nessa abordagem, revista por Hallé *et al.* (1978), a copa da árvore pode ser interpretada como uma população de plântulas. Se estas idéias estiverem corretas, os resultados obtidos para estas últimas (as plântulas) poderiam ser extrapolados com mais segurança para as plantas adultas.

Atualmente está claro que o grau de resposta à elevação atmosférica de CO<sub>2</sub> depende da capacidade de utilização pela planta dos fotoassimilados (carboidratos) “extras” para crescimento estrutural, ou do seu armazenamento em órgãos especializados, ou ainda da capacidade que a planta tem de transportar esses fotoassimilados (Pritchard *et al.* 1999, Poorter & Pérez-Soba 2002). Por isso plantas com taxas de crescimento relativo mais altas (Poorter 1993), ou com abundância de órgãos de armazenamento (como raízes tuberosas, i.e. drenos fortes) aclimatam menos ou apresentam maiores respostas à elevação na concentração atmosférica de CO<sub>2</sub>. Ao contrário, sob condições de estresse (escassez ou competição por nutrientes ou espaço aéreo/subterrâneo – situação natural) ou com drenos mais fracos, as respostas das plantas e até mesmo da comunidade, em termos de incremento de biomassa, pode ser reduzida (Körner 2006). Dentre os drenos existentes nas plantas, o mais importante atualmente é o lenho das espécies arbóreas devido a sua alta capacidade de armazenar carbono, retirando-o da atmosfera e compactando-o na forma de celulose. Daí a importância da densidade da madeira de cada espécie.

Frente ao problema da elevação das concentrações de gases que provocam o efeito estufa na atmosfera, soluções poderão ser encontradas procurando-se alternativas que sequestram CO<sub>2</sub> com maior eficiência ou então que mantenham o carbono capturado por mais tempo. Soluções deste tipo aliam-se às necessidades de conservação e de projetos de restauração de áreas degradadas para ressaltar a importância de dados ecofisiológicos a respeito do estabelecimento de plântulas, pertencentes a diferentes grupos funcionais ao longo da sucessão, sob atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>, como os aqui apresentados.

Dessa forma, pôde-se concluir que:

- I. as espécies estudadas apresentaram de fato diferenças sob alto CO<sub>2</sub>, com respostas dependentes do parâmetro analisado e da fase da vida da planta;
- II. as espécies estudadas apresentaram diferentes estratégias de estabelecimento, com diferentes fluxos de entrada de carbono e de utilização da água, que refletiram em diferentes percentuais de respostas à uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>. Uma série de parâmetros avaliados (Tab. 4.2) seguiu de forma contínua o gradiente de estratégias de regeneração adotado *a priori*, mais do que de forma compartimentada nos três grupos funcionais;
- III. projetos (de restauração de áreas degradadas ou não) que visem a captação, o seqüestro de carbono de forma sustentável e ambientalmente correta, devem considerar que, em longo prazo, as maiores taxas de seqüestro de carbono provavelmente ocorrerão de forma mais eficiente quando levamos em conta o conjunto das espécies se desenvolvendo na floresta, durante a sucessão, e não estas isoladamente;
- IV. os diferentes grupos funcionais garantem, no longo prazo, a estabilidade do seqüestro de carbono, pois espécies mais iniciais na sucessão apresentam maiores taxas de crescimento relativo, assimilação líquida de CO<sub>2</sub>, incremento percentual na capacidade fotossintética e no acúmulo de biomassa, maiores densidades populacionais e menores valores para redução do maquinário bioquímico fotossintético (aqui avaliado através da taxa de carboxilação da Rubisco e do transporte de elétrons), quando submetidas a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>. Porém, mostram também os menores valores para a eficiência intrínseca de uso da água e para os incrementos percentuais na assimilação de CO<sub>2</sub> e eficiência intrínseca de uso da água nessas condições. Além disso, espécies mais iniciais na sucessão apresentam ciclos

de vida mais curtos e madeiras de menor densidade, fazendo com que com o passar do tempo o carbono deixe de ser assimilado e transformado em biomassa pelas plantas pioneiras com maior rapidez e intensidade e passe a ser captado de forma mais lenta, porém mais duradoura e com maior potencial de resposta às mudanças climáticas que estão por vir, pelas espécies secundárias tardias.

- V. segundo o índice de *Desempenho Fisiológico em Alto CO<sub>2</sub>* (DFAC) apresentado nesse trabalho, a espécie *Piptadenia gonoacantha* foi a espécie melhor colocada e *Hymenaea courbaril* a pior. Atualmente, a escolha de espécies voltadas para a recuperação de áreas degradadas e seqüestro de carbono especificamente deve considerar uma avaliação da espécie como a proposta pelo índice DFAC, e que estas tenham crescimento rápido, madeira com densidade mediana a alta e que estejam em solo profundo e fértil. Ou seja, que tenham bons drenos para que respostas a uma atmosfera enriquecida com CO<sub>2</sub>, como as identificadas neste trabalho, se mantenham com o passar do tempo, aumentando e não diminuindo o nível de armazenamento de carbono na floresta.

