

**UNIVERSIDADE DE ÉVORA**

**DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA**

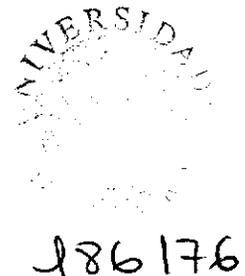


**Impacto das mudanças no ambiente sobre a produtividade de cobertos arbóreos:**

**O aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera.**

**PROVA COMPLEMENTAR DE DOUTORAMENTO EM CIÊNCIAS DO AMBIENTE**

Carla Maria Matos Nóbrega



**Orientador:** Doutor Tomaz Jorge da Silva Moreira

**Co-orientador:** Doutora Maria Manuela Coelho Cabral Ferreira Chaves

**ÉVORA  
2005**

*...os fluxos informativos ... circulam pelas malhas da rede de auto-estradas vegetais que ligam as raízes afundadas no chão às folhas que revestem a árvore e na calma descansam ou ao vento se balouçam.*

**(José Saramago “O homem duplicado”, 2002)**

## **AGRADECIMENTOS**

A todos os que me ajudaram na elaboração deste trabalho expresso a minha gratidão, em particular:

- Aos cientistas Tomaz Moreira, Professor Catedrático Jubilado da Universidade de Évora, meu orientador, e Maria Manuela Chaves, Professora Catedrática do Instituto Superior de Agronomia da Universidade Técnica de Lisboa (ISA/UTL), minha co-orientadora, pela cedência de bibliografia, extraordinária orientação e os valiosos conhecimentos que me transmitiram durante a correcção da versão inicial deste trabalho.

Ao cientista João Santos Pereira, Professor Catedrático do ISA/UTL, pela cedência de bibliografia. E ainda pela total disponibilidade que manifesta sempre que solicito colaboração profissional.

Às colegas e amigas, Helena Marques (Direcção Geral dos Recursos Florestais), Dulce Brito e Cidália Peres (Estação Agronómica Nacional), Amélia Palma e Teresa David (Estação Florestal Nacional) por todo o apoio manifestado, sempre que solicitado.

# ÍNDICE

Página

<b>RESUMO</b>	<b>iii</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>v</b>
<b>LISTA DE ABREVIATURAS, SÍMBOLOS E UNIDADES</b>	<b>vii</b>
<b>LISTA DE FIGURAS</b>	<b>ix</b>
<b>LISTA DE TABELAS</b>	<b>xiii</b>
<b>I. INTRODUÇÃO</b>	<b>1</b>
<b>II. CARACTERIZAÇÃO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS</b>	<b>6</b>
2.1. Introdução	6
2.2. Aumento do teor global de CO <sub>2</sub> na atmosfera	10
2.3. Aquecimento global	13
<b>III. MÉTODOS EXPERIMENTAIS E DEDUTIVOS</b>	<b>16</b>
3.1. Introdução	16
3.2. Métodos experimentais	16
3.2.1. Câmaras e estufas com controlo ambiental	16
3.2.2. Câmaras de topo aberto ( <i>Open Top Chambers</i> , OTCs)	17
3.2.3. Sistemas de exposição a atmosferas enriquecidas em CO <sub>2</sub> (FACE)	20
3.2.4. Locais enriquecidos naturalmente em CO <sub>2</sub>	22
3.3. Métodos dedutivos	23
3.3.1. Modelos de simulação	23
<b>IV. IMPACTO DA ACÇÃO COMBINADA ENTRE CO<sub>2</sub> ELEVADO E STRESSE AMBIENTAL NA PRODUTIVIDADE DA VEGETAÇÃO LENHOSA</b>	<b>27</b>
4.1. Introdução	27
4.2. Efeitos do CO <sub>2</sub> elevado no metabolismo do carbono	29
4.2.1. Fotossíntese	29
4.2.2. Respiração	46
4.2.3. Crescimento	50
4.3. Efeitos do CO <sub>2</sub> elevado nas relações hídricas	56
<b>V. CONCLUSÕES</b>	<b>71</b>
<b>BIBLIOGRAFIA</b>	<b>74</b>

## RESUMO

### **Impacto das mudanças no ambiente sobre a produtividade de cobertos arbóreos: O aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera.**

A antecipação de quase uma semana do início da estação anual de crescimento da vegetação lenhosa da zona temperada do Hemisfério Norte, entre 40 e 70 ° N de latitude foi detectada desde 1980, e tem sido considerada um dos primeiros sinais do aquecimento global ( $0,6 \pm 0,2$  °C) do planeta, durante o século XX. Tal acréscimo tem sido atribuído, em grande parte, ao aumento da concentração de gases com efeito de estufa (GHGs) na atmosfera, tais como o vapor de água (vH<sub>2</sub>O), o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), o metano (CH<sub>4</sub>), etc., resultante das actividades humanas. A concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera aumentou mais de 31 %, desde o início da Era Industrial em meados do século XVIII (280 ppmv) até final do século XX (370 ppmv). De acordo com as projecções mais recentes feitas pelo IPCC continuará a aumentar, podendo chegar a valores entre 400 e 540 ppmv por volta de 2050, e de 540 a 970 ppmv até ao final do século XXI, se não forem cumpridas as medidas de mitigação das emissões de GHGs estabelecidas no Protocolo de Quioto.

O impacto das mudanças no ambiente sobre a produtividade de cobertos arbóreos foi analisado com base em estudos feitos sobre a acção combinada entre a duplicação da concentração actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera com a temperatura do ar, irradiância solar, disponibilidade de água e de azoto no solo, no metabolismo do carbono e relações hídricas da vegetação lenhosa de regiões com climas temperado, incluindo o tipo mediterrânico. Tais estudos foram realizados no campo com árvores aclimatadas a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> utilizando sistemas FACE, câmaras de topo aberto (OTCs), locais próximo de fontes geológicas de CO<sub>2</sub>, e com plantas jovens em câmaras e estufas com ambiente controlado.

Os estudos apresentados demonstram que o crescimento de plantas C<sub>3</sub> em atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>, em geral, o dobro do teor actual, durante curtos períodos de tempo, em média, uma estação de crescimento, aumenta a taxa de assimilação de carbono, em cerca de 40 a 60 %, comparativamente às plantas desenvolvidas à concentração ambiente de CO<sub>2</sub>. Porém, o estímulo na fotossíntese é reduzido para 20 a 30 %, durante o crescimento em elevada concentração de CO<sub>2</sub> de médio e longo prazo, pelo menos em plantas lenhosas florestais, devido à regulação negativa da capacidade fotossintética. Durante a exposição de curto prazo a elevado teor de CO<sub>2</sub> ambiente, associada a secura severa temporária do solo, o estímulo na taxa de fotossíntese também é reduzido, em espécies lenhosas florestais, quer em condições naturais (por exemplo, na *Pinus taeda* L.), quer em ambiente controlado (e.g. *Castanea sativa* Mill.). A exposição de curto prazo, cerca de 4 meses, à duplicação do teor actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera, pode aumentar até cerca de 40 %, a produção de biomassa total de espécies lenhosas florestais da zona temperada, incluindo espécies mediterrânicas. Porém, tal estímulo é reduzido durante o crescimento prolongado destas plantas em atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>.

Os estudos apresentados também demonstram que a resposta de plantas lenhosas florestais a elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, associada a deficiência de azoto no solo também decresce. Por exemplo, a aclimação de médio prazo a elevado teor de CO<sub>2</sub> e défice de azoto, em ambiente controlado, não aumentou a taxa fotossintética de sobreiros jovens (*Quercus suber* L.), o que sugere que o impacto previsível da duplicação do teor actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera, será mínimo na produtividade desta espécie, em solos com deficiência de azoto, como ocorre em condições naturais. Todavia, a duplicação do teor actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera protege o aparelho fotossintético dos efeitos lesivos do aumento temporário da temperatura do ar e da irradiância solar, associados ou não à secura severa do solo, estimulando a actividade de mecanismos fotoprotectores, ao nível das folhas.

O aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera também reduz a abertura estomática (20 a 40 %) e a transpiração, o que tem efeitos positivos na eficiência de uso da água das plantas. Todavia, os estomas respondem menos ao aumento do teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera, quando o défice de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar é elevado, associado a stresse hídrico severo no solo.

**Palavras-chave:** Mudança climática global, aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, metabolismo do carbono, disponibilidade de azoto, secura, relações hídricas, estomas, *Castanea sativa* Mill., *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus* sp., *Liquidambar styraciflua* L., *Pinus* sp., *Quercus* sp.

## ABSTRACT

### **The impact of environmental changes on tree productivity: The increase of CO<sub>2</sub> concentration in the atmosphere.**

The mean annual growing season of temperate-zone trees at northern latitudes between 40 and 70° N begins earlier by ca. seven days. It was detected in the early 1980s and has been considered one of the first signs of the effects of global warming ( $0.6 \pm 0.2$  °C) of the Earth, during the 20<sup>th</sup> century. Part of this warming has been now attributed to the increase of the man-made greenhouse gas (GHGs) emissions to the atmosphere, like water vapour (vH<sub>2</sub>O), carbon dioxide (CO<sub>2</sub>), methane (CH<sub>4</sub>), etc. Since the middle of 18<sup>th</sup> century, when Industrial Era started to the end to the 20<sup>th</sup> century, the atmospheric CO<sub>2</sub> concentration increased by more than 31%, from 280 to 370 ppmv, and it will increase, substantially in the future, if the policies under Kyoto Protocol are not implemented. According to the projections made by the IPCC, the atmospheric CO<sub>2</sub> concentration can arise to values between 400 and 540 ppmv by 2050, and from 540 to 970 ppmv by the end of 21<sup>st</sup> century.

The impact of environmental changes on tree productivity was examined through the studies made about the combined action of the elevated CO<sub>2</sub> concentration in the atmosphere (ca. 700 ppmv) and other climate or/and ambient factors (temperature, solar irradiance, water deficits, nutrient limitation, particularly nitrogen) on carbon metabolism and water relations. These studies were made on the field with Temperate-zone and Mediterranean trees using several systems of CO<sub>2</sub> enrichment, namely FACE rings, Open Top Chambers (OTCs), CO<sub>2</sub> springs and controlled environment (growth chambers).

The studies presented in this work show that growing C<sub>3</sub> plants in enriched CO<sub>2</sub> environment, in general, the doubling of the present content, during short-term, on average, one annual growing season, increases the carbon assimilation rate by ca. 40 to 60 %, comparatively to plants growing at ambient [CO<sub>2</sub>]. However, at least in woody plants, this stimulation is reduced to 20 to 30 %, during either middle or long-term exposure to elevated [CO<sub>2</sub>], due to down-regulation of photosynthetic capacity. That stimulation is also reduced during short-term exposure to elevated [CO<sub>2</sub>] of woody plants, when combined with temporary severe soil drought, either in the field (e.g. *Pinus taeda* L.) or in controlled environment (e.g. *Castanea sativa* Mill.). The Temperate-zone and Mediterranean trees total biomass can increase up to 40 %, by the short-term exposure, about four months; to doubling present [CO<sub>2</sub>]. However, this stimulation declines after the first growing season in enriched CO<sub>2</sub> environments.

The studies presented in this work also show that under conditions of N deficiency, the response to elevated [CO<sub>2</sub>] of woody plants will also decrease. For example, it was observed that under middle-term acclimation to elevated [CO<sub>2</sub>] of *Quercus suber* L., plants with low N availability, did not show any increase of their photosynthetic rates. This suggests that in native ecosystems with low nitrogen availability, the impact of CO<sub>2</sub> enrichment may be insignificant on cork oak productivity. Nevertheless, elevated CO<sub>2</sub> protects the photosynthetic

apparatus against high temperatures and high irradiances in stressed or not stressed woody plants. Elevated CO<sub>2</sub> also stimulates the activity of photoprotective mechanisms of the leaves.

CO<sub>2</sub> enrichment also reduces stomatal aperture (20 to 40 %) and therefore transpiration. This has a positive effect on the water use efficiency of woody plants; however, in stressed woody plants, the stomata responses to elevated [CO<sub>2</sub>] in the atmosphere are lower, when vapour pressure deficits between leaves and the air are high.

**Key words:** Global change, elevated CO<sub>2</sub>, carbon metabolism, nitrogen availability, drought, water relations, stomata, *Castanea sativa* Mill., *Fagus sylvatica* L., *Fraxinus* sp., *Liquidambar styraciflua* L., *Pinus* sp., *Quercus* sp.

## Lista de abreviaturas, símbolos e unidades

Abreviatura	Designação
CFCs	clorofluorcarbonetos
C <sub>3</sub> F <sub>5</sub> HCl <sub>2</sub>	hidroclorofluorcarboneto 225ca
CH <sub>4</sub>	metano
CO	monóxido de carbono
CO <sub>2</sub>	dióxido de carbono
FACE	<i>Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment</i> , atmosferas enriquecidas em CO <sub>2</sub>
FCCC	<i>Framework Convention on Climate Change</i> , Convenção Quadro das Nações Unidas para as Mudanças Climáticas
GCMs	<i>General Circulation Models</i> , modelos de circulação geral
GHGs	<i>Greenhouse gases</i> , gases com efeito de estufa
GWP	<i>Global Warming Potential</i> , Potencial de aquecimento global
HCFCs	hidroclorofluorcarbonetos
H <sub>2</sub> S	gás sulfídrico
IMAGE 2	<i>Image stands for Integrated Model to Assess the Greenhouse Effect</i> , Modelo Integrado para Estabelecer o Efeito de Estufa
IPCC	<i>Intergovernmental Panel on Climate Change</i> , Painel Intergovernamental para as Mudanças Climáticas
IV	radiação infravermelha
L	litros
LIDAR	<i>Light Detection And Ranging</i>
NO <sub>x</sub>	óxidos de azoto
O <sub>3</sub>	ozono
OTCs	<i>Open Top Chambers</i> , câmaras de topo aberto
PAC	<i>Photosynthetic Acclimation to CO<sub>2</sub></i> , Modelo de Aclimação Fotossintética ao CO <sub>2</sub>
PFCs	perfluorcarbonetos
ppmv	partes por milhão por volume de ar
PSII	fotossistema II
RGR	taxa de crescimento relativo
Rubisco	ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase
RuBP	ribulose-1,5-bisfosfato
SF <sub>6</sub>	hexafluoreto de enxofre
SOD	superóxido dismutase
SO <sub>2</sub>	dióxido de enxofre
SRES	<i>Special Report on Emissions Scenarios</i>
vH <sub>2</sub> O	vapor de água

Símbolo	Designação	Unidade
ABA	ácido abscísico	
Ca <sup>++</sup>	iões livres de cálcio	
C <sub>i</sub>	concentração interna ou intercelular de CO <sub>2</sub> nas folhas	ppmv
DPV	défice de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar	kPa
F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub>	eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (PSII)	
g <sub>s</sub>	condutância estomática	mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
J <sub>máx</sub>	taxa máxima de transporte de electrões	μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
LAR	razão entre a área foliar e a massa seca da planta inteira	dm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup>
LMA	massa foliar específica (razão entre a massa seca e a área das folhas)	g m <sup>-2</sup>
LMR	razão da massa foliar (razão entre a massa seca das folhas e a massa seca da planta inteira)	g g <sup>-1</sup>
N <sub>área</sub>	teor de azoto das folhas por unidade de área foliar	g m <sup>-2</sup>
N <sub>massa</sub>	teor de azoto das folhas por unidade de massa foliar seca	g g <sup>-1</sup>
NUE	eficiência de uso de azoto das folhas	g MS g <sup>-1</sup> N
PPFD	irradiância fotossinteticamente activa ou densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente activos	μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
RMR	razão da massa da raiz (razão entre a massa seca da raiz e a massa seca da planta inteira)	g g <sup>-1</sup>
RSL <sup>1</sup>	limitação estomática relativa da fotossíntese	%
RWC <sub>pt</sub>	teor relativo em água na perda de turgescência	%
SLA	área foliar específica, razão entre a área e a massa seca das folhas	cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> ou dm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup>
SMR	razão da massa do caule (razão entre a massa seca do caule e a massa seca da planta inteira)	g g <sup>-1</sup>
TPU	Utilização de trioses-fosfato	μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
V <sub>cmáx</sub>	actividade ou eficiência máxima da Rubisco	μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
WUE	eficiência de uso da água	
ΔF/F' <sub>m</sub>	eficiência fotoquímica do fotossistema II (PSII)	
ε	módulo de elasticidade foliar na máxima hidratação	MPa
Θ <sub>sim</sub>	fracção de água simplástica	MPa
Ψ <sub>md</sub>	potencial hídrico foliar a meio do dia	MPa
Ψ <sub>pd</sub>	potencial hídrico foliar de madrugada	MPa
Ψ <sub>xmh</sub>	potencial osmótico foliar na máxima hidratação	MPa
Ψ <sub>xpt</sub>	potencial osmótico foliar na perda de turgescência	MPa

## Lista de Figuras

---

	Página
<b>Figura I.1.</b> Diagrama simplificado que ilustra o balanço termo-radiativo global da atmosfera. A radiação solar absorvida ( $235 \text{ Wm}^{-2}$ ) tem que ser equilibrada pela radiação infravermelha (IV) emitida para o espaço. Cerca de $1/3$ ( $107 \text{ Wm}^{-2}$ ) da radiação solar recebida é reflectida e a restante é absorvida pela superfície terrestre. A radiação infravermelha (IV) emitida para o espaço é absorvida pelos gases com efeito de estufa (GHGs) e pelas nuvens, mantendo a superfície da Terra cerca de $33 \text{ }^\circ\text{C}$ mais quente do que estaria na ausência de efeito de estufa (IPCC, 1994; 2001).	2
<b>Figura II.1.</b> Evolução do teor global de $\text{CO}_2$ na atmosfera nos últimos 160 000 anos (A), últimos 1 000 anos (B) e desde 1958 a 2000 (C) medido no Observatório de Mauna Loa, no Havai (Barnola <i>et al.</i> 1994; Keeling & Whorf, 1994; Neftel <i>et al.</i> 1994; Keeling <i>et al.</i> 1995 in Taiz & Zeiger, 2002).	10
<b>Figura II.2.</b> Variação da temperatura global do clima da Terra nos últimos 140 anos calculada em relação à média do período de 1961 a 1990 (IPCC, 2001).	13
<b>Figura III.1.</b> Câmaras de topo aberto de forma cilíndrica (A) construídas em polietileno ( <a href="http://cycas.cornell.edu/ebp/ebphilite.cham.html">http://cycas.cornell.edu/ebp/ebphilite.cham.html</a> ), pertencentes ao <i>Environmental Biology Program</i> , e octogonal (B) em vidro acrílico instalada no <i>Kennedy Space Center</i> (Florida) nos E.U.A ( <a href="http://www.serc.si.edu/carbon/CO2_SERCnewsletter_article.html">www.serc.si.edu/carbon/CO2_SERCnewsletter_article.html</a> ) e respectivos sistemas de fornecimento e controlo do teor elevado de $\text{CO}_2$ , utilizadas na experimentação do impacto das mudanças ambientais sobre a produtividade da vegetação lenhosa no campo.	19
<b>Figura III.2.</b> Anéis com 30 m de diâmetro da experiência FACE estabelecida na Floresta Experimental de Harshaw, em Wisconsin (E.U.A), ( <a href="http://aspensface.mtu.edu/">http://aspensface.mtu.edu/</a> ) para estudar os impactos do aumento da concentração atmosférica de $\text{CO}_2$ e de $\text{O}_3$ , na produtividade de várias espécies florestais, comparativamente aos respectivos teores ambientais	21
<b>Figura IV.1.</b> Assimilação de carbono de agulhas do ano da parte superior da copa de árvores de <i>Pinus taeda</i> L., expostos a $\text{CO}_2$ elevado e ambiente (580 e 380 ppmv), durante uma estação de crescimento, da experiência FACE estabelecida na Floresta Duke, nos E.U.A (Ellsworth, 1999).	30
<b>Figura IV.2.</b> Parâmetros fotossintéticos de folhas em expansão, no início da estação de crescimento, de árvores adultas de <i>Quercus pubescens</i> Willd., nas fontes geológicas de $\text{CO}_2$ de Bossoleto e Laiatico (H) e respectivos locais controlo (A), em Itália (Stylinski <i>et al.</i> 2000).	31

- Figura IV.3.** Eficiência fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) e eficiência quântica ( $\Delta F/F'_m$ ) do fotossistema II (PSII), irradiância fotossinteticamente activa incidente (PPFD) e temperatura (°C) de folhas adultas de sol da parte inferior da copa de azinheiras adultas (*Quercus ilex*) com défice hídrico natural no Verão e regadas que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> de Bossoleto (HS e HW) e no respectivo local controlo (AS e AW), em Itália (Chaves *et al.* 1995). 39
- Figura IV.4.** Taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano totalmente expandidas de sobreiros jovens (*Quercus suber* L.) durante a exposição de 14 meses a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350ppmv) e 25, 30 e 45 °C de temperatura, em ambiente controlado (Faria *et al.* 1996a). 40
- Figura IV.5-A.** Eficiência máxima da Rubisco ( $V_{cmáx}$ ), taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{máx}$ ) e capacidade de utilização de trioses-fosfato (TPU) de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco *et al.* 2002). 42
- Figura IV.5-B.** Limitação estomática relativa da fotossíntese (RSL<sup>1</sup>) de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco *et al.* 2002). 43
- Figura IV.5-C.** Teor total de hidratos de carbono solúveis e insolúveis de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco *et al.* 2002). 43
- Figura IV.5-D.** Concentrações de proteína solúvel, clorofila total e razão clorofila a/clorofila b de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco *et al.* 2002). 44
- Figura IV.6.** Défice de pressão de vapor de água entre as folhas e a atmosfera (DPV), irradiância fotossinteticamente activa (PPFD), taxa de assimilação de carbono de folhas do ano totalmente expandidas em CO<sub>2</sub> elevado e ambiente, de plantas jovens de *Fagus sylvatica* L., *Castanea sativa* Mill. e *Quercus robur* L., bem hidratadas (A) e submetidas a um curto período de stresse hídrico no solo (B) em estufas (Heath, 1998). 46