## 5. Bibliografia

- Aidar, M.P.M., Godoy, R.F.L., Bergmann, J. & Joly, C.A. 2001. Atlantic Forest succession over calcareous soil – PETAR, SP. *Revista Brasileira de Botânica* 24: 455-469
- Aidar, M.P.M., Martinez, C.A., Costa, A.C., Costa, P.M.F., Dietrich, S.M.C. & Buckeridge, M.S. 2002. Effect of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on the establishment of seedlings of jatobá (*Hymenaea courbaril* L. Leguminosae-Caesalpinioideae). *Biota Neotropica* 2(1). (<http://www.biotaneotropica.org.br>)
- Aidar, M.P.M., Schmidt, S., Moss, G., Stewart, G. R. & Joly, C.A. 2003. Nitrogen use strategies of neotropical rainforest trees in threatened Atlantic Forest. *Plant, Cell and Environment* 26: 389-399
- Aidar, M.P.M., Schmidt, S., Stewart, G. R., Joly, C.A. & Buckeridge, M.S. *submetido*. Life cycle and the ecophysiology of nitrogen use in *Piptadenia gonoacantha* (Mart.) Macbr. (Leguminosae): approach for the classification of tropical forest trees into regeneration guilds.
- Ainsworth, E.A., Davey, P.A., Bernacchi, C.J., Dermody, O.C., Heaton, E.A., Moore, D.J., Morgan, P.B., Naidu, S.L., Yoora, H.S., Zhu, X.G., Curts, P.S., Long, S.P. 2002. A meta-analysis of elevated [CO<sub>2</sub>] effects on soybean (*Glycine max*) physiology and yield. *Global Change Biology* 8: 695-709
- Ainsworth, E.A. & Long, S.P. 2004. What have we learned from 15 years of free-air CO<sub>2</sub> enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO<sub>2</sub>. *Tansley Review. New Phytologist*: 1-21.
- Alcamo, J., Kreileman, G.J.J., Bollen, J.C., van den Born, G.J., Gerlagh, R., Krol, M.S., Toet, A.M.C. & de Vries, H.J.M. 1996. Baseline scenarios of global environmental change. *Global Environmental Change* 6: 261-303
- Ball, J.T., Woodrow, I.E., Berry, J.A. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environment conditions. *In*: Giggins, I. (ed.). *Progress in Photosynthesis Research*, Vol. IV, Martinus Nijhoff Publishers, Netherlands. pp. 221-224.
- Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R. & Spurr, S.H. 1998. *Forest Ecology*. 4<sup>th</sup> ed. John Wiley & Sons, Inc. 774 pp.
- Barros, F., Fiuza de Melo, M.M.R., Chiea, S.A.C., Kirizawa, M., Wanderley, M.G.L., Jung-Mendaçolli, S.L. 1991. Caracterização geral da vegetação e listagem das espécies ocorrentes. *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso* 1: 1-184

- Bazzaz, F.A. & Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecological and Systematics* 11: 287-310
- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell, Oxford.
- Bloom, A.J., Mooney, H.A., Björkman, O., Berry, J. 1980. Material and methods for carbon dioxide and water exchange analysis. *Plant, Cell and Environment* 3: 371-376
- Borges, E.E.L., Borges, R.C.G., Buckeridge, M.S. 2000. Alterações nas composições de carboidratos e de ácidos graxos em sementes de jacarandá-da-bahia osmocondicionadas. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 12(1): 10-16
- Braga, M.R., Aidar, M.P.M., Marabesi, M.A., Godoy, J.R.L. 2006. Effects of elevated CO<sub>2</sub> on the phytoalexin production of two soybean cultivars differing in the resistance to stem canker disease. *Environmental and Experimental Botany* 58: 85-92
- Brooks, A. & Farquhar, G.D. 1985. Effects of temperature on the CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta* 165: 397-406
- Brouwer, R. 1962. Distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal of Agricultural Sciences* 10: 399-408
- Brouwer, R. 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek aan Landbouwgewassen* 1963: 31-39
- Brown, N.D. 1993. The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a Bornean lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 9: 153-168
- Buckeridge, M.S. & Aidar, M.P.M. 2002. Carbon Sequestration in the Rain Forest: Alternatives Using Environmentally Friendly Biotechnology. *Biota Neotropica* 2(1). (<http://www.biotaneotropica.org.br>)
- Buckeridge, M.S. & Dietrich, S.M.C. 1996. Mobilisation of the raffinose family oligosaccharides and galactomannan in germinating seeds of *Sesbania marginata* Benth. (Leguminosae-Faboideae). *Plant Science* 117: 33-43
- Buckeridge, M.S., Santos, H.P. & Tiné, M.A.S. 2000. Mobilisation of storage cell wall polysaccharides in seeds. *Plant Physiology & Biochemistry* 38: 141-156
- Budowski, G. 1963. Forest succession in tropical lowlands. *Turrialba* 13(1): 42-44
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical american rain forest species in the light of successional processes. *Turrialba* 15: 40-42