- Figura IV.7.** Taxas de respiração de manutenção expressas por área foliar (A) e massa foliar seca (B) de folhas do ano totalmente expandidas do topo (T) e da base (B) da copa de árvores adultas de *Pinus taeda* L., e *Liquidambar styraciflua* L., expostas a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (600 vs 400 ppmv) durante cerca de 3 anos, da experiência FACE "FACTS-1" nos E.U.A (Hamilton, Thomas & DeLucia, 2001). 49
- Figura IV.8.** Taxa de respiração de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto e aclimatados a teores elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco *et al.* 2002). 51
- Figura IV.9.** Teor total de hidratos de carbono solúveis (A) e taxa de respiração (B) das raízes de plantas jovens de *Fraxinus excelsior* L., *Quercus petraea* L., e *Pinus sylvestris* L., que cresceram em CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350 ppmv), durante 20 meses, em câmaras de topo aberto no campo (Crookshanks, Taylor & Broadmeadow, 1998). 55
- Figura IV.10.** Efeitos da acção combinada entre a exposição a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350 ppmv) e fertilização com 6 e 1  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  de azoto na eficiência de uso de azoto (NUE) das folhas (A) e na acumulação de biomassa total (B) de plantas jovens de *Fraxinus angustifolia* em ambiente controlado (Pereira & Chaves, 1998). 56
- Figura IV.11.** Vulnerabilidade do xilema ao embolismo em árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., e de *Quercus ilex* L., aclimatadas ao longo da vida a elevado teor de CO<sub>2</sub> atmosférico na fonte geológica de CO<sub>2</sub> em Bossoleto e teor ambiente no local controlo (Tognetti *et al.* 1999b). 59
- Figura IV.12.** Condutância estomática (g<sub>s</sub>) de folhas adultas de sol da parte inferior da copa de azinheiras adultas (*Quercus ilex*) em condições hídricas naturais e regadas que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> em Bossoleto (HS e HW) e no local controlo (AS e AW), em Itália (Chaves *et al.* 1995). 61
- Figura IV.13.** Aclimação estomática negativa à variação na concentração intercelular de CO<sub>2</sub> (c<sub>i</sub>) nas folhas, durante a 2<sup>a</sup> (A) e 3<sup>a</sup> (B) estações de crescimento de plantas jovens de *Quercus myrtifolia* Willd., aclimatadas a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350 ppmv) na atmosfera de OTCs, em condições naturais (Lodge *et al.* 2001). 64
- Figura IV.14.** Condutância dos estomas de folhas do ano totalmente expandidas de sobreiros jovens (*Quercus suber* L.), durante a exposição de 14 meses, a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350 ppmv) e 25, 30 e 45 °C de temperatura, em ambiente controlado (Faria *et al.* 1996). 65

**Figura IV.15.** Défice de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar (DPV), irradiância fotossinteticamente activa (PPFD) e condutância estomática de folhas do ano totalmente expandidas em CO<sub>2</sub> elevado e ambiente, de plantas jovens de *Fagus sylvatica* L., *Castanea sativa* Mill., e *Quercus robur* L., bem hidratadas (A) e submetidas a um curto período de stresse hídrico no solo (B), em estufas (Heath, 1998). 67

**Figura IV.16.** Eficiência de uso de água (WUE) instantânea, condutância estomática ( $g_s$ ) e potencial hídrico de madrugada e a meio do dia ( $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$ ) de agulhas do ano da parte superior da copa de árvores adultas de *Pinus taeda* L., expostas a CO<sub>2</sub> elevado versus ambiente (580 vs 380 ppmv), durante uma estação de crescimento, de Maio a Outubro, e teor de água do solo da experiência FACE estabelecida na Floresta Duke, nos E. U. A (Ellsworth, 1999). 69

## Lista de Tabelas

---

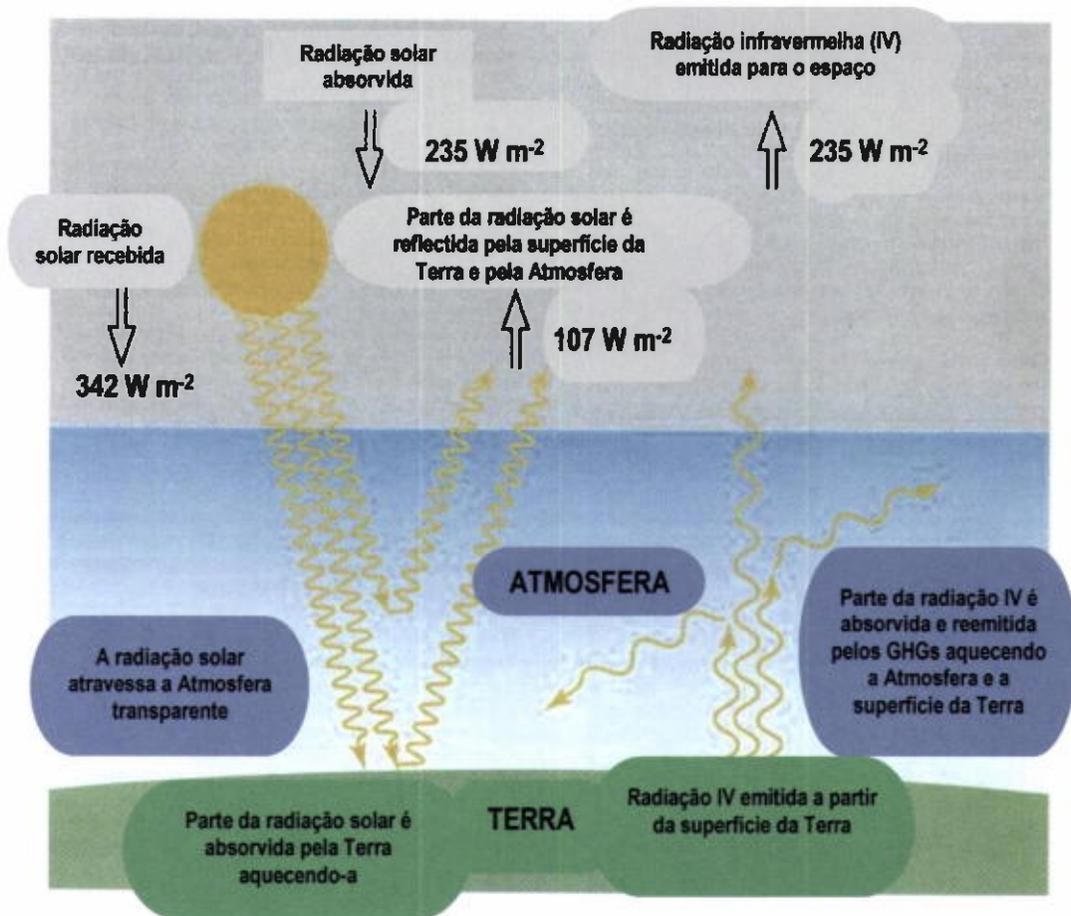
	Página
<b>Tabela IV.1.</b> Perda sazonal de condutividade hidráulica ( $K$ , %) de árvores adultas de <i>Quercus pubescens</i> Willd., e de <i>Quercus ilex</i> L., aclimatadas ao longo da vida a teores elevado e ambiente de $\text{CO}_2$ na atmosfera, respectivamente na fonte de $\text{CO}_2$ em Bossoleto e no local controlo, no centro de Itália (Tognetti <i>et al.</i> 1999b).	59
<b>Tabela IV.2.</b> Potencial hídrico de madrugada e a meio do dia ( $\Psi_{pd}$ e $\Psi_{md}$ ) determinado em folhas adultas de sol da parte inferior da copa de azinheiras ( <i>Quercus ilex</i> ) adultas que crescem na fonte geológica de $\text{CO}_2$ em Bossoleto e no local controlo com condições idênticas e teor ambiente de $\text{CO}_2$ , no centro de Itália (Chaves <i>et al.</i> 1995).	61
<b>Tabela IV.3.</b> Parâmetros das relações hídricas determinados em folhas de sol de azinheiras ( <i>Quercus ilex</i> L.) adultas com stresse hídrico que crescem na fonte geológica de $\text{CO}_2$ em Bossoleto e no local controlo (centro de Itália), durante um período de secura severa desde o fim da Primavera até meados do Verão (Tognetti <i>et al.</i> 1996).	62
<b>Tabela IV.4.</b> Parâmetros das relações hídricas determinados em agulhas do ano da parte superior da copa de árvores adultas de <i>Pinus taeda</i> L., expostas a $\text{CO}_2$ elevado <i>versus</i> ambiente (580 vs 380 ppmv) durante uma estação de crescimento, de Maio a Outubro, incluindo um período de secura severa no verão, do fim de Agosto a meados de Setembro, da experiência FACE estabelecida na Floresta Duke, nos E.U.A (Ellsworth, 1999).	70

## I. INTRODUÇÃO

O clima da Terra tem mudado ao longo do tempo, devido a fenómenos naturais, tais como, as variações na órbita descrita pela Terra em torno do Sol, que alteram o balanço de energia da Terra, e recentemente devido a causas antropogénicas, nomeadamente o aumento da concentração de gases com efeito de estufa (GHGs) na atmosfera, resultante do incremento no uso de combustíveis fósseis e da desflorestação de vastas regiões das zonas temperada (especialmente do Hemisfério Norte) e tropical. As mudanças climáticas induzidas pelas actividades humanas estão a ocorrer de uma forma rápida e sem precedentes, comparativamente às mudanças devido a fenómenos naturais, as quais se processam lentamente e com variações de sentido. A avaliação dos impactos no ambiente e no homem, das mudanças climáticas antropogénicas, bem como o estabelecimento de medidas de mitigação dos efeitos negativos de tais mudanças no clima da Terra, têm sido realizados à escala global e regional. Nestas medidas incluem-se a redução das emissões de GHGs e a remoção de parte do carbono acumulado na atmosfera, pela vegetação lenhosa, o qual é assimilado através da fotossíntese, principalmente pelas folhas das plantas, em particular das árvores, e acumulado na biomassa, especialmente na lenhosa, e no solo florestal.

Os GHGs acumulados na atmosfera, tais como o vapor de água ( $\text{vH}_2\text{O}$ ), o dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), o metano ( $\text{CH}_4$ ), etc., absorvem e reemitem radiação solar infravermelha, afectando o aquecimento da Terra (Figura I.1), por efeito de estufa natural (Santos, Forbes & Moita, 2002). Tal efeito é devido ao facto da atmosfera, embora assaz transparente à radiação solar (salvo as nuvens e os aerossóis), absorver em larga medida a radiação infravermelha emitida pela Terra, absorção que se transforma predominantemente em calor. Porém, a atmosfera também emite radiação infravermelha (IV). Com o sucessivo aumento da concentração de GHGs na atmosfera, a absorção de radiação infravermelha aumenta, e o equilíbrio termo-radiativo vai-se dando

a temperaturas da Terra cada vez mais elevadas, dado que a radiação solar efectivamente absorvida (a inicial menos a reflectida) está em equilíbrio com a radiação terrestre efectivamente emitida para o espaço (a inicial menos a absorvida) (Figura I.1). Importa ter presente as principais leis básicas (Stefan-Boltzmann, Wien e Beer).



**Figura I.1.** Diagrama simplificado que ilustra o balanço termo-radiativo global da atmosfera. A radiação solar absorvida ( $235 \text{ Wm}^{-2}$ ) tem que ser equilibrada pela radiação infravermelha (IV) emitida para o espaço. Cerca de 1/3 ( $107 \text{ Wm}^{-2}$ ) da radiação solar recebida é reflectida e a restante é absorvida pela superfície terrestre. A radiação infravermelha (IV) emitida para o espaço é absorvida pelos gases com efeito de estufa (GHGs) e pelas nuvens, mantendo a superfície da Terra cerca de  $33 \text{ }^{\circ}\text{C}$  mais quente do que estaria na ausência de efeito de estufa (IPCC, 1994; 2001).

O vapor de água é o gás com efeito de estufa (GHG) mais importante no balanço de energia da Terra, e o CO<sub>2</sub> é o GHG cuja concentração mais tem aumentado, ao longo do século XX, à taxa de cerca de 1 ppmv ano<sup>-1</sup> (Taiz & Zeiger, 2002), devido às actividades humanas. O teor corrente de CO<sub>2</sub> na atmosfera é de cerca de 370 ppmv, e de acordo com as projecções mais recentes feitas pelo Painel Intergovernamental para as Mudanças Climáticas (IPCC), a concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> continuará a aumentar durante este século, podendo alcançar valores entre 400 e 540 ppmv em meados do século XXI, e de 540 a 970 ppmv no final do século XXI (IPCC, 2001).

O incremento do teor de GHGs na atmosfera contribuiu, significativamente para o aumento de  $0,6 \pm 0,2$  °C da temperatura global média do clima da Terra, ao longo do século XX, à taxa de aproximadamente  $0,15 \pm 0,05$  °C década<sup>-1</sup> (IPCC, 2001). O aquecimento global tem sido correlacionado com o prolongamento da estação de crescimento anual das árvores das latitudes médias e elevadas, entre 40 e 70 ° do Hemisfério Norte, detectado nos anos 80 (Myneni *et al.* 1997). As projecções das alterações no clima devido às actividades humanas, até ao final do século XXI, baseadas em simulações feitas com modelos climáticos, incluindo os cenários de emissões de GHGs e de aerossóis (SRES) indicam que a estimativa do aumento da temperatura global média do clima da Terra correspondente à duplicação da concentração equivalente de CO<sub>2</sub> na atmosfera se situa na gama de 1,5 a 4,5 °C (IPCC, 2001; 2004). O aumento do teor total de vapor de água na camada da atmosfera mais próxima da Terra, devido ao aquecimento global, tem impactos na humidade do ar, cobertura de nuvens, precipitação e conseqüentemente no teor de água no solo. As simulações de tais efeitos na evolução das mudanças climáticas indicam que variam de região para região, em função da latitude, tendo cada hemisfério a sua individualidade (IPCC, 2001).

Em muitas regiões do mundo, as árvores terão provavelmente de resistir ou tolerar maior stresse climático/ambiental, devido aos efeitos da acção combinada entre

o aumento da temperatura do ar, elevada irradiância solar, maiores défices de água e de nutrientes minerais nos solos, como ocorre por exemplo, em ecossistemas de tipo Mediterrânico, em particular durante o Verão. O aumento do teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera pode compensar, pelo menos em parte, os impactos negativos da secura associada a elevadas temperatura ambiente e irradiância (Chaves *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 1996) na produtividade de plantas lenhosas florestais; porém, tal efeito não ocorre em plantas que crescem em solos com défice de nutrientes minerais (Poorter & Pérez-Soba, 2001), em particular de azoto (Maroco *et al.* 2002). Para prever o modo como as plantas irão responder às alterações ambientais, são feitas simulações com modelos matemáticos baseados em processos fisiológicos e utilizando os resultados da experimentação. Por exemplo, Luo, Field & Mooney simularam a resposta da fotossíntese em atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>, em função da relação entre o teor de azoto das folhas por unidade de massa foliar seca ( $N_{\text{massa}}$ ) e por unidade de área foliar ( $N_{\text{área}}$ ) e a massa foliar específica (LMA), com o modelo de Aclimação Fotossintética ao CO<sub>2</sub> (PAC). Concluíram que em plantas C<sub>3</sub> expostas a elevado teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera, o aumento de LMA compensa a regulação negativa da fotossíntese (Peterson *et al.* 1999).

Têm sido realizados estudos dos efeitos da duplicação do teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera associada ao aumento de outros factores ambientais em plantas lenhosas florestais. Tais estudos demonstram que a exposição de curto prazo a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>, em ambiente natural (Ellsworth, 1999) e controlado (Heath, 1998), aumenta temporariamente a taxa de fotossíntese das plantas C<sub>3</sub>, por estímulo da reacção de fixação do CO<sub>2</sub> pela enzima Rubisco (Faria *et al.* 1996a) e a produção de hidratos de carbono (Tissue, Griffin & Ball, 1999). Tal aumento é parcialmente reduzido durante o crescimento de longo prazo em elevada concentração de CO<sub>2</sub> (Ceulemans & Mousseau, 1994). Em particular, tem-se observado que o crescimento das plantas lenhosas florestais com elevado teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera aumenta durante a primeira estação de crescimento, mas decresce nas estações seguintes (Pereira & Chaves, 1998),

sobretudo com déficit de azoto no solo (Maroco *et al.* 2002). O aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera induz o fecho parcial dos estomas, reduzindo desse modo a perda de água por transpiração, levando à melhoria da eficiência de uso de água (WUE) de algumas espécies (Lodge *et al.* 2001).

O “Impacto das mudanças climáticas na produtividade de cobertos arbóreos” é o tema proposto para a prova complementar de doutoramento, e tem por objectivo:

- Caracterizar as mudanças climáticas.
- Descrever os métodos que têm sido utilizados para avaliar as respostas das plantas lenhosas florestais às mudanças climáticas (incluindo o uso de modelos para simular o comportamento das árvores florestais em diferentes cenários climáticos).
- Analisar os efeitos do aumento de curto, médio e longo prazo da concentração de CO<sub>2</sub> associado a outros factores climáticos ou/e ambientais, sobre a produtividade da vegetação lenhosa da zona temperada, incluindo especialmente espécies de regiões com clima de tipo Mediterrânico, quer em ambiente natural quer controlado. Será dada ênfase ao metabolismo do carbono e às relações hídricas das plantas lenhosas florestais.

## II. CARACTERIZAÇÃO DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS

### 2.1. Introdução

Como já foi referido, as variações na órbita descrita pela Terra em torno do Sol, as quais prosseguem lentamente e durante longos períodos de tempo bem como as alterações na actividade solar, são as causas naturais mais importantes que induzem mudanças no clima global, porque alteram o balanço energético da Terra (IPCC, 2001). Por exemplo, a temperatura global média do clima da Terra durante a última glaciação foi cerca de 5 a 7 °C mais baixa do que a temperatura global média actual, e aumentou, aproximadamente, 1 °C por cada milénio, devido a causas naturais, no clima da transição da última Idade do Gelo para o Holoceno Interglaciár. Tal aumento teve impactos significativos nos ecossistemas terrestres, nomeadamente o desaparecimento de muitas espécies vegetais e animais (Santos, Forbes & Moita, 2002).

Para além das causas naturais, foram identificadas recentemente, outras causas, de origem antropogénica, nomeadamente alterações na composição da atmosfera e no uso dos solos, que induzem mudanças climáticas, as quais estão a progredir muito mais rapidamente do que qualquer uma das mudanças no clima da Terra, previamente conhecidas (IPCC, 2001). Convém ter presente que apenas são consideradas mudanças climáticas, as variações estatisticamente significativas na média e variabilidade do clima da Terra, durante um período de tempo suficientemente grande, da ordem de décadas ou mesmo milénios (Santos, Forbes & Moita, 2002), independentemente das causas e dos impactos.

As alterações na composição química da atmosfera resultantes das actividades humanas, estão a mudar o clima da Terra de uma forma notável e sem precedentes. Por exemplo, o aumento das emissões de gases com efeito de estufa (GHGs) para a atmosfera, em particular de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) que começou em meados do século XVIII, é responsável por uma parte significativa do aquecimento global da Terra,

em particular, nas latitudes médias e altas do Hemisfério Norte (IPCC, 2001). A combustão de combustíveis fósseis, tais como o petróleo, o gás natural e o carvão emite correntemente para a atmosfera, mais de  $6 \times 10^{12}$  kg de carbono ano<sup>-1</sup> (Santos, Forbes & Moita, 2002), o qual se acumula sob várias formas, em particular de CO<sub>2</sub>.

As alterações no uso dos solos, tais como o estabelecimento de novas plantações florestais, por reflorestação, e florestação de terrenos agrícolas abandonados (Van Kooten *et al.* 1999) e a desflorestação exercem influência no clima da Terra, porque afectam o balanço global do carbono (IPCC, 2001). Por exemplo, mais de 60 % do carbono orgânico armazenado na biosfera terrestre fica retido nas florestas (Schimel *et al.* 1994), durante longos períodos de tempo, até serem cortadas ou degradadas, apesar de ocuparem apenas cerca de 30 % da superfície da Terra (Dixon *et al.* 1994).

As florestas desempenham um papel importante na mitigação das emissões de CO<sub>2</sub>, através do efeito-*sink*, isto é, a capacidade em assimilar e acumular carbono, o qual fica retido na biomassa lenhosa das árvores, principalmente no tronco, ramos, raízes, e no solo florestal, removendo desse modo, parte do carbono da atmosfera. No entanto, a quantidade de carbono acumulado nas diferentes componentes da biomassa das árvores e no solo florestal depende das espécies florestais e das características do solo e do clima, como demonstra, o estudo efectuado por Walle *et al.* (2001), em dois povoamentos, um de *Quercus robur* L., e *Fagus sylvatica* L., e o outro de *Fraxinus excelsior* L., ambos com 80 anos, de uma floresta na Bélgica. Tal quantidade de carbono pode ser sobre ou subestimada, devido aos métodos utilizados, os quais foram analisados por Brown (2002), incluindo tecnologias recentes de detecção remota do carbono na biomassa das florestas, através de sensores, por exemplo, o LIDAR (*Light Detection And Ranging*) instalados nos satélites de monitorização do tempo.

A capacidade *sink* é elevada quando as florestas são estabelecidas ou quando as taxas de crescimento são elevadas (Kirschbaum, 2000). Por exemplo, o aumento

substancial de 50 a 60 % no carbono assimilado fotossinteticamente por uma floresta de *Pinus taeda* L., com 15 anos, induzido pelo CO<sub>2</sub> elevado, durante uma estação de crescimento, indica elevada capacidade de retenção de carbono pela floresta, apesar do défice hídrico no solo ocorrido no Verão, interrompido por períodos com queda de pluviosidade (Ellsworth, 1999). De modo inverso, a desflorestação reduz as reservas de carbono acumuladas no lenho das árvores e no solo florestal, aumentando a quantidade de carbono na atmosfera, ou seja, as florestas tomam-se *sources* de carbono (Kirschbaum, 2000) quando são cortadas e/ou degradadas, por exemplo por fogos, libertando para a atmosfera enormes quantidades de gases com efeito de estufa (GHGs), sob a forma de monóxido e dióxido de carbono (CO e CO<sub>2</sub>), metano (CH<sub>4</sub>), óxidos de azoto (NO<sub>x</sub>), outros GHGs, mas também “aerossóis” (Amiro *et al.* 2001). A desflorestação contribuiu com cerca de 20 % das emissões de CO<sub>2</sub> para a atmosfera, sendo os restantes 80 % atribuídos às emissões de GHGs, durante os últimos 20 anos (IPCC, 2001).