- Budowski, G. 1970. The distinction between old secondary and climax species in tropical central american lowland forests. *Tropical Ecology* 11: 44-48
- von Caemmerer, S. & Farquhar, G.D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387
- von Caemmerer, S. 2000. Biochemical models of leaf photosynthesis. *Techniques in Plant Sciences* No 2. CSIRO 2000, Collingwood. 165 pp.
- Centritto, M., Lee, H.S.J. & Jarvis, P.G. 1999. Increased growth in elevated CO<sub>2</sub>: an early, short-term response? *Global Change Biology* 5: 623-633
- Ceulemans, R., Janssens, I.A. & Jach, M.E. 1999. Effects of CO<sub>2</sub> Enrichment on Trees and Forests: Lessons to be Learned in View of Future Ecosystem Studies. *Annals of Botany* 84: 577-590
- Clements, F.E. 1916. *Plant succession: An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst & Washington Publ., Washington. 242 pp.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 92(111): 1119-1144
- Costa, P.M.F. 2002. Efeitos da alta concentração de CO<sub>2</sub> sobre o metabolismo de reservas e estabelecimento de plântulas de jatobá de mata - *Hymenaea courbaril* L. var. *stilbocarpa* (Heyne) Lee & Langenheim - Caesalpinioideae. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas.
- Curtis, P.S. & Wang, X. 1998. A meta-analysis of elevated CO<sub>2</sub> effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113: 299-313
- Custódio F<sup>o</sup>, A. 1989. Flora da Estação Biológica da Boracéia: Listagem de espécies. *Revista do Instituto Florestal* 1: 161-99
- Chambers, J.Q. & Silver, W.L. 2004. Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forests to atmospheric change. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 463-476
- Daubenmire, R. 1968. *Plant communities. A textbook of plant synecology*. Harper & Row, New York.
- Denslow, J.S. 1980. Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica* 12(2): 47-55
- Douglas, R. 1875. Succession of species in forests. *Horticulturist* 30: 138-140
- Douglas, R. 1888. Succession of forest growths. *Garden and Forest* 2: 285-286
- Farquhar, G.D. & von Caemmerer, S. 1982. Modelling of photosynthetic responses to environmental conditions. *In: Lange, O.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (eds.)*.

Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology, new series, Vol. 12B. Springer-Verlag, Heidelberg. pp. 550-587.

Farquhar, G.D., von Caemmerer, S., Berry, J.A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta* 149: 78-90

Farquhar G.D. & Sharkey T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-345

Ferraz-Grande, F.G.A. & Takaki, M. 2001. Temperature Dependent Seed Germination of *Dalbergia nigra* Allem (Leguminosae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44(4): 401-404

Field, C.B. 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining habitat distribution of rain forest plants. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 343-358

Finegan, B. 1984. Forest Sucession. *Nature* 312: 109-114

Finegan, B. 1996. Pattern and process in Neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Tree* 11: 119-124

Gandolfi, S., Leitão Filho, H. F. & Bezerra, C. L. F. 1995. Levantamento florístico e caráter sucessional das espécies arbustivo-arbóreas de uma Floresta Mesófila Semidecídua no município de Guarulhos. *Revista Brasileira de Biologia* 55: 753-767

Gleason, H.A. 1937. The individualistic concept of the plant succession. *American Mid. Naturalist* 21: 92-110

Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. & Veblen, T.T. 1992. *Plant Sucession: Theory and Prediction*. Ed. Chapman and Hall, London. 348 pp.

Godoy, J.R.L. 2001. Estrutura e composição específica da Mata Atlântica secundária de encosta sobre calcário e filito, no Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, Iporanga, SP. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 57 pp.

Godoy, J.R.L., Marabesi, M.A., Aidar, M.P.M. & Buckeridge, M.S. 2005. Ecophysiology of tree species of the atlantic rain forest under enriched CO<sub>2</sub> atmosphere: a successional approach using different functional groups among the leguminosae. *In: II Conferência Regional sobre Mudanças Globais: América do Sul. Resumos, CD-ROM.*

Griffin, K.L. & Seemann, J.R. 1996. Plants, CO<sub>2</sub> and photosynthesis in the 21<sup>st</sup> century. *Chemistry & Biology* 3: 245-254

Hallé, F., Oldeman, R.A.A. & Tomlinson, P.B. 1978 *Tropical trees and forests*. Springer-Verlag, Berlin. 410 pp.