Uma vez reconhecidas as mudanças climáticas antropogénicas, torna-se necessário fazer, à escala global:

- A avaliação integrada da vulnerabilidade e adaptabilidade do clima e do ambiente aos impactos de tais mudanças. Por exemplo, uma primeira avaliação dos potenciais impactos das mudanças climáticas antropogénicas em Portugal Continental, já foi realizada (Santos, Forbes & Moita, 2002), incluindo as florestas (Pereira *et al.* 2002a).

- Predizer as mudanças prováveis no clima da Terra resultantes das actividades humanas, nos próximos 80 a 100 anos, elaborando cenários climáticos através de simulações feitas com modelos climáticos, tais como os modelos de circulação geral (GCMs) e incorporando nessas simulações, os cenários de emissões futuras de GHGs e de aerossóis, tais como os cenários elaborados pelo IPCC e referidos no *Special Report on Emission Scenarios* (SRES, IPCC, 2001) que actualizam os cenários IS92 feitos pelo

IPCC em 1992 (IPCC 1995). Os modelos de circulação geral disponíveis actualmente, são modelos matemáticos que simulam para períodos longos de tempo, alterações nas variáveis climatológicas da Terra, tais como, a temperatura e humidade do ar, precipitação, balanço da radiação solar, vento e teor de água do solo, e representam-nas como cenários climáticos (Santos, Forbes & Moita 2002). A fiabilidade de tais modelações para simular as mudanças climáticas até ao final deste século ou para um horizonte mais dilatado, incluindo as emissões de GHGs e de aerossóis, deve ser validada com os dados paleoclimáticos e os dados do clima passado recente e contemporâneo, obtidos dos registos das estações meteorológicas e/ou detectados por satélites meteorológicos (Santos, Forbes & Moita 2002).

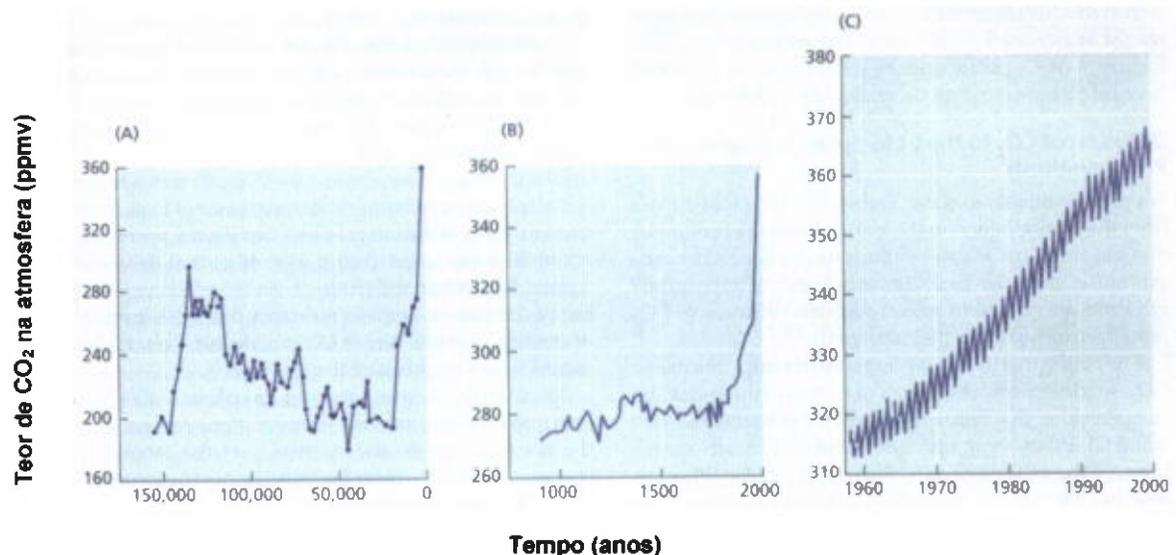
- Estabelecer e implantar medidas de mitigação dos efeitos adversos de tais mudanças antropogénicas no clima global, designadamente a estabilização ao nível de 1990, das emissões de GHGs pelos países industrializados (Van Kooten *et al.* 1999), preconizada em 1992, pela Convenção Quadro das Nações Unidas para as Mudanças Climáticas (FCCC) e ratificada em 1997, pelo Protocolo de Quioto. Este estabelece, por exemplo, para os países da União Europeia, a redução de 8 % dos níveis das emissões correntes de GHGs, para o período de 2008 a 2012, de modo a atingir os níveis de 1990 (Van Kooten *et al.* 1999; Pereira 2002b). Outra das medidas de mitigação das emissões de GHGs contemplada naquele protocolo refere-se à remoção de parte do carbono presente na atmosfera pelo efeito-*sink* das florestas já estabelecidas e a estabelecer por florestação e reflorestação (Van Kooten *et al.* 1999; Pereira 2002a; b).

Para prever a capacidade *sink* das florestas em diferentes cenários para o clima futuro são feitas simulações com modelos matemáticos, como por exemplo a simulação do crescimento de florestas de coníferas das terras altas do sul da Escócia, feita por Cannell *et al.* (1998). Estes são modelos baseados em processos fisiológicos - "FLORESTAL de EDIMBURGO, ITE" e "HÍBRIDO" - para os períodos de 1900 a 1990 e de 1990 a 2050, considerando aumentos na concentração de CO<sub>2</sub>, deposição de azoto

e temperatura, isoladamente ou combinados. Tal simulação revelou aumentos na produtividade primária líquida, biomassa e no carbono orgânico acumulado no solo com o aumento do CO<sub>2</sub>, o que levou os autores a concluir que aquelas florestas continuarão a ser *sinks* efectivas de carbono até meados do século XXI.

## 2.2. Aumento do teor global de CO<sub>2</sub> na atmosfera

Como já foi referido, os gases que ocorrem naturalmente na atmosfera, como o vapor de água (vH<sub>2</sub>O) e o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), exercem influência no sistema climático da Terra, uma vez que absorvem e reemitem radiação solar infravermelha, contribuindo desse modo, para o aquecimento do sistema Terra-Atmosfera, por efeito de estufa natural (Santos, Forbes & Moita, 2002). O CO<sub>2</sub> é o gás com efeito de estufa cuja concentração na atmosfera mais tem aumentado ao longo do tempo (Figura II.1), devido às actividades humanas (IPCC, 2001).



**Figura II.1.** Evolução do teor global de CO<sub>2</sub> na atmosfera nos últimos 160 000 anos (A), últimos 1000 anos (B) e desde 1958 a 2000 (C) medido no Observatório de Mauna Loa, no Havai (Barnola *et al.* 1994; Keeling & Whorf, 1994; Neftel *et al.* 1994; Keeling *et al.* 1995 in Taiz & Zeiger, 2002).

A concentração global média de CO<sub>2</sub> na atmosfera nos últimos 160 000 anos (Figura II.1 A), determinada em amostras de ar colhidas em camadas de gelo das calotes polares, aumentou de cerca de 200 ppmv (partes por milhão por volume de ar e pressão parcial de 20 Pascal) na última glaciação, para valores entre 260 e 300 ppmv durante os períodos quentes interglaciares (Post *et al.* 1990), coincidentes com os níveis dos últimos 1000 anos (Figura II.1 B), período em que o clima global da terra foi relativamente estável (IPCC, 1996).

A estimativa do teor global médio de CO<sub>2</sub> na atmosfera era de cerca de 280 ppmv, desde o início até meados do século XVIII (IPCC, 2001), uma concentração idêntica à referida para os períodos quentes interglaciares e último milénio (Figura II.1 B). Desde meados do século XVIII, com o início da Revolução Industrial, sensivelmente em 1750, e durante o século XIX, o teor global médio de CO<sub>2</sub> ambiente continuou a aumentar, primeiro de forma lenta e natural, e paralelamente devido às actividades urbano-industriais que aumentaram as emissões de carbono para a atmosfera, e à desflorestação de vastas regiões da zona temperada do Hemisfério Norte (Post *et al.* 1990) e da zona tropical.

No início do século XX, a estimativa do teor global de CO<sub>2</sub> na atmosfera era de cerca de 300 ppmv (Kozlowski, Kramer & Pallardy, 1991), e a partir da segunda metade do século XX, aumentou de forma “exponencial”. A concentração de CO<sub>2</sub> ambiente começou a ser medida por Charles Keeling, no Observatório de Mauna Loa no Havai, desde o final da década de 50 (Post *et al.* 1990), cujo registo até 2000 está ilustrado na Figura II.1 C. Analisando essa figura observa-se que em 1958, o teor global médio de CO<sub>2</sub> na atmosfera era, aproximadamente, de 315 ppmv e continuou a aumentar, “exponencialmente”, tendo atingido cerca de 355 ppmv em 1990 e quase 370 ppmv em 2000. Em síntese, a partir de meados do século XVIII até ao final do século XX, o incremento no uso de combustíveis fósseis bem como a desflorestação contribuíram para o aumento superior a 31 % na concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (IPCC,

2001), constituindo a causa principal, mas não exclusiva, do efeito de estufa antropogénico (Santos, Forbes & Moita, 2002).

Uma vez que os combustíveis fósseis continuarão muito provavelmente a ser usados durante o século XXI, a emissão e concentração de GHGs na atmosfera irá aumentar. Com base nos cenários de emissões futuras de GHGs e de “aerossóis” (SRES), as projecções mais recentes feitas pelo IPCC, com modelos do ciclo do carbono, indicam que a concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> continuará a aumentar, durante este século, podendo atingir valores entre 400 e 540 ppmv por volta de 2050 e de 540 a 970 ppmv no final do século XXI (IPCC, 2001), se não forem implantadas as medidas de mitigação de GHGs, tais como as aprovadas no Protocolo de Quioto e referidas na página 9 do presente trabalho.

Para além da ocorrência natural dos gases com efeito de estufa, já referidos, e do ozono (O<sub>3</sub>), as actividades humanas têm libertado para a atmosfera outros gases, com o mesmo efeito, estando identificados o metano (CH<sub>4</sub>), óxidos de azoto (NO<sub>x</sub>), hexafluoreto de enxofre (SF<sub>6</sub>), clorofluorcarbonetos (CFCs), hidroclorofluorcarbonetos (HCFCs) e perfluorcarbonetos (PFCs) (IPCC, 1996; Manne & Richels, 2001). A contribuição de tais gases para o efeito de estufa depende da concentração, propriedades radiativas das moléculas e do potencial de aquecimento global (GWP) de cada um deles, bem como do respectivo tempo de permanência na atmosfera (IPCC, 1995; 2001). Por exemplo, o potencial de aquecimento global do metano (CH<sub>4</sub>) é 4 a 35 vezes o do CO<sub>2</sub> (Houghton *et al.* in Potter *et al.* 2001) e o do hidroclorofluorcarboneto 225ca (C<sub>3</sub>F<sub>5</sub>HCl<sub>2</sub>) é quase 170 vezes o do CO<sub>2</sub>, mas o tempo de permanência na atmosfera é de aproximadamente 2,5 anos (IPCC, 1995).

O metano acumulado na atmosfera também provém da emissão de fontes geológicas de metano (CH<sub>4</sub>), dispersas pelo mundo, como por exemplo na floresta boreal de *Picea mariana* (Mill) BSP, nos Estados Unidos da América (Potter *et al.* 2001). As fontes geológicas de metano emitem, aproximadamente, 110 x 10<sup>12</sup> g de metano ano<sup>-1</sup>

(Cicerone & Oremland; Fung *et al. in* Potter *et al.* 2001), o que corresponde a quase 20 % do metano que é adicionado anualmente à atmosfera, e aproximadamente 80 % provém das actividades humanas (IPCC, 1996).

### 2.3. Aquecimento global

O aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera e de outros GHGs, está a induzir mudanças no sistema climático da Terra, em particular, o aquecimento global do planeta, tendo contribuído, significativamente para o aumento de  $0,6 \pm 0,2$  °C (Figura II.2) da temperatura global média do clima da Terra, durante o século XX (IPCC, 2001). Grande parte deste aumento ocorreu à taxa de cerca de  $0,15 \pm 0,05$  °C década<sup>-1</sup>, em dois períodos, o primeiro de 1910 a 1945 e o segundo de 1976 a 1999, durante o qual o maior aquecimento se verificou nas latitudes média e elevada, entre 40 e 70 ° N, das regiões continentais no Hemisfério Norte (IPCC, 2001).

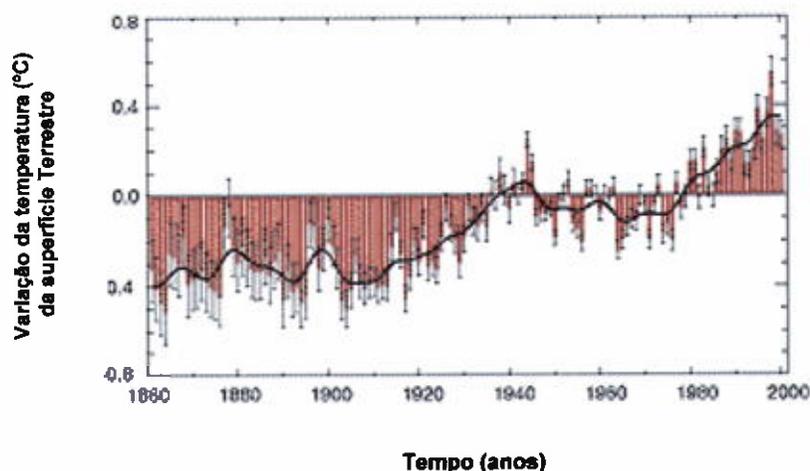


Figura II.2. Variação da temperatura global do clima da Terra nos últimos 140 anos calculada em relação à média do período de 1961 a 1990 (IPCC, 2001).

Parte do aquecimento global devido ao incremento do teor de GHGs na atmosfera, de origem antropogénica, tende a ser contrariado pelo arrefecimento causado pelo aumento da concentração de aerossóis (partículas e gotículas microscópicas) na atmosfera, libertados principalmente pela queima de biomassa lenhosa, combustíveis fósseis, e ocasionalmente emitidos pela actividade vulcânica; porém, o tempo de permanência dos aerossóis na atmosfera, de dias a semanas, é muito menor que o da maioria dos GHGs já identificados, o qual varia de dezenas a centenas de anos (IPCC, 2001).

O aquecimento global tem sido correlacionado com o prolongamento da estação de crescimento anual da vegetação lenhosa nas latitudes médias e altas, entre 40 e 70 ° do Hemisfério Norte. Os registos das determinações feitas com satélites meteorológicos, iniciadas em 1979 (IPCC, 2001), indicam a antecipação de, aproximadamente uma semana no início da estação de crescimento das árvores nas regiões temperadas médias e altas do Hemisfério Norte observada nos anos 80 (Myneni *et al.* 1997). Isto levou Pitelka *et al.* (1997) a sugerirem que os satélites meteorológicos detectaram, desde 1981, os efeitos dos primeiros sinais do aquecimento global da Terra. Uma simulação feita por Menzel & Fabian (1999) com dados de um período superior a 30 anos, da fenologia de espécies lenhosas da Europa, permitiu aos autores concluir que a estação de crescimento anual dessas plantas aumentou, em média, 11 dias, começando 6 dias mais cedo e terminando 5 dias mais tarde, devido ao aumento da temperatura global do clima da Terra.

As projecções do aquecimento global no clima futuro feitas pelo IPCC, com base em simulações da resposta do sistema climático ao aumento da concentração de GHGs e do efeito de arrefecimento causado pelos aerossóis na atmosfera, indicam que a projecção do aumento da temperatura global média do ar se situará na gama de 1,5 a 4,5 °C (IPCC, 1996; 2001; 2004). Tal aumento corresponde à duplicação da concentração equivalente de CO<sub>2</sub>, ou seja, a concentração de dióxido de carbono na atmosfera que cause o mesmo aumento da temperatura global que uma dada mistura

de CO<sub>2</sub> e de outros gases com efeito de estufa (IPCC, 1996; 2001). Por exemplo, na simulação das alterações no clima feita por Van Minnen, Leemans & Ihle (2000), com o modelo "IMAGE 2, isto é, Modelo Integrado para Estabelecer o Efeito de Estufa", a estimativa do aumento da temperatura global será de 2,4 °C, relativamente à duplicação da concentração equivalente de CO<sub>2</sub>. Tal aumento situa-se na gama referida das projecções feitas pelo IPCC.

O aumento do teor de GHGs na atmosfera, em particular do vapor de água (vH<sub>2</sub>O), está a induzir alterações na humidade do ar, cobertura de nuvens, precipitação e teor de água no solo; porém, os impactos nestas variáveis climáticas e do solo variam de região para região, em função da latitude, nos Hemisférios Norte e Sul. Por exemplo, em muitas regiões das latitudes médias e elevadas do Hemisfério Norte, o aumento no teor total de vapor de água na atmosfera tem sido correlacionado com o provável aumento da cobertura de nuvens, em cerca de 2 % e da precipitação total anual, aproximadamente de 0,5 a 1 % década<sup>-1</sup>, ao longo do século XX (IPCC, 2001).

As projecções das mudanças no clima futuro feitas pelo IPCC referem aumentos no teor total de vapor de água na atmosfera, evaporação e precipitação, bem como na frequência da ocorrência de eventos climáticos extremos, tais como, tempestades, cheias, períodos secos e maior número de dias quentes, a nível mundial (IPCC, 2001). A primeira avaliação das mudanças no clima de Portugal Continental durante o século XX, e a simulação das prováveis mudanças futuras no clima, para o período de 2080 a 2100, feitas por Miranda *et al.* (2002) utilizando diferentes modelos climáticos, levou os autores a concluir que as principais alterações serão:

- aumento substancial na temperatura média do ar em todo o país, em particular no Verão e nas regiões do interior;
- redução da duração da estação das chuvas e da precipitação média, devido à diminuição da pluviosidade na Primavera, Verão e Outono e aumento no Inverno, acentuando-se a falta de água no solo nas regiões do sul do país.

### **III. MÉTODOS EXPERIMENTAIS E DEDUTIVOS**

#### **3.1. Introdução**

O método utilizado para avaliar os impactos do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera (combinado com o aumento da temperatura, elevada irradiância solar e alterações na disponibilidade de água e de nutrientes minerais no solo), na produtividade da vegetação lenhosa, tem consistido, na exposição de curto, médio e longo prazo, de plantas lenhosas florestais, a atmosferas com diferentes concentrações de CO<sub>2</sub>, usualmente a concentração ambiente de 350 ppmv e o dobro, ou seja, 700 ppmv. Têm sido realizados estudos quer em ambiente controlado quer em condições de campo. A simulação feita com modelos matemáticos e os resultados da experimentação permite prever o comportamento da vegetação lenhosa para períodos longos de tempo e em diversos cenários do clima futuro da Terra. Em ambiente controlado, a experimentação é feita com plantas lenhosas jovens em câmaras ou estufas com controlo dos factores ambientais. Em condições de campo, têm sido utilizadas câmaras de topo aberto (*Open Top Chambers*, OTCs), sistemas de exposição total ou parcial da copa das árvores a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> (*Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment*, FACE), e com a vegetação lenhosa de locais próximo de fontes geológicas de dióxido de carbono.

#### **3.2. Métodos experimentais**

##### **3.2.1. Câmaras e estufas com controlo ambiental**

As câmaras e estufas com controlo dos factores ambientais são adequadas para os estudos da exposição de curto e médio prazo a CO<sub>2</sub> elevado combinada com outros factores ambientais, tais como a temperatura, irradiância, disponibilidade de água e nutrientes minerais no substrato. Utilizam-se neste caso plantas lenhosas jovens desenvolvidas em contentores de dimensões variáveis. Por exemplo, o impacto

do aumento de curto prazo na temperatura do ar (4 horas a 45 °C) na taxa de assimilação de carbono e condutância dos estomas de sobreiros (*Quercus suber* L.) jovens, com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais, desenvolvidos em contentores de 10 litros (L) durante 14 meses a 700 e 350 ppmv de CO<sub>2</sub> foi avaliado por Faria *et al.* (1996a). O efeito da exposição de curto prazo (4 meses) a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> e secura moderada nas trocas gasosas e crescimento de sobreiros jovens, em contentores de 5 L foi estudado por Damesin *et al.* (1996). O impacto da exposição de prazo relativamente longo (4 anos) a 700 e 350 ppmv de CO<sub>2</sub> associada a dois níveis contrastantes de azoto (8 e 1 mM), na capacidade fotossintética e acumulação de biomassa de sobreiros jovens, em contentores de 30 L foi investigado por Maroco *et al.* (2002). O efeito da exposição de curto prazo (4 meses) a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente (700 e 350 ppmv) na fotossíntese e respiração mitocondrial de plantas jovens de carvalho roble (*Quercus robur* L.) que cresceram em vasos de 7 L foram estudados por George, Gerant & Dizengremel (1996). Em plantas jovens de carvalho roble (*Quercus robur* L.) desenvolvidas em contentores de 5 L, Picon, Guehl & Aussenac (1996) e Vivin *et al.* (1996) avaliaram os efeitos da acção entre CO<sub>2</sub> elevado (700 ppmv) comparativamente a CO<sub>2</sub> ambiente (350 ppmv), durante 4 meses, e défice hídrico no solo, respectivamente no crescimento e eficiência de uso de água (WUE), na fotossíntese, repartição do carbono e ajustamento osmótico.