- Hättenschwiler, S., Miglietta, F. Raschi, A. & Körner, C. 1997. Thirty years of *in situ* tree growth under elevated CO<sub>2</sub>: a model for future forest responses ? *Global Change Biology* 3: 463-471
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecological and Systematics* 5: 25-37
- Horn, H.S. 1976. Sucession. *In: May, R.M. (ed.). Theoretical Ecology: Principles and Applications.* Sanders, Philadelphia. pp. 187-204.
- Houghton, R.A., Unruh, J.D., Lefebvre, P.A. 1993. Current land cover in the tropics and its potencial for sequestering carbon. *Global Biogeochemical Cycles* 7(2): 305-320
- Hubbel, S.P. & Foster, R.B. 1986. Canopy gaps and the dynamics of a neotropical Forest. *In: Crawley, M.J. (ed.). Plant Ecology.* Blackwell Scientific, Oxford. pp. 77-96.
- Kammesheidt, L. 2000. Some autoecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecologica* 21: 37-48
- Kerstiens, G. 1998. Shade-tolerance as a predictor of responses to elevated CO<sub>2</sub> in trees. *Physiologia Plantarum* 102: 471-480
- Kerstiens, G. 2001. Meta-analysis of the interaction between shade-tolerance, light environment and growth response of woody species to elevated CO<sub>2</sub>. *Acta Oecologica* 22: 61-69
- Kikvidze, Z., Armas, C. & Pugnaire, F.I. 2006. The effect of initial biomass in manipulative experiments on plants. *Functional Ecology* 20: 1-3
- Klein, R.M. 1979. Ecologia da flora e vegetação da Vale do Itajaí. *Sellowia* 31: 9-165
- Klein, R.M. 1980. Ecologia da flora e vegetação da Vale do Itajaí. *Sellowia* 32: 165-389
- Köhler, P., Ditzer, T. & Huth, A. 2000. Concepts for the aggregation of tropical tree species into functional types and the application to Sabah's lowland rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 591-602
- Körner, C. 1994. Biomass fractionation in plants: a reconsideration of definitions based on plant functions. *In: Roy, J. & Garnier, E. (eds.). A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions.* SPB Academic Publishing, The Hague. pp. 173-185.
- Körner, C. 2004. Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 493-498
- Körner, C. 2006. Plant CO<sub>2</sub> responses: an issue of definition, time and resource supply. *New Phytologist* 172: 393-411
- Körner, C. 1998. Tropical forests in a CO<sub>2</sub>-rich world. *Climatic Change* 39: 297-315

- Laurance, W.F., Oliveira, A.A., Laurance, S.G., Condit, R., Nascimento, H.E.M., Sanchez-Thorin, A.C., Lovejoy, T.E., Andrade, A., D'Angelo, S., Ribeiro, J.E. & Dick, C.W. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature* 428: 171-175
- Ledig, F.T., Perry, T.O. 1966. Physiological genetics of the shoot–root ratio. *In: Proceedings of the Society of American Foresters, October 1965. Society of American Foresters, Washington.* pp. 39-43.
- Leitão F<sup>o</sup>, H.F. (Org.) 1993. *Ecologia da Mata Atlântica em Cubatão (SP)*. Ed. UNESP/Ed. UNICAMP, São Paulo. 184 pp.
- Lima, R.A.F. 2005. Estrutura e regeneração de clareiras em Florestas Pluviais Tropicais. *Revista Brasileira de Botânica* 28(4): 651-670
- Long, S.P. & Bernacchi, C.J. 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations of photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany* 54(392): 2393-2401
- Long, S.P. & Drake, B.G. 1991. Effects of the long term elevation of CO<sub>2</sub> concentration in the field on the quantum yield of photosynthesis of the C<sub>3</sub> sedge, *Scirpus olneyi*. *Plant Physiology* 96: 221-226
- Long, S.P. & Hällgren, J.E. 1993. Measurements of CO<sub>2</sub> assimilation by plants in the field and laboratory. *In: Hall, D.O., Scurlock, J.M.O., Bolhar-Nordenkamp, H.R., Leegood, R.C., Long, S.P. (eds.). Photosynthesis and productivity in a changing environment: a field and laboratory manual. Chapman and Hall, London.* pp. 129-167.
- Lovelock, C.E., Winter, K., Mersits, R., Popp, M. 1998. Responses of communities of tropical tree species to elevated CO<sub>2</sub> in a forest clearing. *Oecologia* 116 (1-2): 207-218
- Luo, Y., Reynolds, J., Wang, Y. & Wolfes, D. 1999. A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO<sub>2</sub>]. *Global Change Biology* 5: 143-156
- Malhi, Y. & Phillips, O.L. 2004. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 359: 549-555
- Mantovani, W., Rodrigues, R.R., Rossi, L., Romaniuc Neto, S., Catharino, E.L.M. & Cordeiro, I. 1990. A vegetação na Serra do Mar em Salesópolis, SP. *In: Anais II Simpósio de Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira - Estrutura, função e manejo. Águas de Lindóia, SP. Academia de Ciências do Estado de São Paulo, São Paulo.* pp.348-84.
- Marabesi, M.A. 2007. Efeito do CO<sub>2</sub> elevado no crescimento inicial e na fisiologia da fotossíntese em plântulas de *Senna alata* L. (Roxb.). Dissertação de mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Margalef, R. 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona.

- Martins, M.C.M. 2007. Ecofisiologia do uso de reservas de carbono e nitrogênio ao longo do ciclo de vida de *Hymenaea courbaril* var. *stilbocarpa* (Heyne) Lee & Lang. (Leguminosae, Caesalpinioideae). Dissertação de mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- McCook, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: Causal models and theories, A Review. *Vegetatio* 110: 115-147
- Mendonça, R.R., Pompéia, S.L., Martins, S.E. 1992. A sucessão secundária de Mata Atlântica em Cubatão. *Revista do Instituto Florestal* 4: 131-138
- Nogueira, A., Martinez, C.A., Ferreira, L.L. & Prado, C.H.B.A. 2004. Photosynthesis and water use efficiency in twenty tropical tree species of differing succession status in a Brazilian reforestation. *Photosynthetica* 42(3): 351-356
- Noss, R.F. 2001. Beyond Kyoto: Forest Management in a Time of Rapid Climate Change. *Conservation Biology* 15(3): 578-590
- Oberbauer, S.F. & Strain, B.R. 1984. Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest trees. *Photosynthesis Research* 5: 227-232
- Oldeman, R.A.A. 1983. Tropical rain forest, architecture, silvigenesis and diversity. *In*: Sutton, S.L., Whitmore, T.C. & Chadwick, A.C. (Eds.). *Tropical rainforest: Ecology and Management*. Blackwell Scientific Publ. pp.139-150.
- Oldeman, R.A.A. 1990. *Forests: Elements of Silvology*. Springer-Verlag. Berlin.
- Oliveira, E.A.D. 2006. Efeitos de três concentrações de CO<sub>2</sub> sobre a fisiologia e partição de biomassa no crescimento inicial de *Croton urucurana* Baill e *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze, numa simulação climática futura. Monografia de bacharelado, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 56pp.
- Ometto, J.P.H.B., Nobre, A.D., Rocha, H.R., Artaxo, P., Martinelli, L.A. 2005. Amazonia and the modern carbon cycle: lessons learned. *Oecologia. Concepts, Reviews and Syntheses*.
- Peters, R.L. & Darling, J.D. 1985. The greenhouse effect and nature reserves. *Bioscience* 35: 707-715
- Petit, J.R., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J.M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V.M., Legrand, M. Lipenkov, V.Y., Lorius, C., Pepin, L., Ritz, C., Saltzman, E., Stievenard, M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399: 429-436
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: An Evolutionary interpretation. *The American Naturalist* 110: 107-119

- Pickett, S.T.A. 1983. Differential adaptation of tropical tree species to canopy gaps and its role in community dynamics. *Tropical Ecology* 24(1): 68-84
- Pivetta, M. 2002. O jatobá contra a poluição. *Revista Pesquisa FAPESP* 80.
- Poorter, H. & Nagel, O. 2000. The Role of Biomass Allocation in the Growth Response of Plants to Different Levels of Light, CO<sub>2</sub>, Nutrients and Water: a Quantitative Review. *Australian Journal of Plant Physiology* 27: 595-607
- Poorter, H. & Navas, M.L. 2003. Plant growth and competition at elevated CO<sub>2</sub>: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157: 175-198
- Poorter, H. & Pérez-Soba, M. 2001. The growth response of plants to elevated CO<sub>2</sub> under non-optimal environmental conditions. *Oecologia* 129(1): 1-20
- Poorter, H. & Pérez-Soba, M. 2002. Plant Growth at Elevated CO<sub>2</sub>. *In*: Mooney, H.A. & Canadell, J.G. (eds.). *The Earth system: biological and ecological dimensions of global environmental change*, Vol. 2. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester. pp. 489-496.
- Poorter, H. 1993. Interspecific Variation in the Growth Response of Plants to an Elevated Ambient CO<sub>2</sub> Concentration. *Vegetatio* 104/105: 77-97
- Press, M.C., Brown, N.D., Barker, M.G. & Zipperlen, S.W. 1996. Photosynthetic responses to light in tropical rain forest tree seedlings. *In*: Swaine, M.D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO/Parthenon, Paris/Carnforth. pp. 41-58.
- Pritchard, S., Rogers, H., Prior, S. & Peterson, C. 1999. Elevated CO<sub>2</sub> and plant structure: a review. *Global Change Biology* 5: 807-837
- Reich, P.B, Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Science*: 164(3 Suppl.): 143-164
- Reis, A., Zambonim, R.M., Nakazono, E.M. 1999. Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal. *Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica* 14. 42 pp.
- Ribeiro, R.V., Souza, G.M., Oliveira, R.F. & Machado, E.C. 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botânica*: 28(1): 149-161
- Ridloch, I., Grace, J., Fashehun, F.E., Ridloch, B. and Lapidó, D.O. 1991a. Photosynthesis and successional status of seedlings in a tropical semideciduous rain forest in Nigeria. *Journal of Ecology* 79: 491-504