### **3.2.2. Câmaras de topo aberto (*Open Top Chambers*, OTCs)**

As câmaras de topo aberto (OTCs) foram concebidas no início dos anos 70 para avaliar os efeitos da poluição atmosférica na vegetação lenhosa no campo (Winner & Greitner 1991), e mais recentemente começaram a ser utilizadas na experimentação do impacto das mudanças no ambiente sobre a produtividade das plantas lenhosas florestais em ambiente natural (Ceulemans & Mousseau 1994). As OTCs têm forma e dimensões variáveis (Figura III.1), em função da altura das plantas e área de amostragem no campo

(A)



In: Open Top Chambers, <http://cycas.cornell.edu/ebp/ebphilite.cham.html>

(B)



In: Open Top Chambers, [www.serc.si.edu/carbon/CO2\\_SERCnewsletter\\_article.html](http://www.serc.si.edu/carbon/CO2_SERCnewsletter_article.html)

**Figura III.1.** Câmaras de topo aberto de forma cilíndrica (A) construídas em polietileno, pertencentes ao *Environmental Biology Program*, e octogonal (B) em vidro acrílico, instaladas no *Kennedy Space Center* (Florida) nos E.U.A e respectivos sistemas de fornecimento e controlo do teor elevado de  $\text{CO}_2$ , utilizadas na experimentação do impacto das mudanças ambientais na produtividade da vegetação lenhosa no campo.

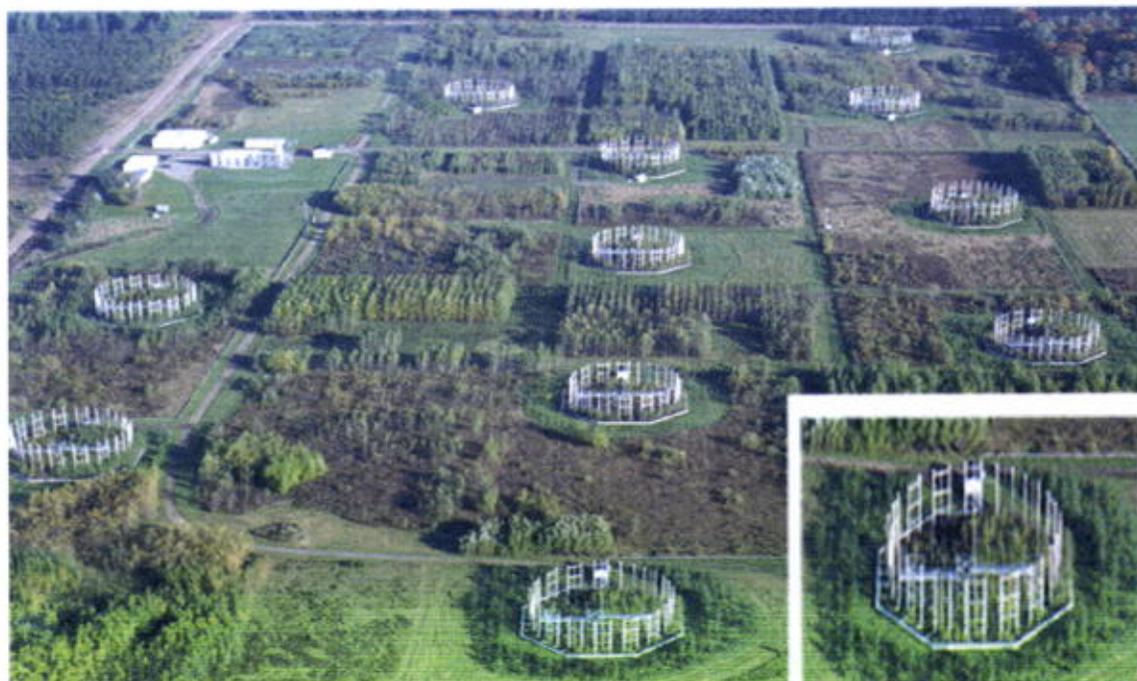
onde são instaladas, envolvendo árvores jovens já existentes (Li *et al.* 1999; Lodge *et al.* 2001), ou produzindo as plantas no interior de tais câmaras (Tumbull *et al.* 1998; Tissue, Griffin & Ball 1999), com níveis elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, em geral, 700 e 350 ppmv. Estes sistemas de exposição das plantas ao CO<sub>2</sub> são construídos em material transparente, por exemplo polietileno, e de forma circular (Figura III.1A), hexagonal (Tissue, Griffin & Ball 1999) ou octogonal, feitos com painéis de vidro acrílico (Figura III.1B), suportados por uma estrutura metálica em alumínio, e equipados com um sistema de fornecimento e controlo da concentração do ar enriquecido em CO<sub>2</sub> que circula no interior das câmaras. Os custos de aquisição, funcionamento e manutenção de tais sistemas são moderados; porém, as OTCs não são utilizáveis com árvores de grandes dimensões, e além disso têm o principal inconveniente de alterar o microclima das plantas expostas a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente nestas câmaras. Por exemplo, no estudo feito por Lodge *et al.* (2001), sobre o efeito de cerca de 700 e 350 ppmv de CO<sub>2</sub> na condutância e densidade estomáticas, e eficiência de uso da água (WUE) de plantas jovens de *Quercus myrtifolia* Willd., em ambiente natural, durante 3 estações de crescimento em OTCs de forma octogonal com 3,5 m de diâmetro e 2,1 m de altura, tais alterações no interior das câmaras traduziram-se no aumento de 2 a 4 °C na temperatura e de quase 1 kPa no défice de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar (DPV), redução de 22 % na irradiância solar, e de cerca de 2 % no teor de água da camada superficial do solo, comparativamente às condições ambientais no exterior das OTCs.

Câmaras de topo aberto de forma octogonal, com diâmetro de 3,6 m e altura de 2,1 m foram usadas por Li *et al.* (1999) para avaliar o efeito de 700 ppmv de CO<sub>2</sub>, durante cerca de 3 meses na aclimação fotossintética de plantas jovens de *Quercus geminata* Small e *Quercus myrtifolia* Willd, em condições naturais, comparativamente a plantas em condições idênticas em OTCs com a concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 350 ppmv. A capacidade fotossintética a 700 e 350 ppmv de CO<sub>2</sub>, durante 6 estações de crescimento de plantas jovens de *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws, em ambiente

natural, produzidas por sementeira em OTCs hexagonais construídas em vidro acrílico com 3,6 m de diâmetro e 2,5 m de altura foi avaliada por Tissue, Griffin & Ball (1999). Os efeitos da exposição a 700 e 350 ppmv de CO<sub>2</sub>, durante uma estação de crescimento, na capacidade fotossintética de agulhas do ano e com 1 ano de plantas jovens de *Pinus radiata* D. Don., com 4 anos, transplantadas para OTCs de forma circular, com 4,6 m de diâmetro e 3,6 m de altura, instaladas no campo, foram estudados por Turnbull *et al.* (1998). O crescimento e a respiração das raízes de plantas jovens de *Fraxinus excelsior* L., *Pinus sylvestris* L., e *Quercus petraea* L., transplantadas para OTCs com 3 m de diâmetro foram avaliados durante a exposição a 700 ppmv de CO<sub>2</sub>, de cerca de 20 meses, em condições naturais, comparativamente às plantas em OTCs com 350 ppmv de CO<sub>2</sub> (Crookshanks, Taylor & Broadmeadow 1998).

### **3.2.3. Sistemas de exposição a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> (FACE)**

Para avaliar os impactos das mudanças climáticas combinadas com o aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, sobre a produtividade das árvores florestais, foram desenvolvidos, muito recentemente, os sistemas de exposição total ou parcial da copa das árvores a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> (*Free Air Carbon Dioxide Enrichment*, FACE), com base nos sistemas delineados inicialmente para culturas agronómicas (Ceulemans & Mousseau 1994). Estes sistemas (Figura III.2) consistem, essencialmente de equipamento de fornecimento e controlo do aumento da concentração ambiente de CO<sub>2</sub> na atmosfera, canalizado para estruturas verticais dispostas em forma de anel, instaladas na área de amostragem no campo, à volta de árvores de pequeno, médio e grande porte (Ellsworth 1999), e outros tipos de vegetação, por exemplo pastagens (Ainsworth *et al.* 2003). Comparativamente às câmaras de topo aberto (OTCs), os custos de construção, funcionamento e manutenção dos sistemas FACE são elevados; porém, têm a vantagem de poder ser utilizados com vegetação de várias



**Figura III.2.** Anéis com 30 m de diâmetro da experiência FACE estabelecida na Floresta Experimental de Harshaw, em Wisconsin (E.U.A), para estudar os impactos do aumento da concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> e de O<sub>3</sub>, na produtividade de várias espécies florestais, comparativamente aos respectivos teores ambientais. *In:* Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment, <http://aspenface.mtu.edu/>

dimensões, e principalmente, não causar alterações nas variáveis climáticas ou/ambientais, tais como a temperatura e humidade do ar, irradiância solar e disponibilidade de água no solo, quando as plantas são expostas a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente (Ellsworth 1999; Ainsworth *et al.* 2003). Por exemplo, os efeitos da exposição a CO<sub>2</sub> elevado (teor ambiente + 200 ppmv) nas parcelas FACE, comparativamente ao teor ambiente de cerca de 380 ppmv de CO<sub>2</sub> (parcelas controlo), na taxa de fotossíntese aparente e relações hídricas das agulhas da parte superior da copa, durante uma estação de crescimento de Maio a Outubro, incluindo um período de secura severa no solo, do fim de Agosto até meio de Setembro, quando choveu, foram estudados por Ellsworth (1999), utilizando anéis com 30 m de diâmetro instalados numa área de 32 hectares de um povoamento de árvores adultas de *Pinus taeda* L.,

com 12 a 13 m de altura, na Floresta Duke (E.U.A). O estímulo na taxa de assimilação aparente de carbono durante longo prazo (10 anos) pela elevada concentração de CO<sub>2</sub> (600 ppmv), comparativamente à concentração ambiente de 360 ppmv, foi determinado por Ainsworth *et al.* (2003) utilizando anéis com 18 m de diâmetro instalados nas parcelas FACE e controlo, de uma pastagem semeada de azevém (*Lolium perenne* L., cv. Bastion), na Suíça. Anéis com 30 m de diâmetro foram instalados em parcelas FACE e controlo com árvores adultas de *Pinus taeda* L., e *Liquidambar styraciflua* L., para avaliar os efeitos da exposição a 600 ppmv de CO<sub>2</sub> na respiração, relativamente ao teor ambiente de 400 ppmv (Hamilton, Thomas & Delucia 2001).

#### **3.2.4. Locais enriquecidos naturalmente em CO<sub>2</sub>**

As fontes geológicas de CO<sub>2</sub> dão origem a locais onde a concentração de dióxido de carbono na atmosfera é, natural e regularmente mais elevada do que a concentração ambiente corrente (Ceulemans & Mousseau 1994), devido à emissão contínua de CO<sub>2</sub> para o ambiente, ao longo do tempo, da ordem de milhares de anos (Ward & Strain 1999). Locais com tal característica são adequados para a experimentação da aclimação das árvores ao CO<sub>2</sub> elevado, comparativamente a vegetação idêntica que existe em locais com a concentração ambiente corrente de CO<sub>2</sub> (locais controlo), próximo de tais fontes. O principal inconveniente de tais locais é a variação na concentração de CO<sub>2</sub>, por exemplo entre 500 e 1000 ppmv (Tognetti *et al.* 1996; Styliniski *et al.* 2000), o que implica a monitorização contínua dos níveis de dióxido de carbono durante a experimentação (Norby 1996). Além disso, em tais locais há emissão de outros gases para a atmosfera, como por exemplo, gás sulfídrico (H<sub>2</sub>S) e dióxido de enxofre (SO<sub>2</sub>) que podem interferir, ou não, no desenvolvimento das árvores, dependendo das quantidades libertadas (Tognetti, Cherubini & Innes 2000).

Na fonte geológica de CO<sub>2</sub> de Bossoleto e no respectivo local controlo, em Siena no Centro de Itália, foi avaliado o impacto da acção entre elevada concentração de CO<sub>2</sub>

na atmosfera e déficit hídrico durante o Verão, na fotossíntese e condutância estomática de azinheiras (*Quercus ilex*) adultas, em condições hídricas naturais e regadas por Chaves *et al.* (1995), e as relações hídricas de azinheiras e árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., no final da Primavera e a meio do Verão por Tognetti *et al.* (1996). O efeito da elevada concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> na fotossíntese de folhas do ano em expansão no início da estação de crescimento de árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., das fontes geológicas de CO<sub>2</sub> em Bossoleto e Laiatico e respectivos locais controlo, no centro de Itália, foi estudado por Stylinski *et al.* (2000). A vulnerabilidade do xilema ao embolismo sazonal em árvores adultas de *Quercus ilex* L., *Quercus pubescens* Willd., *Fraxinus omus* L., *Populus tremula* L., e *Arbutus unedo* L., caracterizadas por diferentes padrões de fenologia foliar e anatomia do lenho, que crescem nas fontes geológicas de CO<sub>2</sub> de Bossoleto e Armaiolo em Siena no centro de Itália e nos respectivos locais controlo foi avaliado por Tognetti *et al.* (1999b). O crescimento radial do tronco de árvores adultas de *Quercus ilex* L., *Quercus pubescens* Willd., *Arbutus unedo* L., *Quercus cerris* L., e *Fraxinus omus* L., da fonte geológica de CO<sub>2</sub> de 'I Borboi' perto de Laiatico em Itália, relativamente a árvores das mesmas espécies que crescem no respectivo local controlo, foi investigado por Tognetti, Cherubini & Innes (2000).

### **3.3. Métodos dedutivos**

#### **3.3.1. Modelos de simulação**

O método dos modelos matemáticos de simulação é utilizado para prever, a longo prazo, os impactos prováveis do aumento da concentração ambiente de CO<sub>2</sub> ao longo do tempo, bem como as interações com as mudanças climáticas, nomeadamente o aquecimento global e alterações na precipitação sobre a produtividade da vegetação lenhosa. Este método utiliza ainda a informação quantitativa obtida pela experimentação, em ambiente natural e controlado, da acção entre a exposição de curto,

médio e longo prazo das plantas a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>, combinada com o aumento da temperatura do ar e da irradiância solar e ainda do fornecimento limitado de água e de nutrientes minerais no solo.

Os modelos disponíveis actualmente e que têm sido mais utilizados em estudos de simulação, são os modelos matemáticos baseados em processos fisiológicos, com destaque para a fotossíntese, a repartição do carbono fotoassimilado, a respiração e a condutância estomática (Landsberg & Gower 1997; Peterson *et al.* 1999), processos através dos quais a vegetação lenhosa responde às alterações ambientais. Nestas simulações utilizam-se os resultados das experiências do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera e outros factores ambientais ou/e climáticos, como parâmetros nas equações que modelam os referidos processos determinantes da produtividade das plantas. Nestes simuladores incluem-se, por exemplo, o BIOMASS e o MAESTRO (Landsberg & Gower 1997), FLORESTAL de EDIMBURGO (ITE) e HÍBRIDO utilizados na simulação feita por Cannell *et al.* (1998), já referida no presente trabalho.

O modelo BIOMASS delineado por McMurtrie para simular a resposta das árvores florestais durante períodos de tempo de dias a décadas, em diferentes cenários climáticos, é composto por submodelos que estimam a intercepção da irradiância solar pelas folhas em diferentes posições na copa, a taxa de assimilação de CO<sub>2</sub> das plantas C<sub>3</sub> com o modelo desenvolvido por Farquhar & von Caemmerer, a respiração, a repartição dos fotoassimilados, e a condutância dos estomas com o modelo de Ball, e ainda os dados da temperatura do ar e da precipitação (Landsberg & Gower 1997).

O modelo MAESTRO desenvolvido e testado por Wang & Jarvis para coníferas, é adequado para simulações de curto prazo, diárias ou sazonais, e estima a fotossíntese com o modelo de Farquhar & von Caemmerer, a transpiração com a fórmula de Penman-Monteith, utilizando os dados da intercepção da irradiância solar pela copa e da condutância estomática (Landsberg & Gower 1997). Este modelo pode ser aplicado noutras situações, tal como na simulação feita por Chaves & Pereira (1992) para prever

a interação entre CO<sub>2</sub> elevado na atmosfera e déficit hídrico no solo, nas trocas gasosas da copa de povoamentos de *Eucalyptus globulus* Labill., em Portugal. Concluíram que os impactos negativos de stresse hídrico moderado nas trocas gasosas de CO<sub>2</sub> e vapor de água são compensados, pelo menos parcialmente, pelo aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera.

A fotossíntese das plantas C<sub>3</sub> em atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> é um dos processos fisiológicos mais estudado experimentalmente, a partir da década de 90 do século XX, quer em ambiente natural, independentemente do método de exposição ao CO<sub>2</sub> (OTCs, sistemas FACE, fontes geológicas de CO<sub>2</sub>) ou controlado (fitotrão, estufas) e simulado com modelos usando os resultados experimentais (Chaves & Pereira 1992; Kirschbaum 2000; Peterson *et al.* 1999). Por exemplo, a resposta da fotossíntese das plantas C<sub>3</sub> ao aumento no teor global de CO<sub>2</sub> na atmosfera, ao longo do tempo, a diferentes temperaturas (5, 15, 25 e 35 °C), para o período de 1900 a 2100, foi simulada por Kirschbaum (2000) com o modelo de Farquhar & von Caemmerer, comparativamente às taxas calculadas com a concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> de 280 ppmv. Tal simulação revelou que provavelmente a taxa de fotossíntese das plantas C<sub>3</sub> aumentou desde 1900, em consequência do aumento no teor global de CO<sub>2</sub> da atmosfera, e continuará a aumentar até 2100, em função dos aumentos previsíveis na concentração atmosférica de CO<sub>2</sub>, para qualquer uma das temperaturas testadas; porém, a resposta será menor às temperaturas mais baixas (Kirschbaum 2000).

A simulação do efeito de elevada concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> na fotossíntese em função do teor de azoto foliar foi feita com o modelo criado e ajustado por Peterson *et al.* (1999) aos resultados experimentais da exposição de plantas C<sub>3</sub> de espécies resinosas (*Pinus ponderosa*, *Pinus radiata* e *Pinus taeda*) e folhosas caducifólias (*Acer rubrum*, *Acer saccharum*, *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Fagus sylvatica*, *Liriodendron tulipifera* e *Populus euramericana*) a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente (cerca de 700 e 350 ppmv). Para a maioria das espécies, a modelação revelou que a duplicação da



concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera estimulou a taxa de fotossíntese, não afectou significativamente ou fez decrescer ligeiramente o teor de azoto das folhas por unidade de área foliar ( $N_{\text{área}}$ ) relativamente a 350 ppmv de CO<sub>2</sub>, sugerindo neste caso uma regulação negativa da capacidade fotossintética. Por outro lado, aumentou a massa foliar específica (LMA), devido à acumulação de hidratos de carbono (Peterson *et al.* 1999).

A formulação dos modelos utilizados para prever, a longo prazo, as respostas prováveis da vegetação lenhosa às alterações ambientais deverá ser testada com os dados das experiências de curto e médio prazo, usados como parâmetros nesses modelos, tal como demonstra a meta-análise feita por Medlyn *et al.* (1999) com o programa MetaWin ajustado aos dados de 1991 a 1995 obtidos em várias experiências de campo feitas na Europa, nas quais plantas lenhosas florestais foram expostas a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350 ppmv) durante pelo menos duas estações de crescimento. Verificaram que em todas as experiências, a duplicação da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera aumentou significativamente a taxa de assimilação de carbono (51 %) a irradiância saturante, apesar da regulação negativa da fotossíntese (9 %), resultante da redução significativa de quase 10 % na taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{\text{máx}}$ ) e eficiência máxima da Rubisco ( $V_{\text{cmáx}}$ ), associada por seu turno ao decréscimo no teor de azoto das folhas por unidade de massa foliar seca ( $N_{\text{massa}}$ ) e reduziu a área foliar específica (SLA); a regulação negativa da fotossíntese tendia a ser maior com o aumento da idade das folhas e do tempo de exposição a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> (Medlyn *et al.* 1999). Com base nos resultados da referida meta-análise do efeito do crescimento de plantas lenhosas florestais em atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> sobre os parâmetros fotossintéticos ( $J_{\text{máx}}$  e  $V_{\text{cmáx}}$ ) do modelo de Farquhar & von Caemmerer, Medlyn *et al.* (1999), consideram que tal modelo é adequado para a simulação da fotossíntese a longo prazo, em resposta aos aumentos previsíveis na concentração de CO<sub>2</sub> da atmosfera combinados com as alterações de outros factores ambientais ou/e climáticos, pelo menos para as plantas C<sub>3</sub>.

## **IV. IMPACTO DA ACÇÃO COMBINADA ENTRE CO<sub>2</sub> ELEVADO E STRESSE AMBIENTAL NA PRODUTIVIDADE DA VEGETAÇÃO LENHOSA**

### **4.1. Introdução**

Como já foi referido, a concentração actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera (Figura II.1C) é de cerca de 370 ppmv. Esta concentração limita, muitas vezes, a actividade da enzima Rubisco (ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase-oxigenase) (Tissue, Griffin & Ball 1999), e conseqüentemente a taxa fotossintética das plantas C<sub>3</sub>, incluindo as plantas lenhosas florestais (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991). Perante o facto do aumento gradual da concentração de gases com efeito de estufa (GHGs) na atmosfera, como por exemplo, o dióxido de carbono, é esperado que o previsível aumento substancial na concentração atmosférica de CO<sub>2</sub> seja benéfico para a produtividade das plantas lenhosas florestais, através dos efeitos directos na ecofisiologia de tais plantas. Porém, o aumento da concentração de GHGs na atmosfera está simultaneamente a causar mudanças no clima, nomeadamente o aumento da temperatura global média do ar e alterações nos padrões regionais de precipitação (IPCC 2001) que também afectam a produtividade das plantas lenhosas florestais.

Os efeitos da duplicação da concentração actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera sobre a produtividade das plantas C<sub>3</sub> incluem o estímulo directo da fotossíntese (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991; Chaves & Pereira 1992; Larcher 1995; Ward & Strain 1999; Kirschbaum 2000), aumento da produção de hidratos de carbono (Turnbull *et al.* 1998; Tissue, Griffin & Ball 1999) e decréscimo na fotorrespiração (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991; Ward & Strain 1999). Durante a exposição de curto e longo prazo a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>, a taxa de respiração mitocondrial das plantas C<sub>3</sub> decresce ou não varia (Hamilton, Thomas & DeLucia, 2001; Maroco *et al.* 2002). A concentração elevada de CO<sub>2</sub> na atmosfera estimula ainda a repartição do carbono fotoassimilado para as folhas e raízes (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991; Picon, Guhel

& Aussenac 1996; Vivin *et al.* 1996; Crookshanks, Taylor & Broadmeadow 1998), aumentando a área foliar, o sistema radicular, e conseqüentemente a acumulação de biomassa total das plantas C<sub>3</sub> (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991; Poorter 1993; Damesin *et al.* 1996; Pereira & Chaves 1998; Maroco *et al.* 2002). Por exemplo, com base nos resultados de muitas experiências de exposição a elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, em geral, o dobro do teor actual, que duraram em média 4 meses, Poorter (1993) calculou um aumento médio de 41 % na biomassa total de 49 espécies lenhosas florestais da zona temperada.

Estudos feitos em ambiente natural e controlado demonstram que o crescimento de plantas lenhosas florestais em atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> reduz parcialmente a abertura dos estomas (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991; Chaves & Pereira 1992; Ceulemans & Mousseau 1994; Heath 1998, Lodge *et al.* 2001), e conseqüentemente a perda de água por transpiração (Tognetti *et al.* 1999a), o que tem efeitos benéficos na eficiência de uso da água das plantas (Lodge *et al.* 2001). Elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera compensa, pelo menos parcialmente, os impactos negativos do aumento do stresse térmico e luminoso no funcionamento do aparelho fotossintético e estomático (Heath 1998) de plantas lenhosas florestais com stresse hídrico, como ocorre durante os períodos mais quentes ao longo do dia no Verão de regiões com clima de tipo Mediterrânico, reduzindo a susceptibilidade à fotoinibição (Chaves *et al.* 1995; Faria *et al.* 1996a), o risco de toxicidade pelas espécies reactivas de oxigénio (Pereira & Chaves 1998) e melhorando a tolerância à secura de algumas espécies (Tognetti *et al.* 1996). O impacto do aumento de curto, médio e longo prazo do teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera, bem como a interacção com stresse climático ou/e ambiental, em condições naturais e controladas, sobre a produtividade de cobertos arbóreos será analisado através dos efeitos no metabolismo do carbono e nas relações hídricas de plantas lenhosas florestais da zona temperada, incluindo espécies de regiões com clima de tipo Mediterrânico.

## 4.2. Efeitos do CO<sub>2</sub> elevado no metabolismo do carbono

### 4.2.1. Fotossíntese

Durante a exposição de curto prazo a uma atmosfera enriquecida em CO<sub>2</sub>, em condições naturais (Ellsworth 1999; Stylinski *et al.* 2000; Turnbull *et al.* 1998; Li *et al.* 1999) e em ambiente controlado (George, Gerant & Dizengremel 1996; Damesin *et al.* 1996; Vivin *et al.* 1996; Heath 1998), é esperado um aumento na taxa de fotossíntese das plantas C<sub>3</sub> e na produção de hidratos de carbono (Chaves *et al.* 1995; Turnbull *et al.* 1998; Tissue, Griffin & Ball 1999; Luo *et al.* 1999; Maroco *et al.* 2002), devido ao aumento da concentração interna de CO<sub>2</sub> (c<sub>i</sub>) nas folhas, o que estimula a fixação de CO<sub>2</sub> pela enzima Rubisco (Faria *et al.* 1996a; Tissue, Griffin & Ball 1999), e decresce a fotorrespiração devido ao aumento da razão CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub> (Kozłowski, Kramer & Pallardy 1991; Chaves & Pereira 1992; Ward & Strain 1999; Tissue, Griffin & Ball 1999). Por exemplo, durante a exposição a uma atmosfera enriquecida em CO<sub>2</sub>, em média, 580 ppmv (parcelas FACE), ao longo de uma estação de crescimento, de Maio a Outubro, de árvores adultas de *Pinus taeda* L., em condições naturais, a taxa de assimilação aparente de CO<sub>2</sub> das agulhas do ano aumentou 50-60 % (Figura IV.1), em comparação com as árvores que cresceram à concentração ambiente de CO<sub>2</sub>, de cerca de 380 ppmv nas parcelas controlo (Ellsworth 1999).

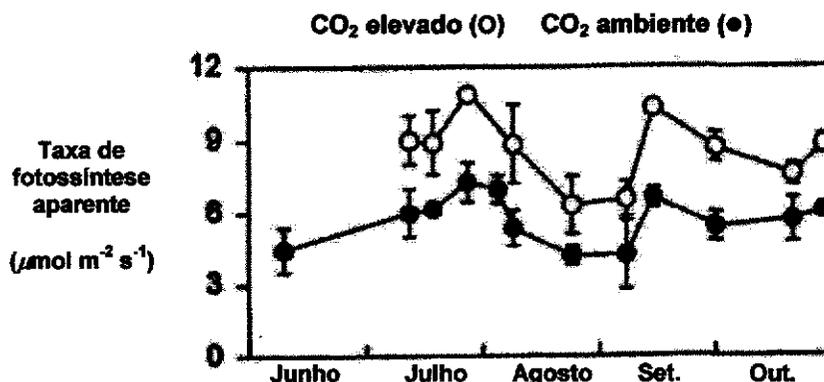


Figura IV.1. Assimilação de carbono de agulhas do ano da parte superior da copa de árvores de *Pinus taeda* L., expostas a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente (580 e 380 ppmv) durante uma estação de crescimento, da experiência FACE estabelecida na Floresta Duke, nos E.U.A (Ellsworth, 1999).

Em árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., adaptadas a teores elevados de CO<sub>2</sub> na atmosfera ao longo da vida, nas fontes geológicas de CO<sub>2</sub> de Bossoleto e Laiatico, no centro de Itália, respectivamente com valores médios de CO<sub>2</sub> de 664 e 830 ppmv na atmosfera, durante o período de determinações no início da estação

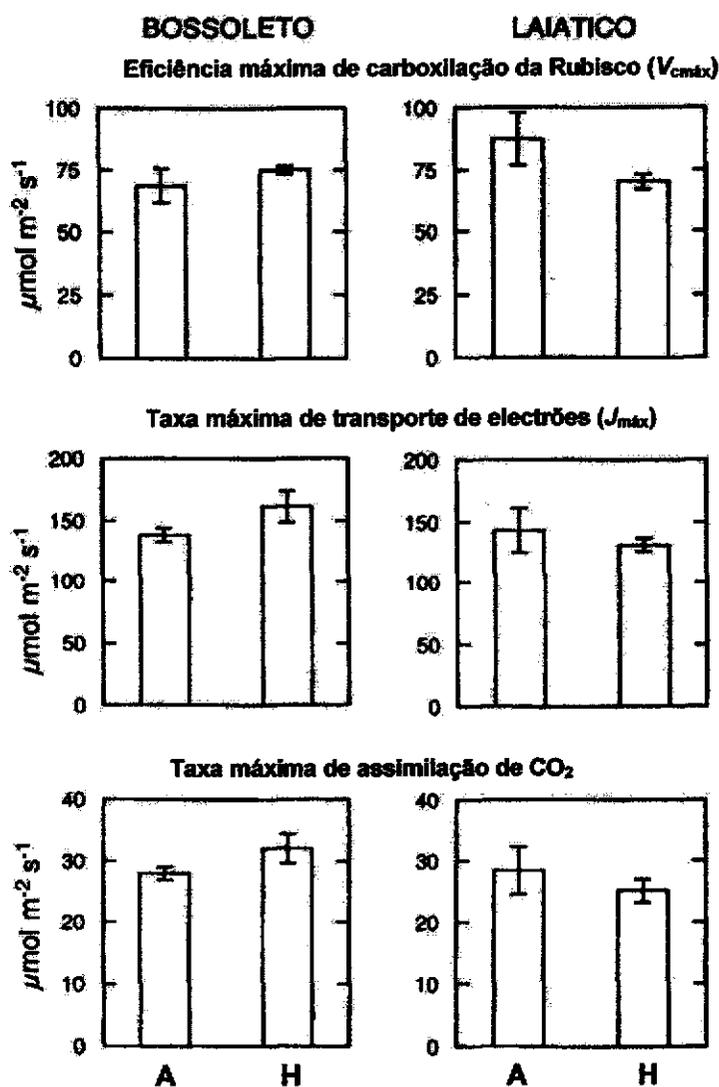


Figura IV.2. Parâmetros fotossintéticos de folhas do ano em expansão, no início da estação de crescimento, de árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., nas fontes geológicas de CO<sub>2</sub> de Bossoleto e Laiatico (H) e respectivos locais controlo (A), em Itália (Stylinski *et al.* 1999).

de crescimento, a taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano aumentou 77 % em Bossoleto e 36 % em Laiatico, relativamente às árvores correspondentes adaptadas ao teor ambiente de CO<sub>2</sub> em locais próximo daquelas fontes (locais controlo), com valores médios de CO<sub>2</sub> ambiente de 368 e 353 ppmv, respectivamente em Bossoleto e Laiatico. Não se observaram diferenças significativas (Figura IV.2) na actividade, teor e eficiência máxima de carboxilação ( $V_{cmáx}$ ) da Rubisco, taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{máx}$ ), taxa máxima de assimilação de CO<sub>2</sub> e teores de hidratos de carbono solúveis e insolúveis, com excepção do teor de amido mais elevado 42 % nas árvores da fonte de CO<sub>2</sub> de Bossoleto, do que nas árvores do respectivo local controlo (Stylinski *et al.* 2000).

A taxa de absorção de carbono das agulhas do ano aumentou 63 %, no fim de uma estação de crescimento, em árvores na fase juvenil de *Pinus radiata* D. Don., expostas a 650 ppmv de CO<sub>2</sub> durante 4 anos, em câmaras de topo aberto (OTCs) no campo, e a limitação estomática relativa da fotossíntese (RSL<sup>1</sup>) foi significativamente mais baixa ( $36,8 \pm 3,7$  %), do que nas agulhas das árvores controlo ( $53,8 \pm 5,6$  %) que cresceram em OTCs expostas à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 360 ppmv (Turnbull *et al.* 1998).

Em plantas jovens de *Quercus geminata* Small., que cresceram em elevada concentração de CO<sub>2</sub> (teor ambiente + 350 ppmv), durante cerca de 3 meses, em OTCs no campo, a taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano aumentou cerca de 73 %, sem redução significativa na actividade total e eficiência máxima de carboxilação ( $V_{cmáx}$ ) da Rubisco, capacidade de regeneração da ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) estimada pela taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{máx}$ ), nem acumulação de hidratos de carbono, comparativamente às plantas controlo que cresceram em OTCs expostas ao teor ambiente de CO<sub>2</sub> (Li *et al.* 1999).

---

<sup>1</sup> Estimativa da redução na taxa de fotossíntese aparente que depende do decréscimo na concentração interna de CO<sub>2</sub> ( $c_i$ ) resultante da resistência total à difusão do CO<sub>2</sub> da atmosfera para o interior da folha, através dos estomas, até ao mesófilo onde ocorre a carboxilação nos cloroplastos (Tissue, Griffin & Ball 1999).

Em plantas C<sub>3</sub> expostas a elevada concentração de CO<sub>2</sub> de curto prazo, em ambiente natural (Li *et al.* 1999) e controlado (George, Gerant & Dizengremel 1996), foi detectada redução na capacidade fotossintética ou regulação negativa da fotossíntese (Ceulemans & Mousseau, 1994; Ward & Strain, 1999; Luo *et al.* 1999). Com efeito, o crescimento de plantas jovens de *Quercus myrtifolia* Willd., numa atmosfera enriquecida em CO<sub>2</sub> (teor ambiente + 350 ppmv), durante cerca de 3 meses em OTCs no campo, aumentou 51 % a taxa de assimilação aparente de carbono de folhas do ano, apesar da redução de 40 % na actividade e 28 % na eficiência máxima de carboxilação ( $V_{cmáx}$ ) da Rubisco e teores mais elevados de hidratos de carbono solúveis totais (sacarose, glucose, frutose, 54 %) e insolúveis (amido, 264 %), comparativamente às plantas que cresceram a CO<sub>2</sub> ambiente em OTCs (Li *et al.* 1999).

Durante a exposição de cerca de 4 meses de plantas jovens de carvalho roble (*Quercus robur* L.) com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais, em câmaras com ambiente controlado de 700 ppmv de CO<sub>2</sub>, a taxa de fotossíntese aparente determinada em folhas do ano foi mais elevada 220 % do que a 350 ppmv de CO<sub>2</sub>, apesar do decréscimo de 54 % na actividade da Rubisco (George, Gerant & Dizengremel 1996). Este decréscimo parece estar associado a uma acumulação de sacarose e glucose. A acumulação de hidratos de carbono solúveis, tais como a sacarose e glucose nas folhas de plantas expostas a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> reprime a transcrição dos genes *rbcS* da subunidade pequena da Rubisco, baixando desse modo a actividade da enzima (Sheen 1990).

Durante a exposição de longo prazo a elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, foi também observada em *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws., (Tissue, Griffin & Ball 1999), *Pinus radiata* D. Don., (Turnbull *et al.* 1998) e *Quercus myrtifolia* Willd., (Lodge *et al.* 2001) em condições naturais, e em *Quercus suber* L., (Faria *et al.* 1996a ; Maroco *et al.* 2002) em ambiente controlado, a regulação negativa da fotossíntese. Com efeito, em árvores jovens bem hidratadas de *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws., aclimatadas a elevada

concentração de CO<sub>2</sub> (700 ppmv) durante 6 estações de crescimento em OTCs no campo, a taxa de absorção de carbono determinada em agulhas do ano aumentou 53 %, apesar dos decréscimos significativos na capacidade fotossintética máxima (20 %), eficiência máxima da Rubisco ( $V_{cmáx}$ , 36 %), taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{máx}$ , 21 %), teor e actividade de Rubisco (38 %), teores de clorofila total (24 %) e de azoto das folhas por massa foliar seca (14 %), sem variação significativa nos teores de hidratos de carbono solúveis e insolúveis, comparativamente às árvores que cresceram em condições idênticas em OTCs com a concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (350 ppmv). A RSL<sup>1</sup> foi mais baixa nas árvores que cresceram a CO<sub>2</sub> elevado (28 %) do que ambiente (39 %) (Tissue, Griffin & Ball 1999). A redução similar no teor de clorofila total e na taxa máxima de transporte de electrões (24 e 21 %), em resposta ao crescimento das árvores de *P. ponderosa* em elevada concentração de CO<sub>2</sub>, sugere que a diminuição na capacidade de regeneração da RuBP, mediada pela capacidade máxima de transporte de electrões, pode ter resultado do decréscimo no teor de clorofila (Tissue, Griffin & Ball 1999).

No estudo feito por Turnbull *et al.* (1998) com árvores na fase juvenil de *Pinus radiata* D. Don., aclimatadas a 650 ppmv de CO<sub>2</sub> durante 4 anos, em OTCs no campo, a taxa de fotossíntese aparente das agulhas com 1 ano aumentou 31 %, relativamente às agulhas das árvores que cresceram em OTCs à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 360 ppmv, apesar dos decréscimos na capacidade fotossintética máxima, actividade (39 %), teor (40 %) e eficiência máxima ( $V_{cmáx}$ , 13 %) da Rubisco e na taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{máx}$ , 17 %). Os teores de hidratos de carbono totais solúveis e insolúveis não foram significativamente diferentes nas árvores aclimatadas às duas concentrações de CO<sub>2</sub>, e a RSL<sup>1</sup> foi significativamente mais baixa nas agulhas das árvores aclimatadas a 650 ppmv de CO<sub>2</sub> ( $37,80 \pm 4,25$  %) do que a CO<sub>2</sub> ambiente ( $52,10 \pm 4,50$  %). Estes resultados, bem como os relativos às agulhas do ano, já referidos, demonstram que o estímulo da fotossíntese foi afectado significativamente

quer pelo aumento da concentração de CO<sub>2</sub> quer pela idade das agulhas, e que a redução no estímulo da absorção de carbono das agulhas com 1 ano pode ser devido à menor utilização do carbono disponível pelas *sinks* presentes nas árvores, provavelmente por razões ambientais, tais como ensombramento ao nível da copa e deficiências de nutrientes minerais nas raízes (Turnbull *et al.* 1998).

Durante a exposição de 3 anos a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> em OTCs no campo de plantas jovens de *Quercus myrtifolia* Willd., a taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano foi mais baixa 21 e 36 %, respectivamente na segunda e terceira estações de crescimento, acompanhada dos correspondentes decréscimos não significativos de 44 e 63 % na eficiência máxima da Rubisco ( $V_{\text{cmáx}}$ ), quando comparadas com as plantas em OTCs com o teor ambiente de CO<sub>2</sub> de cerca de 350 ppmv (Lodge *et al.* 2001). Note-se que a regulação negativa da fotossíntese já tinha sido detectada por Li *et al.* (1999) durante a exposição de 3 meses de plantas jovens de *Q. myrtifolia* em OTCs com elevado teor de CO<sub>2</sub>, em condições ambientais idênticas, no mesmo local.

A regulação negativa da capacidade fotossintética observada em folhas do ano de sobreiros jovens (*Quercus suber* L.) com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais, que cresceram a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> durante 14 meses, em estufas com ambiente controlado, resultou de decréscimos significativos na capacidade fotossintética máxima (cerca de 40 %), proteína solúvel, actividade total de Rubisco (cerca de 66 %), quantidade de subunidade grande de Rubisco, teores mais elevados de hidratos de carbono solúveis totais (44 %) e insolúveis (58 %). A taxa de assimilação aparente de carbono determinada a 25 e 30 °C (Figura IV.4) foi idêntica nos sobreiros desenvolvidos a 700 e 350 ppmv de CO<sub>2</sub> (Faria *et al.* 1996a). A acumulação de hidratos de carbono solúveis (sacarose, glucose, frutose) e insolúveis (amido), nas folhas dos sobreiros que cresceram em elevada concentração de CO<sub>2</sub> indica utilização

insuficiente dos fotoassimilados disponíveis pelas *sinks* presentes nas plantas, o que pode explicar a regulação negativa da fotossíntese (Faria *et al.* 1996a).

Os estudos apresentados demonstram que o crescimento de plantas  $C_3$  em atmosferas enriquecidas em  $CO_2$ , em geral, o dobro do teor actual, durante curtos períodos de tempo, em média, uma estação de crescimento, aumenta a taxa de assimilação de carbono, em cerca de 40 a 60 %, comparativamente às plantas desenvolvidas à concentração ambiente de  $CO_2$ . Porém, o estímulo na fotossíntese é reduzido para 20 a 30 %, durante o crescimento em elevada concentração de  $CO_2$  de médio e longo prazo, pelo menos em plantas lenhosas florestais, devido à regulação negativa da capacidade fotossintética. A redução no estímulo da absorção de  $CO_2$  está associada à perda de 35 a 65 % na actividade da Rubisco, 15 a 20 % na capacidade de regeneração da RuBP e acumulação de hidratos de carbono nas folhas. Esta acumulação resulta da não utilização do carbono disponível pelas *sinks* presentes nas plantas, ou da incapacidade da planta para produzir novas *sinks*, tais como folhas e raízes finas, por razões genéticas ou ambientais, levando à regulação negativa da fotossíntese. Todavia, o aumento na taxa de absorção de  $CO_2$  pode persistir ao longo do tempo, pelo menos em gramíneas perenes  $C_3$ , de acordo com os resultados publicados recentemente por Ainsworth *et al.* (2003), da experiência FACE realizada de 1993 a 2002 na Suíça, numa pastagem semeada de azevém (*Lolium perenne* L., cv. Bastion) com disponibilidade adequada de água, fertilizada com duas doses de azoto (56 e 14 g N m<sup>-2</sup> ano<sup>-1</sup>) e submetida a desfoliação parcial através de cortes periódicos, o que alterava as relações *source-sink* das plantas. Verificaram que o estímulo de 43 % na taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano não variou significativamente durante a exposição de 10 anos das plantas a 600 ppmv de  $CO_2$  nas parcelas FACE, em cada época anual de crescimento, de Março a Novembro e não houve decréscimo na eficiência máxima da Rubisco ( $V_{cmáx}$ ) e na taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{máx}$ ) nos últimos anos da experiência, independentemente da dose de azoto

e da redução significativa de 30 % na condutância estomática ( $g_s$ ), comparativamente às plantas que cresceram em condições idênticas e teor ambiente de  $CO_2$  de 360 ppmv nas parcelas controlo. O aumento sustentado da fotossíntese pode ter resultado dos efeitos da desfoliação parcial e fertilização com azoto, que associados ao crescimento do azevém com elevado teor de  $CO_2$  na atmosfera estimulava o desenvolvimento de novas *sinks* (folhas) para o carbono e azoto disponíveis nas plantas (Ainsworth *et al.* 2003).

O crescimento de curto, médio e longo prazo de plantas lenhosas florestais em atmosferas enriquecidas em  $CO_2$ , em condições naturais e ambiente controlado, estimula a assimilação de carbono, com ou sem regulação negativa da capacidade fotossintética, desde que a disponibilidade de água no solo (Ellsworth 1999), a temperatura do ar, a irradiância solar (Chaves *et al.* 1995; Faria *et al.* 1996a; Heath 1998) ou o teor de azoto no solo (Maroco *et al.* 2002) não seja limitante; porém, os efeitos variam com as espécies. Por exemplo, em árvores adultas de *Pinus taeda* L., expostas a elevada concentração de  $CO_2$  (580 ppmv) ao longo de uma estação de crescimento de Maio a Outubro, em condições naturais, o estímulo na taxa de fotossíntese aparente das agulhas do ano foi reduzido durante o período de *secura severa* no Verão (Figura IV.1), relativamente ao restante período da estação de crescimento sem défice hídrico no solo. Após a ocorrência de precipitação a meio de Setembro, a taxa de fotossíntese voltou a aumentar (Ellsworth 1999).