- Ridloch, I., Lehto, T. & Grace, J. 1991b. Photosynthesis of tropical tree seedlings in relation to light and nutrient supply. *New Phytologist* 119: 137-147
- Rolim, S.G., Couto, H.T.Z., Groke, P. 1992. Análise estrutural de fragmentos de mata atlântica em diferentes estádios sucessionais. *Revista do Instituto Florestal* 4: 152-157
- Sage, R.F. 2002. How Terrestrial Organisms Sense, Signal, and Response to Carbon Dioxide. *Integrative and Comparative Biology* 42: 469-480
- Sampaio, P.D. 1997. Florística e Estrutura de Floresta Atlântica Secundária - Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul, Ilha Grande, RJ. Dissertação de mestrado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Santos, H.P. & Buckeridge, M.S. 2004. The Role of the Storage Carbon of Cotyledons in the Establishment of Seedlings of *Hymenaea courbaril* Under Different Light Conditions. *Annals of Botany* 94(6): 819-830
- Santos, H.P., Purgato, E., Mercier, H. & Buckeridge, M.S. 2004. The Control of Storage Xyloglucan Mobilization in Cotyledons of *Hymenaea courbaril* L. *Plant Physiology* 135: 287-299
- Schneider, E.D. & Kay, J.J. 1997. Ordem a partir da desordem: a termodinâmica da complexidade biológica. *In: Murphy, M.P & O'Neill, L.A.J. (org.). "O que é vida?" 50 anos depois. Especulações sobre o futuro da biologia.* Ed. UNESP, São Paulo. pp.187-201
- Schrödinger, E. 1944. *What is life ? The Physical Aspect of the Living Cell.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Sharkey, T.D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C3 plants: physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review* 51: 53-341
- Siegenthaler, U., Stocker, T.F., Monnin, E., Luthi, D., Schwander, J., Stauffer, B., Raynaud, D., Barnola, J.M., Fischer, H., Masson-Delmotte, V., Jouzel, J. 2005. Stable carbon cycle-climate relationship during the late Pleistocene. *Science* 310: 1313-1317
- Silva, A.F. & Leitão-F<sup>o</sup>, H.F. 1982. Composição florística e estrutura de um trecho de mata atlântica de encosta no município de Ubatuba (São Paulo, Brasil). *Revista Brasileira de Botânica* 5: 43-52
- Silvestrini, M. 2000. Fotossíntese e acúmulo de biomassa em plantas jovens de duas espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos (pioneira x climácica) de uma floresta estacional semidecidual. Dissertação de mestrado, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas. 114 pp.
- Simms, A. & Reid, H. 2006. *Up in smoke ? Latin America and the Caribbean. The threat from climate change to the environment and human development.* New Economics Foundation, London, 48 pp. ([www.neweconomics.org](http://www.neweconomics.org))

- Souza, G.M. & Buckeridge, M.S. 2004. Sistemas complexos: novas formas de ver a Botânica. *Revista Brasileira de Botânica* 27(3): 407-419
- Souza, A.P. 2003. Efeito do CO<sub>2</sub> no crescimento, desenvolvimento e metabolismo de carboidratos na cana de açúcar (*Saccharum* sp). Trabalho de Conclusão de Curso. (Graduação em Ciências Biológicas) - Universidade Metodista de São Paulo. Orientador: Marcos Silveira Buckeridge.
- Souza, R.P. & Válio, I.F.M. 2003. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. *Revista Brasileira de Botânica* 26(1): 35-47
- Spurr, S.H. 1952. Origin of the concept of Forest Succession. *Ecology* 33(3): 426-427
- Stilling, P.D. 1999. *Ecology: theories and applications*. 3<sup>rd</sup> ed. Prentice-Hall, Inc., Upper Saddle River, NJ. 638 pp.
- Stone, L. & Ezrati, S. 1996. Chaos, cycles and spatiotemporal dynamics in plant ecology. *Journal of Ecology* 84: 279-291
- Strauss-Debenedetti, S. & Bazzaz, F.A. 1991. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different successional position. *Oecologia* 87: 377-387
- Stulen, I. & Den Hertog, J. 1993. Root growth and functioning under CO<sub>2</sub> enrichment. *Vegetatio* 104/105: 99-115
- Swaine, M.D. & Whitmore, T.C. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86
- Swaine, M.D. (ed.) 1996. *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man & the Biosphere Series, vol. 18. UNESCO/Parthenon, Carnforth and New York. 340 pp.
- Tabarelli, M.; Villani, J.P.; Mantovani, W. 1993a. Estrutura, composição florística e dinamismo de floresta secundária na encosta Atlântica, SP. *In* Anais do I Congresso Florestal Panamericano. Curitiba. p. 340-343.
- Tabarelli, M.; Villani, J.P.; Mantovani, W. 1993b. Aspectos da sucessão secundária em trecho de floresta atlântica no Parque Estadual da Serra do Mar, SP. *Revista do Instituto Florestal* 5: 99-112
- Tabarelli, M. 1997. *A Regeneração da Floresta Atlântica Montana*. Tese de doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Tabarelli, M., Villani, J.P. & Mantovani, W. 1994. Estudo Comparativo da Vegetação de Dois Trechos de Floresta Secundária no Núcleo Santa Virgínia, Parque Estadual da Serra do Mar, S.P. *Revista do Instituto Florestal* 6: 1-11
- Taiz, L. & Zeiger, E. 1998. *Plant Physiology*. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.