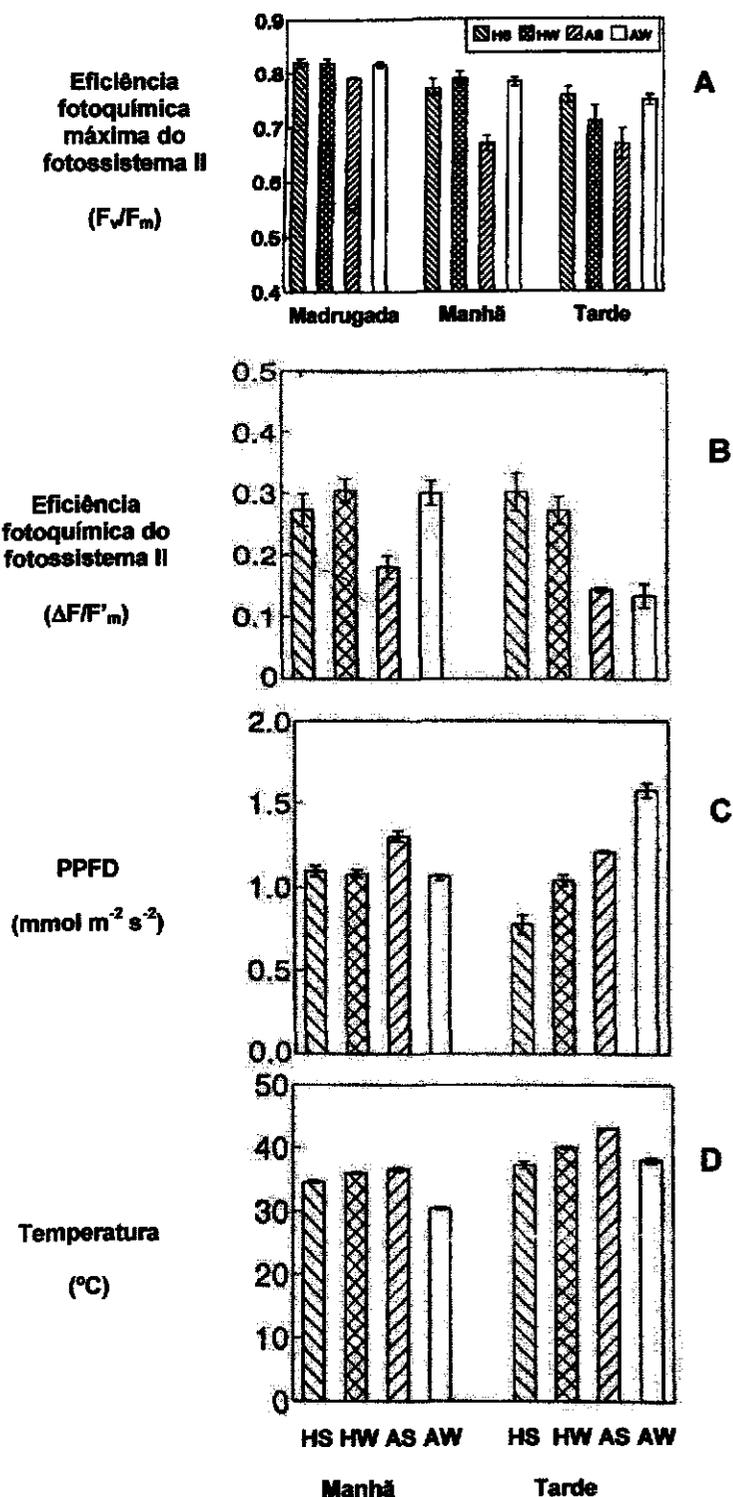
Durante o Verão com temperaturas do ar de 30 °C e 40 °C a meio do dia, elevada irradiância fotossinteticamente activa (PPFD, 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a meio do dia), e um teor médio de  $CO_2$  na atmosfera de 650 ppmv, na fonte de  $CO_2$  de Bossoleto, em azinheiras adultas (*Quercus ilex*), em condições hídricas naturais (HS) e regadas (HW), a taxa de assimilação aparente de  $CO_2$  de folhas adultas foi relativamente elevada, comparativamente às árvores que cresceram em condições idênticas e teor ambiente

de CO<sub>2</sub> de cerca de 350 ppmv (AS e AW). Isto deveu-se a um menor fecho dos estomas<sup>2</sup> a meio do dia (Figura IV.12). O teor total de hidratos de carbono solúveis (sacarose, glucose e frutose) e insolúveis (amido) foi ligeiramente superior nas azinheiras HS e HW do que nas árvores AS e AW, em particular durante o meio do dia. A eficiência fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) do fotossistema II (PSII) de madrugada foi elevada, cerca de 0,82 nas folhas das azinheiras da fonte de CO<sub>2</sub> com ou sem défice hídrico (HS e HW) e das árvores regadas do local controlo (AW); foi mais baixa nas azinheiras com stresse hídrico do local controlo (AS), com o valor médio de 0,79 e decresceu ao longo do dia em todas as árvores, sendo o decréscimo mais acentuado nas azinheiras do local controlo com stresse hídrico (AS) (Figura IV.3A) e recuperou à noite em todas as árvores. A eficiência fotoquímica do PSII ( $\Delta F/F_m$ ) baixou nas folhas das azinheiras AS (Figura IV.3B), de forma mais acentuada de manhã, porque a meio do dia, parte do decréscimo é atribuído, provavelmente à PPFD (Figura IV.3C) mais elevada que incidiu nestas árvores (Chaves *et al.* 1995). Os resultados indicam que o crescimento das azinheiras com teor elevado de CO<sub>2</sub> na atmosfera ao longo da vida, que sofreram stresse hídrico severo no Verão (HS) compensou os impactos negativos da elevada irradiância durante os períodos mais quentes do dia, no funcionamento do aparelho fotossintético (mesmo que tenha havido regulação negativa da fotossíntese), devido ao menor fecho estomático e maior disponibilidade de CO<sub>2</sub> na atmosfera, o qual foi assimilado e utilizado no consumo do excesso de radiação fotossinteticamente activa absorvida pelos pigmentos fotossintéticos, associado a temperaturas foliares mais baixas (Figura IV.3D) resultantes da maior condutância estomática (Chaves *et al.* 1995).

No estudo feito por Faria *et al.* (1996a) em ambiente controlado, com sobreiros jovens aclimatados a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> durante 14 meses, após a exposição de 4 horas a 45 °C, a taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano foi positiva, apesar da regulação

---

<sup>2</sup> O comportamento dos estomas será analisado, mais à frente, nas relações hídricas.



**Figura IV.3.** Eficiência fotoquímica máxima ( $F_v/F_m$ ) e eficiência quântica ( $\Delta F/F'_m$ ) do fotossistema II (PSII), irradiância fotossinteticamente activa incidente (PPFD) e temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de folhas adultas de sol da parte inferior da copa de azinheiras adultas (*Quercus ilex*) com défice hídrico natural no Verão e regadas que crescem na fonte geológica de  $\text{CO}_2$  de Bossoloeto (HS e HW) e no respectivo local controlo (AS e AW), em Itália (Chaves *et al.* 1995).

negativa da capacidade fotossintética, já referida, relativamente às plantas desenvolvidas em condições idênticas e 350 ppmv de CO<sub>2</sub>, cuja taxa foi negativa, próxima de zero (Figura IV.4). A actividade total de Rubisco não decresceu nas plantas expostas às duas concentrações de CO<sub>2</sub>. Quando a temperatura baixou para 25 °C, os sobreiros aclimatados a CO<sub>2</sub> elevado recuperaram mais depressa e após 30 minutos, a taxa de fotossíntese aparente era mais elevada (Figura IV.4) e menor o decréscimo na capacidade fotossintética máxima, bem como na eficiência fotoquímica máxima do PSII ( $F_v/F_m$ , 6 %), do que nos sobreiros em condições idênticas expostos a 350 ppmv de CO<sub>2</sub> (12 %). Não foi detectada degradação da subunidade grande de Rubisco em todas as plantas (Faria *et al.* 1996a). Estes resultados revelam notável resistência da Rubisco ao impacto da elevada temperatura, e que a maior taxa de fotossíntese aparente resultou, provavelmente da maior tolerância do aparelho fotossintético ao aumento de curto prazo da temperatura do ar da estufa ou/e da diminuição da fotorrespiração, induzidas pela aclimação dos sobreiros a CO<sub>2</sub> elevado durante 14 meses (Faria *et al.* 1996a).

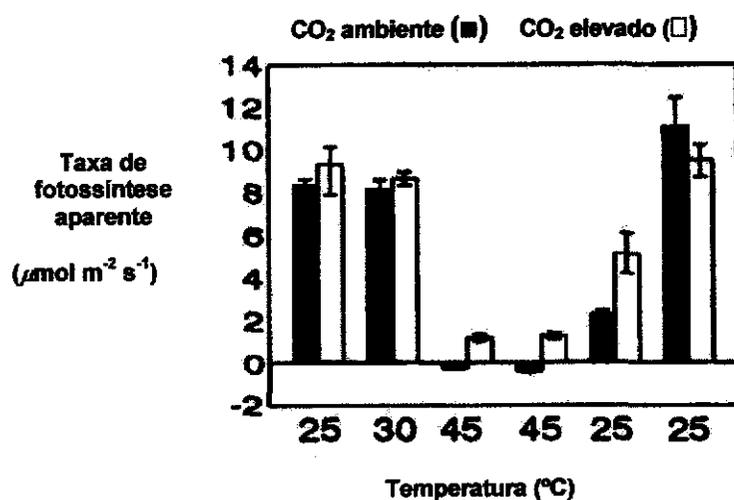


Figura IV.4. Taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano totalmente expandidas de sobreiros jovens (*Quercus suber* L.) durante a exposição de 14 meses a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350ppmv) e 25, 30 e 45 °C de temperatura, em ambiente controlado (Faria *et al.* 1996a).

Em sobreiros jovens sem limitações de água e de nutrientes minerais que cresceram durante 14 meses em estufa com elevado teor de CO<sub>2</sub> (700 ppmv) e 25 °C de temperatura, a actividade da superóxido dismutase (SOD) determinada em folhas do ano foi mais baixa do que nos sobreiros mantidos em condições idênticas e teor ambiente de CO<sub>2</sub> (350 ppmv). Quando as plantas foram submetidas a um curto período com temperatura elevada (45 °C durante 4 horas), a actividade da enzima aumentou nos sobreiros aclimatados a CO<sub>2</sub> elevado e decresceu significativamente nas plantas desenvolvidas com o teor ambiente de CO<sub>2</sub> (Pereira & Chaves 1998). Os resultados sugerem que a aclimação de plantas lenhosas florestais a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> reduz o impacto negativo do stresse oxidativo, estimulando o funcionamento de mecanismos antioxidantes a nível bioquímico (Pereira & Chaves 1998).

A aclimação durante 4 anos a elevada concentração de CO<sub>2</sub> (700 ppmv) em estufas com ambiente controlado, de sobreiros jovens com disponibilidade adequada de água e fertilizados com dois níveis contrastantes de azoto - alto (8 mM) e baixo (1 mM), não afectou significativamente a eficiência máxima da Rubisco ( $V_{cmáx}$ ) de folhas do ano em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, independentemente do regime de azoto (Figura IV.5A), e reduziu apenas cerca de 20 % a  $V_{cmáx}$  de folhas do ano totalmente expandidas e com 1 ano nos sobreiros fertilizados com 8 mM de azoto, relativamente às plantas desenvolvidas a CO<sub>2</sub> ambiente (350 ppmv). Também não afectou significativamente a taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{máx}$ ), a capacidade de utilização de trioses-fosfato (TPU) (Figura IV.5A) nem a taxa fotossintética máxima de todas as folhas, quando comparadas com as plantas que cresceram a CO<sub>2</sub> ambiente, com excepção dos decréscimos significativos de  $J_{máx}$  e TPU de folhas do ano totalmente expandidas e da taxa fotossintética máxima de todas as folhas dos sobreiros fertilizados com baixo nível de azoto (1 mM), relativamente às plantas que cresceram com 8 mM de azoto, às duas concentrações de CO<sub>2</sub>. A limitação estomática relativa da fotossíntese

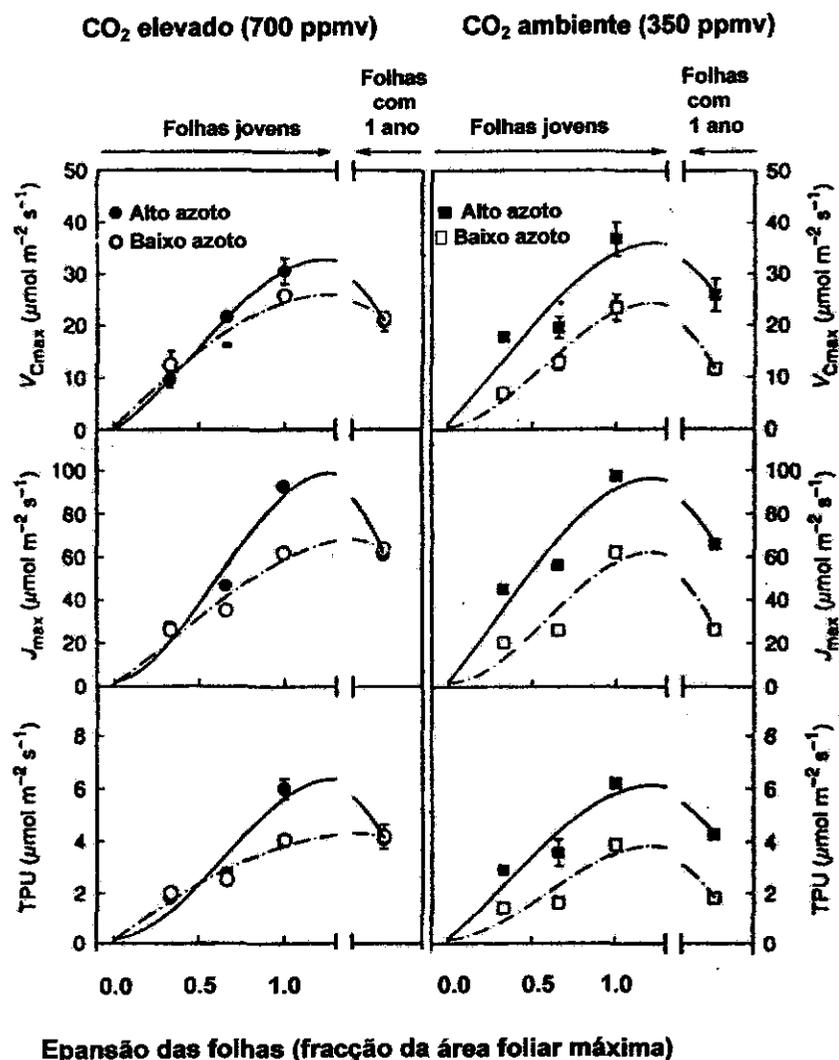


Figura IV.5A. Eficiência máxima da Rubisco ( $V_{\text{cmáx}}$ ), taxa máxima de transporte de electrões ( $J_{\text{máx}}$ ) e capacidade de utilização de trioses-fosfato (TPU) de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco et al. 2002).

(RSL<sup>1</sup>) aumentou com o desenvolvimento da folha e foi 20 % maior nas folhas do ano totalmente expandidas dos sobreiros desenvolvidos a 350 do que a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> (Figura IV.5B). O teor total de hidratos de carbono (Figura IV.5C) solúveis (sacarose,

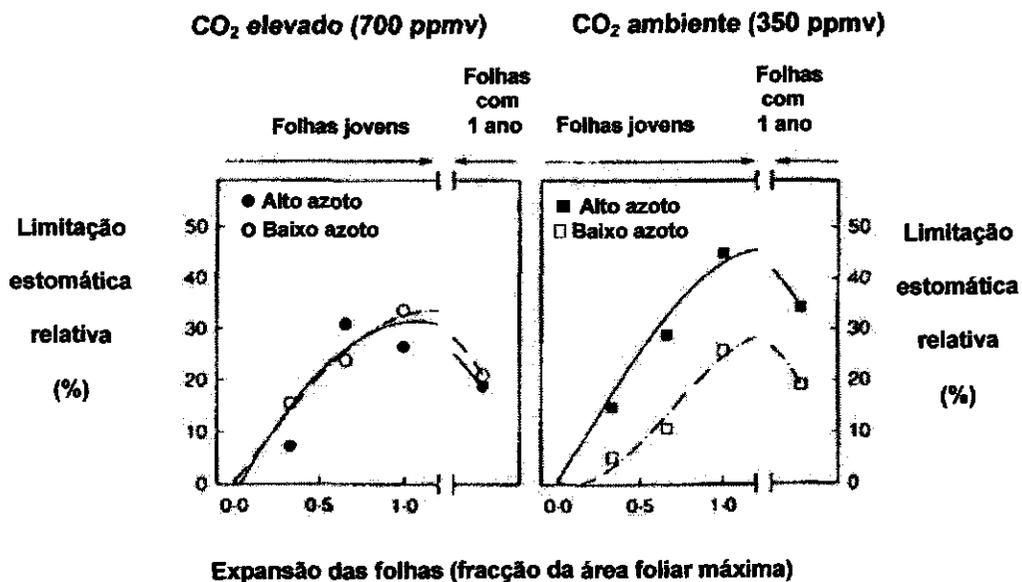


Figura IV.5B. Limitação estomática relativa da fotossíntese ( $RSL^1$ ) de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de  $CO_2$ , durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco et al. 2002).

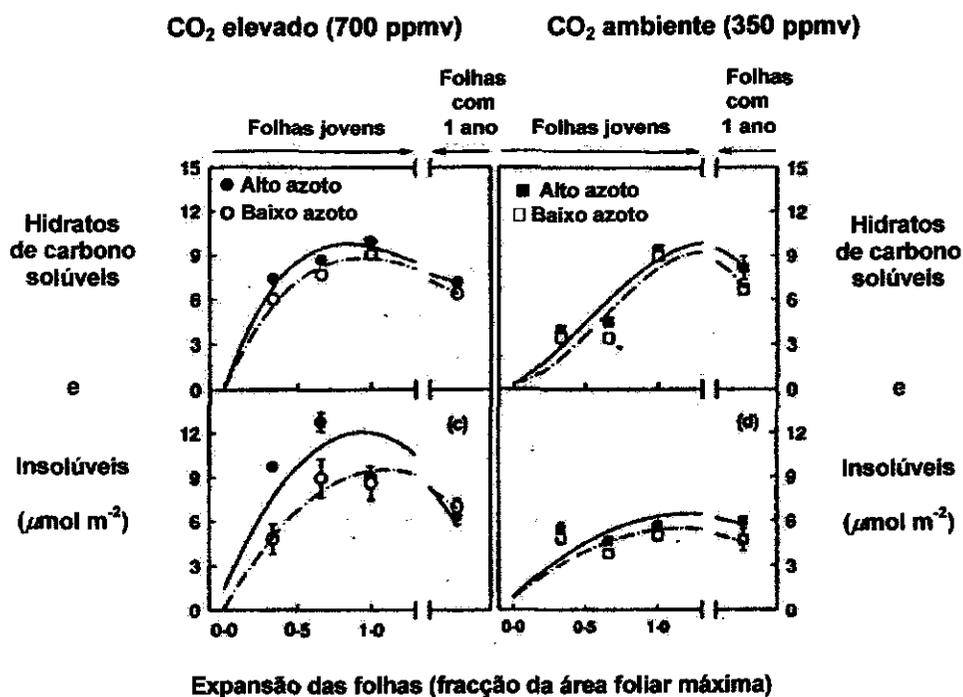
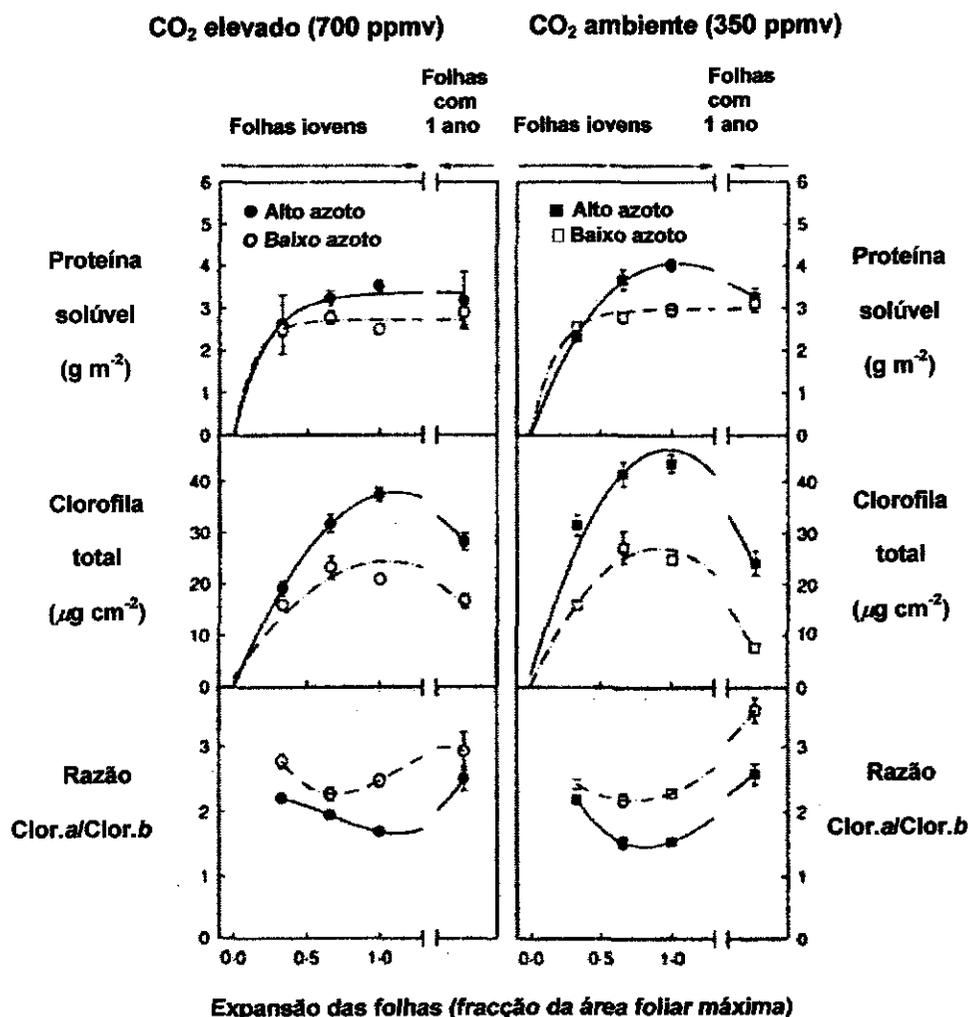


Figura IV.5C. Teor total de hidratos de carbono solúveis e insolúveis de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de  $CO_2$ , durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco et al. 2002).