- Tilman, D. 1985. The resource ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist* 125: 827-852
- Tiné, M.A.S., Cortelazzo, A.L. & Buckeridge, M.S. 2000. Xyloglucan mobilisation in cotyledons of developing plantlets of *Hymenaea courbaril* L. (Leguminosae-Caesalpinoideae). *Plant Science* 154: 117-126
- Turnbull, M.H. 1991. The effect of light quantity and quality during development on the photosynthetic characteristics of six Australian rain forest species. *Oecologia* 87: 110-117
- Walker, L.R. & Chapin III, F.S. 1987. Interactions among process controlling successional change. *Oikos* 50: 131-135
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology* 35: 1-22
- West, D.C., Shugart, H.H. & Botkin, D.B. 1981. *Forest succession: Concepts and applications*. Springer-Verlag, New York. 517 pp.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of the forests trees. *Ecology* 70(3): 536-538
- Whitmore, T.C. 1990. *An Introduction to tropical rain forests*. Oxford University Press, New York.
- Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. *In*: Swaine, M.D. (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. UNESCO/Parthenon, Paris/Carnforth. pp. 3-39.
- Würth, M.K.R., Winter, K. & Körner, C. 1998. *In situ* responses to elevated CO<sub>2</sub> in tropical forest understorey plants. *Functional Ecology* 12: 886-895

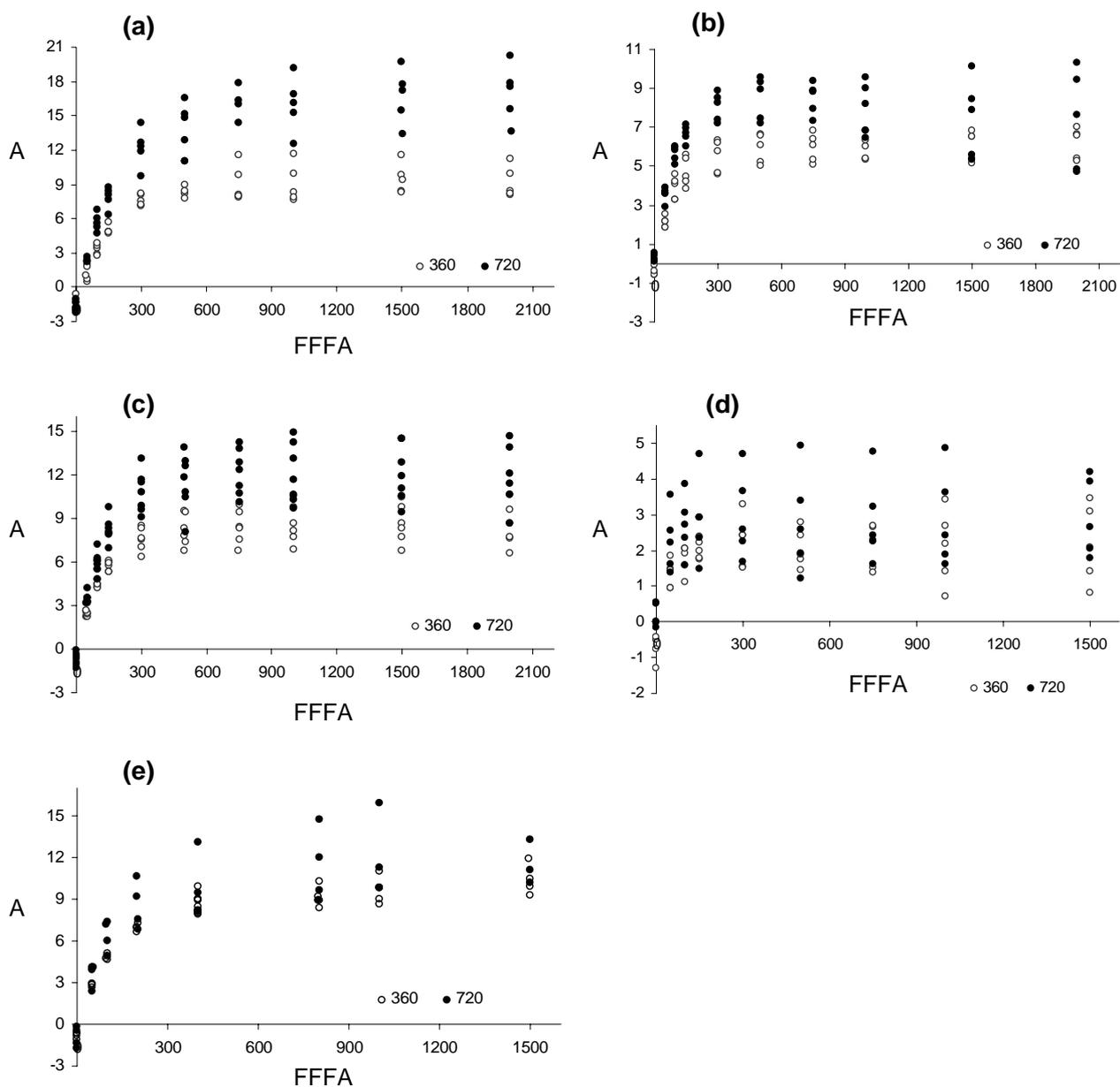
# Anexo 1

O aparelho PAM 2000, da Walz, utilizado para as medidas de eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm), foi ajustado para as características de cada planta. A partir do *default* (tecla 0) na tela de medidas do aparelho, cada espécie teve suas medidas realizadas conforme as modificações apresentadas na Tabela A1.

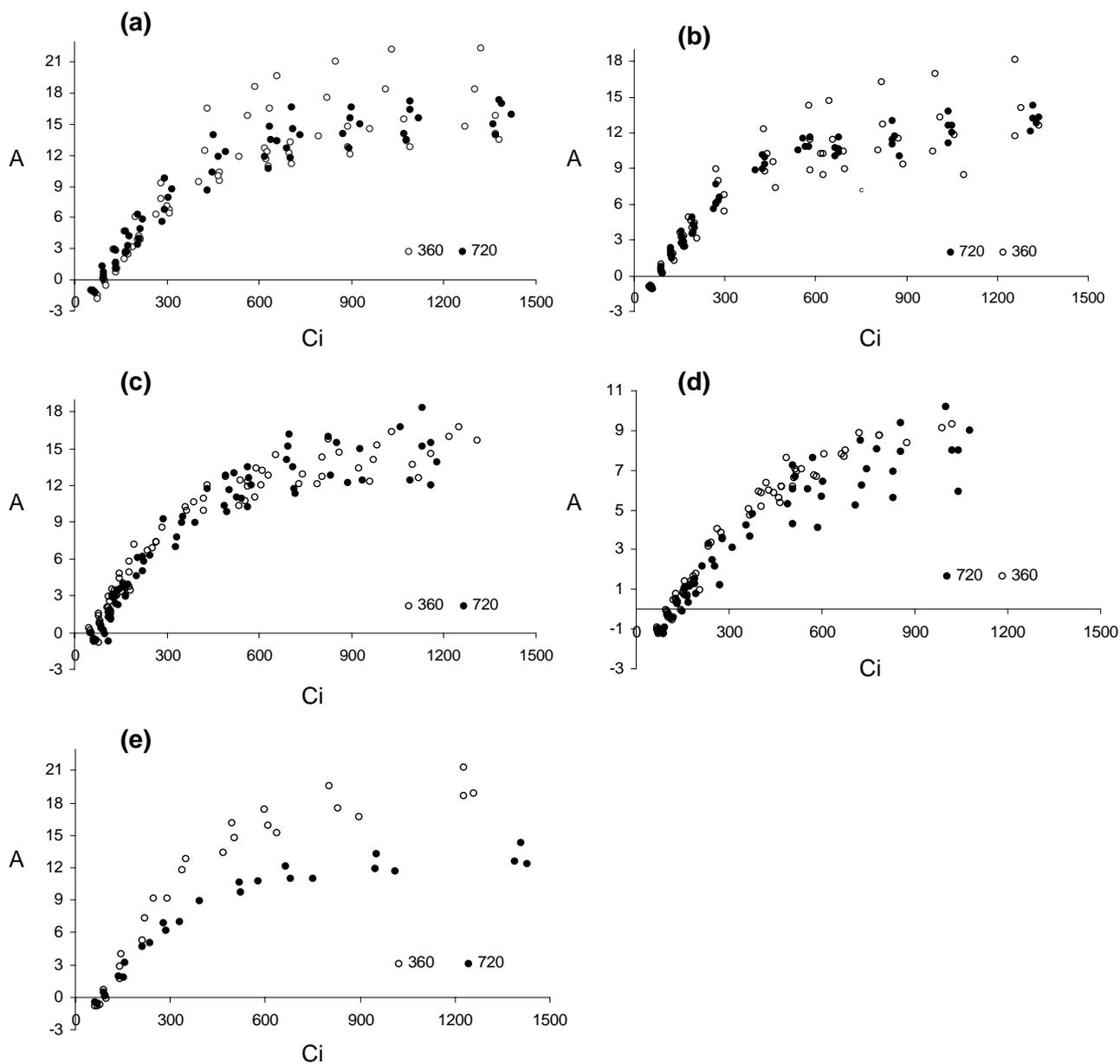
**Tabela A1.** Modificações, a partir do *default* (tecla 0), na tela de medidas do aparelho PAM 2000 (Walz), utilizado para medidas de eficiência quântica potencial do fotossistema II (Fv/Fm).

<i>light measurements</i>		
	<b>intensidade do pulso de luz para avaliação da fluorescência mínima (Fo)</b>	<b>gain</b>
<i>Sesbania virgata</i>	5	2
<i>Schizolobium parahyba</i>	5	2
<i>Piptadenia gonoacantha</i>	5	2
<i>Dalbergia nigra</i>	1	6
<i>Hymenaea courbaril</i>	6	1
<i>saturation pulse</i>		
	<b>intensidade do pulso de luz para avaliação da fluorescência máxima (Fm)</b>	<b>duração (0,1segs.)</b>
<i>Hymenaea courbaril</i>	7	6

# Anexo 2



**Figura A2.1.** Curvas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) versus fluxo de fótons fotossinteticamente ativos (FFFA –  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) para *Sesbania virgata* (a), *Schizolobium parahyba* (b), *Piptadenia gonoacantha* (c), *Dalbergia nigra* (d) e *Hymenaea courbaril* (e) ao final dos experimentos .



**Figura A2.2.** Curvas de assimilação líquida de CO<sub>2</sub> ( $A - \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) versus concentração intercelular de CO<sub>2</sub> no mesófilo foliar ( $C_i - \text{ppm}$ ) para *Sesbania virgata* (a), *Schizolobium parahyba* (b), *Piptadenia gonoacantha* (c), *Dalbergia nigra* (d) e *Hymenaea courbaril* (e) ao final dos experimentos.