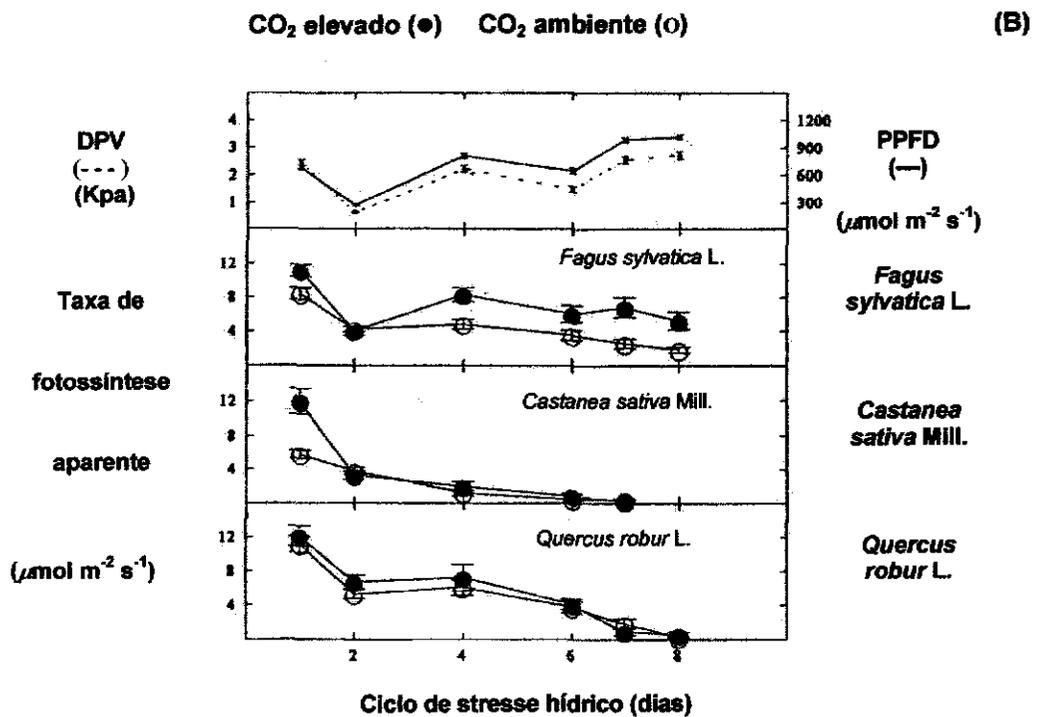
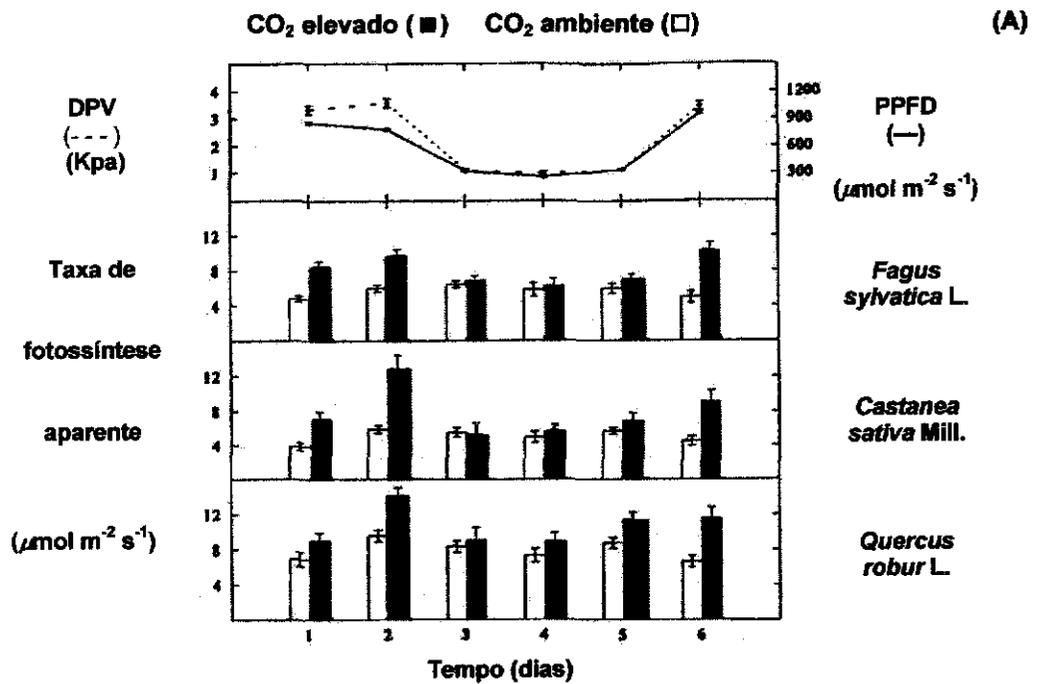


**Figura IV.5D.** Concentrações de proteína solúvel, clorofila total e razão clorofila a/clorofila b de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, aclimatados a teores elevado e ambiente de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco et al. 2002).

glucose e frutose) das folhas do ano em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima foi significativamente maior nas plantas que cresceram a CO<sub>2</sub> elevado, independentemente do regime de azoto, sem diferenças significativas nas folhas do ano totalmente expandidas e com 1 ano, mas o teor total de hidratos de carbono insolúveis (amido) de todas as folhas foi significativamente maior nos sobreiros desenvolvidos

a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> e 8 mM de azoto do que a 350 ppmv de CO<sub>2</sub>. As concentrações de proteína solúvel e clorofila total de todas as folhas foram mais baixas nas plantas fertilizadas com 1 mM de azoto do que com 8 mM, independentemente do teor de CO<sub>2</sub>. A razão clorofila *a*/clorofila *b* (Figura IV.5D) foi significativamente mais baixa nos sobreiros que cresceram com alto nível de azoto (8 mM) em ambas as concentrações de CO<sub>2</sub>. Também o teor de azoto das folhas do ano totalmente expandidas e com 1 ano foi significativamente mais baixo nas plantas fertilizadas com 1 mM de azoto que cresceram a CO<sub>2</sub> elevado do que com alto azoto e CO<sub>2</sub> ambiente (Maroco *et al.* 2002). Os resultados revelam que a capacidade fotossintética das folhas em desenvolvimento foi afectada pela disponibilidade de azoto no solo, mas não pela aclimação de prazo relativamente longo dos sobreiros jovens a elevado teor de CO<sub>2</sub>, e sugerem que o impacto da previsível duplicação da concentração actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera será mínimo no desenvolvimento do sobreiro em solos com insuficiência de azoto, como ocorre em condições naturais (Maroco *et al.* 2002).

Num estudo realizado com plantas jovens de faia (*Fagus sylvatica* L.), castanheiro (*Castanea sativa* Mill.) e carvalho roble (*Quercus robur* L.) com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais, em condições ambientais de elevada irradiância fotossinteticamente activa (PPFD) associada a elevados défice de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar (DPV) e temperatura da estufa enriquecida em CO<sub>2</sub> (teor ambiente + 250 ppmv), durante uma estação de crescimento, a taxa de fotossíntese aparente de folhas do ano aumentou 82 % (faia), 100 % (castanheiro) e 41 % (carvalho roble) (Figura IV.6A), comparativamente às plantas em estufa com o teor ambiente de CO<sub>2</sub>. Porém, em condições ambientais de baixa PPFD, DPV e temperatura do ar das estufas, o estímulo na fotossíntese pelo CO<sub>2</sub> elevado foi reduzido para 20 % (carvalho roble e 11 % (castanheiro e faia). Quando as plantas expostas a elevada concentração de CO<sub>2</sub> foram submetidas a um curto ciclo (8 dias) de défice hídrico severo no solo, a taxa



**Figura IV.6.** Déficit de pressão de vapor de água entre as folhas e a atmosfera (DPV), irradiância fotossinteticamente activa (PPFD), taxa de assimilação de carbono de folhas do ano totalmente expandidas em CO<sub>2</sub> elevado e ambiente, de plantas jovens de *Fagus sylvatica* L., *Castanea sativa* Mill., e *Quercus robur* L., bem hidratadas (A) e submetidas a um curto período de stress hídrico no solo (B) em estufas (Heath 1998).

fotossintética das folhas do ano (Figura IV.6B) aumentou, em média, 88 % em faia, diminuiu em castanheiro e não variou significativamente em carvalho roble, relativamente às plantas em condições idênticas à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (Heath 1998). Note-se que o estímulo na fotossíntese das plantas de *F. sylvatica* com défice hídrico foi superior ao das plantas bem hidratadas, o que sugere que nestas condições, a exposição de curto prazo a elevada concentração de CO<sub>2</sub>, compensou o impacto negativo de um curto ciclo de *secura severa no funcionamento do aparelho fotossintético* desta espécie.

Os exemplos apresentados da acção combinada entre elevado teor de CO<sub>2</sub> atmosférico e stresse ambiental, na assimilação de carbono (com ou sem regulação negativa da capacidade fotossintética) de plantas lenhosas florestais de algumas espécies, com ou sem défice hídrico, sugerem que a aclimação de curto, médio e longo prazo a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> reduz a susceptibilidade à fotoinibição (Chaves & Pereira 1992; Faria *et al.* 1996a), bem como à toxicidade causada por radicais livres de oxigénio (Bowler, Van Montagu & Inzé 1992; Monk, Fagerstedt & Crawford 1989; Faria *et al.* 1996b; Pereira & Chaves 1998). Porém, os efeitos benéficos da duplicação do teor atmosférico de CO<sub>2</sub> na capacidade fotossintética serão mínimos ou insignificantes em plantas que crescem em solos com défice de azoto.

#### **4.2.2. Respiração**

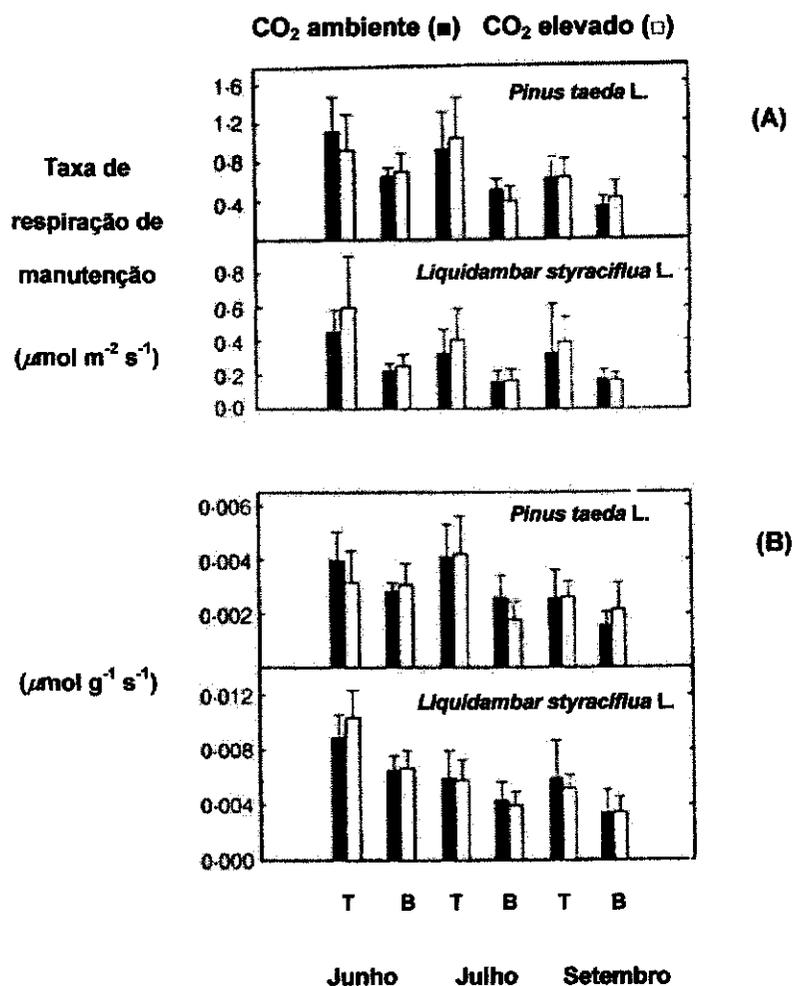
Os efeitos da exposição a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> na respiração de crescimento e de manutenção das folhas de plantas lenhosas florestais têm sido estudados em ambiente natural (Turnbull *et al.* 1998; Tissue, Griffin & Ball 1999; Hamilton, Thomas & DeLucia 2001) e controlado (George, Gerant & Dizengremel, 1996; Maroco *et al.*, 2002). Por exemplo, a aclimação de árvores na fase juvenil, de *Pinus radiata* D.

Don., a 650 ppmv de CO<sub>2</sub>, em OTCs no campo, durante 4 anos, não afectou significativamente a taxa de respiração de manutenção das agulhas do ano ( $1,14 \pm 0,89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) no fim de uma estação de crescimento, e com 1 ano ( $1,10 \pm 0,58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), quando comparadas com as agulhas correspondentes que cresceram em OTCs com a concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 360 ppmv, cujas taxas foram, respectivamente de  $0,89 \pm 0,75$  e  $0,76 \pm 0,69 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Turnbull *et al.* 1998). Os resultados demonstram que, contrariamente à fotossíntese, já mencionada, a taxa de respiração de manutenção não variou em função do aumento da concentração de CO<sub>2</sub>, nem da idade das agulhas.

A exposição de árvores jovens bem hidratadas de *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws., durante 6 estações de crescimento a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> na atmosfera de OTCs, em condições naturais, não afectou a taxa de respiração de manutenção de agulhas do ano ( $0,102 \pm 0,027 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), em comparação com as árvores desenvolvidas em condições idênticas e 350 ppmv de CO<sub>2</sub> ( $0,047 \pm 0,047 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), representando apenas cerca de 1 % das respectivas taxas de fotossíntese aparente (Tissue, Griffin & Ball 1999).

A aclimatação a 600 ppmv de CO<sub>2</sub> na atmosfera durante cerca de 3 anos, de árvores adultas de *Pinus taeda* L., e *Liquidambar styraciflua* L., em ambiente natural (parcelas FACE), não alterou a taxa de respiração de manutenção de folhas do ano do topo e da base da copa, ao longo de uma estação de crescimento. Porém, a taxa de respiração das folhas do topo da copa foi significativamente mais elevada do que a das folhas da base (Figura IV.7). A atmosfera de CO<sub>2</sub> elevado também não alterou a resposta da taxa de respiração das folhas do topo da copa às variações na temperatura de 22 a 32 °C, e reduziu significativamente a taxa de respiração de crescimento das folhas do topo da copa em 21 % (*P. taeda*) e 39 % (*L. styraciflua*), comparativamente às árvores que cresceram à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 400 ppmv (Hamilton, Thomas & DeLucia 2001). O decréscimo na taxa de respiração de crescimento causado

pelo aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, parece estar associado quer ao teor de azoto ligeiramente mais baixo, quer ao teor mais elevado de carbono total, expressos por massa foliar seca (Hamilton, Thomas & DeLucia 2001).



**Figura IV.7.** Taxas de respiração de manutenção expressas por área foliar (A) e massa foliar seca (B) de folhas do ano totalmente expandidas do topo (T) e da base (B) da copa de árvores adultas de *Pinus taeda* L., e *Liquidambar styraciflua* L., expostas a CO<sub>2</sub> elevado versus ambiente (600 vs 400 ppmv) durante cerca de 3 anos, da experiência FACE "FACTS-1" nos E.U.A (Hamilton, Thomas & DeLucia 2001).

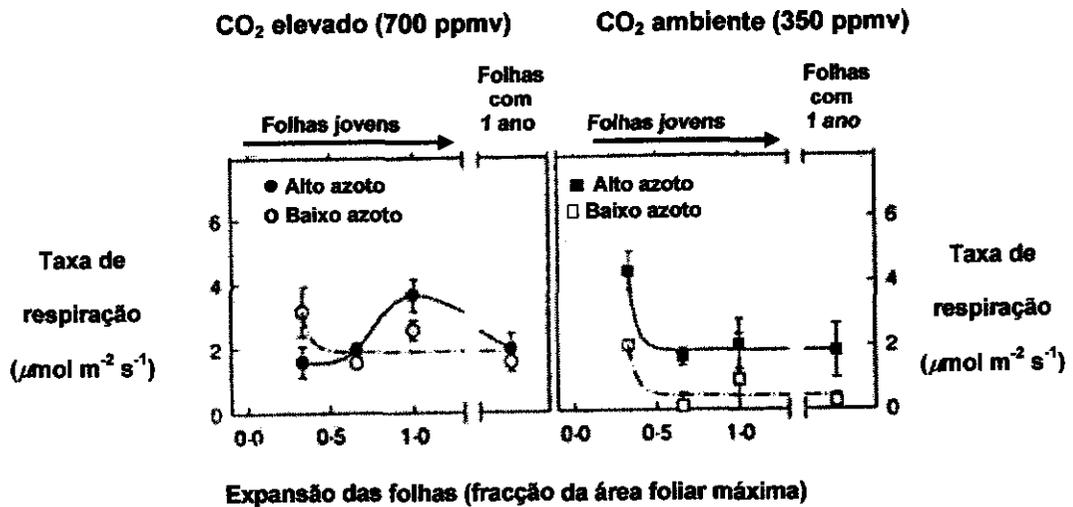
Em plantas jovens de carvalho robre (*Quercus robur* L.) com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais, expostas a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> durante cerca de 4 meses, em câmaras com ambiente controlado, a taxa de respiração de manutenção

de folhas do ano foi mais baixa do que nas plantas que cresceram a 350 ppmv de CO<sub>2</sub> (George, Gerant & Dizengremel 1996). O decréscimo na taxa de respiração de manutenção induzido pela duplicação da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera parece estar associado a teores mais baixos de azoto e proteína solúvel (expressos por massa foliar seca) e, provavelmente ao efeito directo do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> em enzimas da cadeia respiratória (George, Gerant & Dizengremel 1996).

O crescimento de sobreiros jovens com disponibilidade adequada de água e fertilizados com 8 e 1 mM de azoto, em estufas com ambiente controlado de 700 ppmv de CO<sub>2</sub>, durante 4 anos, não afectou significativamente a taxa de respiração de crescimento de folhas do ano em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, nem a taxa de respiração de manutenção de folhas do ano totalmente expandidas e com 1 ano (Figura IV.8), relativamente aos sobreiros que cresceram a 350 ppmv de CO<sub>2</sub>, nos quais se verificou que a taxa de respiração de crescimento das folhas em expansão foi sempre maior nas plantas fertilizadas com 8 mM de azoto do que nas fertilizadas com 1 mM (Maroco *et al.* 2002). Os resultados revelam que a respiração foliar foi afectada pela disponibilidade de azoto, mas não pela duplicação da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, tal como sucedeu com a capacidade fotossintética (Maroco *et al.* 2002).

De acordo com os resultados dos estudos apresentados verifica-se que a duplicação da concentração actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera não tem efeitos significativos ou até reduz as taxas de respiração de crescimento e de manutenção das folhas de plantas lenhosas florestais. Os mecanismos que explicam os decréscimos nas taxas de respiração causados pelo aumento da concentração de CO<sub>2</sub> ainda não estão claramente identificados (González-Meler & Siedow 1999). Tem sido proposto que a duplicação da concentração actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera inibe a actividade de enzimas que participam na cadeia respiratória de transporte de electrões, nomeadamente a citocromo *c* oxidase e a succinato desidrogenase. Porém, tal inibição

não explica totalmente a redução da respiração ao nível da folha nem da planta inteira, de acordo com a análise detalhada feita por González-Meler & Siedow (1999), os quais sugerem a existência de outros mecanismos que devem ser investigados.



**Figura IV.8.** Taxa de respiração de folhas em expansão com 1/3 e 2/3 da área foliar máxima, totalmente expandidas e com 1 ano, de sobreiros jovens fertilizados com 8 e 1 mM de azoto e aclimatados a teores elevado e ambiente de  $\text{CO}_2$ , durante 4 anos, em estufas com ambiente controlado (Maroco *et al.* 2002).

#### 4.2.3. Crescimento

O crescimento de plantas lenhosas florestais em condições ambientais adequadas e atmosferas enriquecidas em  $\text{CO}_2$  estimula a taxa de crescimento e a produção de biomassa total (Kozłowski, Kramer & Pallardy 1991; Poorter 1993; Ceulemans & Mousseau 1994; Larcher 1995; Jach & Ceulemans 1999, Ward & Strain 1999) durante a primeira estação de crescimento (Damesin *et al.* 1996; Pereira & Chaves 1998; Vivin *et al.* 1996; Picon, Guhel & Aussenac 1996). Todavia, tal como já foi referido, o estímulo inicial no crescimento em resposta à elevada concentração de  $\text{CO}_2$

na atmosfera diminui ao longo do tempo (Pereira & Chaves 1998; Lambers, Chapin III & Pons 1998; Ward & Strain 1999). Por exemplo, em plantas jovens de *Pinus sylvestris* L., com 3 anos transplantadas para OTCs no campo onde foram expostas a elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera (teor ambiente + 400 ppmv), durante 2 anos, a taxa de crescimento relativo (RGR) foi significativamente mais elevada do que nas plantas controlo que cresceram em condições idênticas e teor ambiente de CO<sub>2</sub> (cerca de 350 ppmv), no fim da primeira estação de crescimento. Porém, tal não se verificou no fim da segunda estação de crescimento, devido provavelmente à regulação negativa da fotossíntese (Jach & Ceulemans 1999).

A biomassa total de sobreiros jovens com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais aumentou substancialmente (97 %), após 4 meses de crescimento em estufas com ambiente controlado de 700 ppmv de CO<sub>2</sub>, bem como a área foliar, comparativamente aos sobreiros que cresceram com 350 ppmv de CO<sub>2</sub> (Damesin *et al.* 1996). O aumento substancial na biomassa total resultou, provavelmente do estímulo da fotossíntese induzido pela duplicação da concentração de CO<sub>2</sub>, apenas no início do desenvolvimento das plantas, o que causou maior taxa de crescimento inicial, bem como maior área foliar (Damesin *et al.* 1996).

Um aumento substancial na biomassa total, bem como na área foliar de sobreiros jovens sem limitações de água e nutrientes minerais, durante a primeira estação de crescimento de 6 meses a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> em ambiente controlado, comparativamente às plantas que cresceram à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (350 ppmv) foi determinado por Pereira & Chaves (1998). Porém, o estímulo na biomassa total (52 %) foi inferior ao obtido por Damesin *et al.* (1996) após 4 meses de enriquecimento com CO<sub>2</sub>, e decresceu para 19 % no fim da segunda estação de crescimento de 15 meses em elevada concentração de CO<sub>2</sub>. A redução no estímulo da produção de biomassa total pode ser atribuída ao decréscimo no coeficiente de repartição de carbono para as folhas e, provavelmente da razão da área foliar

(LAR, razão entre a área foliar e a massa seca da planta inteira) ou/e à regulação negativa da fotossíntese (Pereira & Chaves 1998), observada em sobreiro por Faria *et al.* (1996a) e Maroco *et al.* (2002), já mencionada.

O crescimento de plantas jovens de carvalho roble (*Quercus robur* L.) bem hidratadas e com disponibilidade adequada de nutrientes minerais, em estufas com ambiente controlado de 700 ppmv de CO<sub>2</sub> estimulou a produção de biomassa total (+ 44 %), apenas durante os primeiros 4 meses, relativamente às plantas expostas à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 350 ppmv; porém, no fim da primeira estação de crescimento de 7 meses, o aumento na biomassa total não foi significativamente diferente nas plantas que cresceram às duas concentrações de CO<sub>2</sub> (Vivin *et al.* 1996). Na experiência feita por Picon, Guhel & Aussenac (1996) em condições idênticas às anteriores, a duplicação da concentração ambiente de CO<sub>2</sub> na atmosfera da estufa, durante uma estação de crescimento de 7 meses estimulou a acumulação de biomassa total (+ 39 %) em plantas jovens de carvalho roble e aumentou 30 % a área foliar e o número total de folhas por planta. O aumento inicial na biomassa total das plantas de *Q. robur* L., pode ser explicado pelo estímulo da taxa de crescimento relativo (RGR) durante a fase inicial de crescimento causado pela elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, quando ocorreu a expansão máxima das folhas que levou ao aumento do número e área das folhas (Picon, Guhel & Aussenac 1996). Porém, no fim da estação de crescimento, a taxa de crescimento relativo foi inibida pela elevada concentração de CO<sub>2</sub> (Vivin *et al.* 1996), tal como foi referido em plantas de trigo (Poorter 1993).

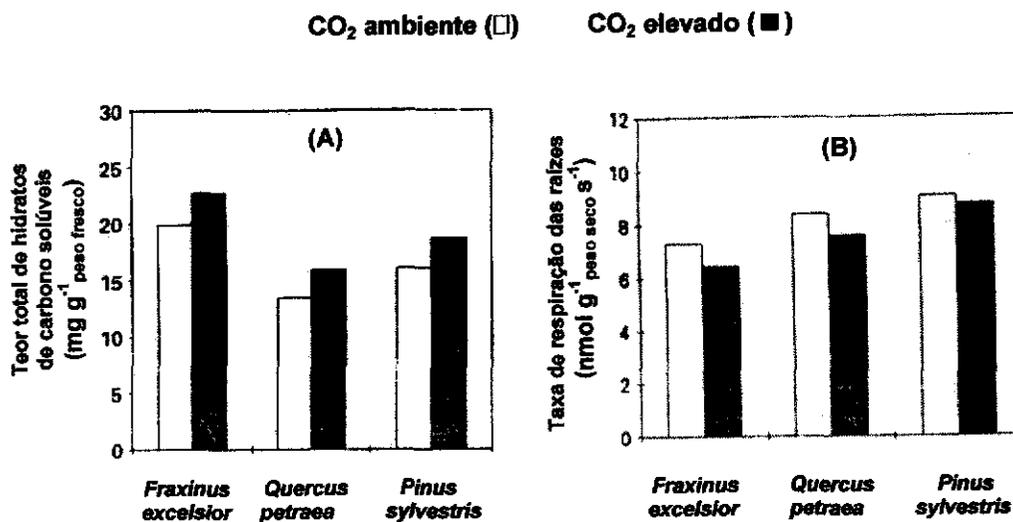
O aumento do teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera induz alterações na repartição do carbono pelas diferentes componentes da biomassa, bem como na morfologia da parte aérea e do sistema radicular de plantas lenhosas florestais (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991; Damesin *et al.* 1996; Vivin *et al.* 1996; Picon, Guhel & Aussenac 1996; Pereira & Chaves 1998; Crookshanks, Taylor & Broadmeadow 1998; Maroco *et al.* 2002). Com efeito, a duplicação da concentração ambiente de CO<sub>2</sub> estimulou a repartição

de carbono para as folhas (+ 30 %), caule (+ 57 %) e raiz (+ 33 %) e decresceu a razão raiz/parte aérea de plantas jovens de carvalho roble (*Quercus robur* L.) com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais, durante uma estação de crescimento de 7 meses (Picon, Guhel & Aussenac, 1996).

No estudo feito por Vivin *et al.* (1996) com plantas jovens de carvalho roble, a área foliar, a área foliar específica (SLA, razão entre a área e a massa seca das folhas,  $\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$ ), a razão da área foliar (LAR,  $\text{dm}^2 \text{g}^{-1}$ ) e a razão da massa do caule (SMR, razão entre a massa seca do caule e a massa seca da planta inteira,  $\text{g g}^{-1}$ ) aumentaram, e o teor de azoto por área foliar, a razão raiz/parte aérea e a razão da massa da raiz (RMR, razão entre a massa seca da raiz e a massa seca da planta inteira,  $\text{g g}^{-1}$ ) decresceram significativamente, no fim de uma estação de crescimento de 7 meses a 700 ppmv de  $\text{CO}_2$ , em comparação com as plantas que cresceram em condições idênticas a 350 ppmv de  $\text{CO}_2$ .

Em plantas jovens de *Fraxinus excelsior* L., *Quercus petraea* L., e *Pinus sylvestris* L., que cresceram em OTCs no campo com solo pobre em nutrientes, sem défice hídrico, expostas a 700 ppmv de  $\text{CO}_2$  durante 20 meses, o comprimento total da raiz, o número e o diâmetro de raízes laterais, bem como o teor total de hidratos de carbono solúveis (Figura IV.9A) aumentaram, e a taxa de respiração das raízes decresceu significativamente (Figura IV.9B), quando comparadas com as plantas que cresceram em condições idênticas a 350 ppmv de  $\text{CO}_2$  (Crookshanks, Taylor & Broadmeadow 1998). A duplicação da concentração de  $\text{CO}_2$  na atmosfera estimulou a expansão das células da raiz na zona de alongamento, desde o ápice até à zona de diferenciação, o que levou ao aumento do comprimento total da raiz. Estimulou ainda a ramificação do sistema radicular aumentando a produção de raízes laterais grossas e finas, respectivamente nas plantas de *P. sylvestris* e *F. excelsior*. O decréscimo na taxa de respiração pode ser explicado pela redução no teor de azoto das raízes e pelo efeito directo da elevada concentração atmosférica de  $\text{CO}_2$  na actividade de enzimas da cadeia

respiratória de transporte de electrões, tais como a citocromo c oxidase e succinato desidrogenase (Crookshanks, Taylor & Broadmeadow 1998), já referido.



**Figura IV.9.** Teor total de hidratos de carbono solúveis (A) e taxa de respiração (B) das raízes de plantas jovens de *Fraxinus excelsior* L., *Quercus petraea* L., e *Pinus sylvestris* L., que cresceram em CO<sub>2</sub> elevado versus ambiente (700 vs 350 ppmv), durante 20 meses, em câmaras de topo aberto no campo (Crookshanks, Taylor & Broadmeadow 1998).

A análise da interacção entre elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera e outros factores ambientais ou/e climáticos feita por Poorter & Pérez-Soba (2001) revelou que o estímulo na acumulação de biomassa total de plantas lenhosas (e herbáceas), devido ao enriquecimento com CO<sub>2</sub> atmosférico, aumenta ligeiramente com menor teor de água disponível no solo, é substancialmente maior com elevadas concentrações de ozono (O<sub>3</sub>) na atmosfera, e é reduzido em condições de baixas temperaturas e disponibilidade de nutrientes minerais no solo. Porém, observa-se que os efeitos variam com o tempo de exposição ao elevado teor de CO<sub>2</sub> e de acordo com as espécies, pelo menos no caso da interacção com o teor de azoto disponível no solo, como demonstram os estudos feitos por Maroco *et al.* (2002) e Pereira & Chaves (1998).

Com efeito, a aclimação a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> durante 4 anos, em ambiente controlado, de sobreiros jovens com disponibilidade adequada de água e fertilizados com 8 mM de azoto, aumentou a biomassa total (quase 30 %), bem como a das folhas, caule, cortiça, raízes, e a área foliar, comparativamente aos sobreiros que cresceram em condições idênticas, a 350 ppmv de CO<sub>2</sub> e fertilizados com 1 mM de azoto (Maroco *et al.* 2002). O aumento da biomassa total resultou do maior investimento de azoto no crescimento e expansão das folhas associado à duplicação da concentração de CO<sub>2</sub> no ar da estufa (Maroco *et al.* 2002).

A exposição a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> durante 10 meses, em estufas com ambiente controlado, de plantas jovens de *Fraxinus angustifolia* com disponibilidade adequada de água e fertilizadas com 6 e 1  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  de azoto aumentou significativamente a eficiência de uso de azoto (NUE) das folhas (Figura IV.10A) e a acumulação de biomassa total (Figura IV.10B), comparativamente às plantas em condições idênticas

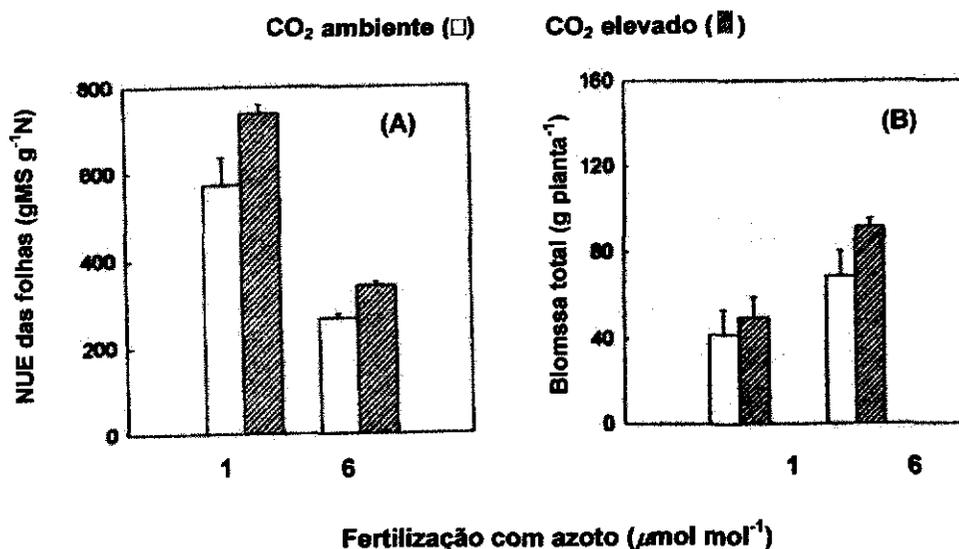


Figura IV.10. Efeitos da acção combinada entre a exposição a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350 ppmv) e fertilização com 6 e 1  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  de azoto na eficiência de uso de azoto (NUE) das folhas (A) e na acumulação de biomassa total (B) de plantas jovens de *Fraxinus angustifolia* em ambiente controlado (Pereira & Chaves 1998).

expostas à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> de 350 ppmv (Pereira & Chaves, 1998). A duplicação da concentração de dióxido de carbono na atmosfera da estufa estimulou a resposta das plantas ao azoto disponível no solo, expresso pela maior eficiência de uso de azoto das folhas (NUE) das plantas fertilizadas com 1  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  de azoto (Figura IV.10A), apesar da regulação negativa da fotossíntese (Pereira & Chaves 1998).

Os exemplos apresentados demonstram que o aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, em geral, o dobro do valor actual, estimula a acumulação de biomassa total durante a fase inicial do crescimento das plantas lenhosas florestais. Porém, o estímulo inicial é reduzido ao longo do desenvolvimento das plantas, devido ao decréscimo na taxa de crescimento relativo ao longo do tempo (Poorter 1993) e à regulação negativa da fotossíntese, principalmente em condições de baixa disponibilidade de nutrientes minerais no solo, nomeadamente de azoto. O crescimento de plantas lenhosas florestais em atmosferas enriquecidas em dióxido de carbono estimula a repartição do carbono fotoassimilado para as diferentes componentes da biomassa, incluindo a cortiça no sobreiro, bem como a ramificação da parte aérea e do sistema radicular.

#### **4.3. Efeitos do CO<sub>2</sub> elevado nas relações hídricas**

A exposição de curto, médio e longo prazo a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>, de plantas C<sub>3</sub> em ambiente natural (Chaves *et al.* 1995; Tognetti *et al.* 1996; Tognetti *et al.* 1999a; Lodge *et al.* 2001; Ainsworth *et al.* 2003) e controlado (Faria *et al.* 1996a; Damesin *et al.* 1996; Picon, Guehl & Aussenac 1996; Vivin *et al.* 1996; Heath 1998) induz o fecho parcial dos estomas, reduzindo desse modo a condutância estomática à difusão de vapor de água do interior das folhas para a atmosfera ( $g_s$ ), ou seja, a perda de água por transpiração, o que tem efeitos positivos na eficiência de uso da água (WUE) das plantas C<sub>3</sub> (Kozlowski, Kramer & Pallardy 1991; Ceulemans & Mousseau 1994). Por outro lado, os efeitos da exposição prolongada das plantas lenhosas a elevado teor

atmosférico de CO<sub>2</sub> nas propriedades hidráulicas do xilema (condutividade hidráulica e vulnerabilidade ao embolismo) variam de acordo com as espécies e as condições ambientais (Tognetti *et al.* 1999b). Com efeito, em árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> em Bossoleto, no centro de Itália, aclimatadas ao longo da vida a elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera (500 a 1000 ppmv), a condutância estomática, a transpiração, a área foliar, a resistência hidráulica e o fluxo xilémico relativo à área condutora de xilema foram mais baixos do que nas árvores que crescem sob concentração atmosférica ambiente de CO<sub>2</sub>. Porém, o decréscimo em g<sub>s</sub> e na transpiração causado pela aclimação das árvores ao enriquecimento natural e contínuo da atmosfera com dióxido de carbono foi menor em condições de elevado déficit de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar (DPV) associado à *secura severa* do solo que ocorreu de meados até ao final do Verão (Tognetti *et al.* 1999a).

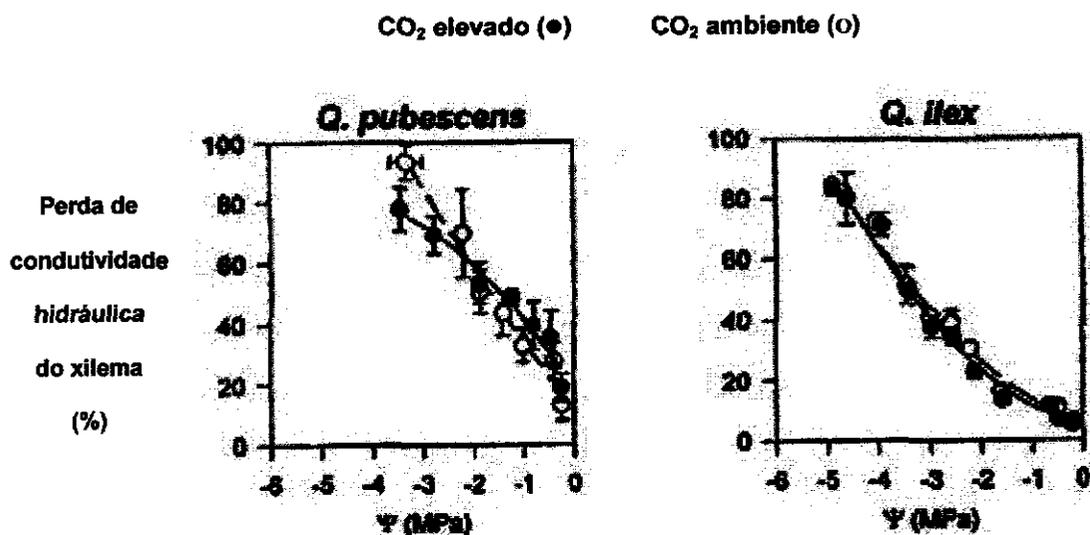
Num estudo feito com árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., (espécie de folha caduca e porosidade em anel) e azinheiras (*Quercus ilex* L., com folha persistente e porosidade semi-difusa) que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> em Bossoleto e na área controlo com a concentração ambiente de CO<sub>2</sub>, no centro de Itália, a perda sazonal de condutividade hidráulica do xilema<sup>3</sup> (K, %) foi elevada, entre cerca de 50 e 70 % (Tabela IV.1). Isto ocorreu durante os dois anos consecutivos de medições, mas foi mais baixa nas árvores de *Q. pubescens* da fonte de CO<sub>2</sub> do que nas árvores correspondentes da área controlo, excepto no Outono (Tognetti *et al.* 1999b). Porém, as diferenças entre as azinheiras expostas ao longo da vida às duas concentrações de CO<sub>2</sub> não foram significativas (Tabela IV.1). Não se observaram diferenças na vulnerabilidade do xilema ao embolismo (relação entre a perda de condutividade hidráulica e o potencial hídrico do xilema) entre as árvores das duas

---

<sup>3</sup>A perda de condutividade hidráulica do xilema foi calculada através da fórmula  $K = [(K_m - K_i) / K_m] \cdot 100$ , em que as condutividades hidráulicas máxima ( $K_m$ ) e inicial ( $K_i$ ) foram determinadas pelo método de Sperry (Tognetti *et al.* 1999b).

**Tabela IV.1.** Perda sazonal de condutividade hidráulica ( $K$ , %) de árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., e *Quercus ilex* L., aclimatadas ao longo da vida a teores elevado e ambiente de  $\text{CO}_2$  na atmosfera, respectivamente na fonte de  $\text{CO}_2$  em Bossoleto e no local controlo, no centro de Itália (Tognetti *et al.* 1999b).

Estação do ano	<i>Quercus pubescens</i>		<i>Quercus ilex</i>	
	$\text{CO}_2$ elevado	$\text{CO}_2$ ambiente	$\text{CO}_2$ elevado	$\text{CO}_2$ ambiente
Inverno	63 ± 3,3	72 ± 4,0	64 ± 2,5	66 ± 3,9
Primavera	48 ± 4,7	65 ± 2,9	59 ± 2,1	57 ± 4,1
Verão	59 ± 4,2	70 ± 4,1	63 ± 2,7	66 ± 3,5
Outono	50 ± 2,1	46 ± 4,2	55 ± 2,7	53 ± 4,0



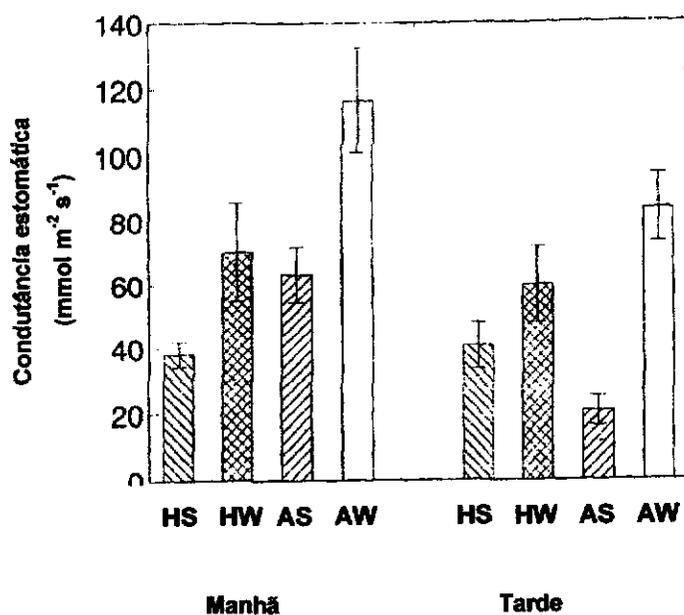
**Figura IV.11.** Vulnerabilidade do xilema ao embolismo em árvores adultas de *Quercus pubescens* Willd., e de *Quercus ilex* L., aclimatadas ao longo da vida a elevado teor de  $\text{CO}_2$  atmosférico na fonte geológica de  $\text{CO}_2$  em Bossoleto e teor ambiente no local controlo (Tognetti *et al.* 1999b).

espécies que cresceram em CO<sub>2</sub> elevado e ambiente. Houve, porém, diferenças entre as duas espécies (Figura IV.11), sendo as azinheiras menos vulneráveis ao embolismo do que as árvores de *Q. pubescens*. Na figura observa-se, por exemplo, que a perda de 40 e 80 % de condutividade hidráulica do xilema ocorreu a potenciais hídricos de cerca de -3 e -5 MPa nas azinheiras e à volta de -1 e -3 MPa nas árvores de *Q. pubescens* (Tognetti *et al.* 1999b). Os resultados sugerem que os efeitos da exposição prolongada a elevado teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera nas propriedades hidráulicas do xilema poderão estar correlacionados com a diferente resposta dos estomas das duas espécies ao enriquecimento natural e contínuo da atmosfera com CO<sub>2</sub> e não com a estrutura do xilema (Tognetti *et al.* 1999b).

Azinheiras (*Quercus ilex*) adultas que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> de Bossoleto (centro de Itália), do estudo descrito na página 36, em condições hídricas naturais (HS) e do local controlo com condições idênticas e 350 ppmv de CO<sub>2</sub> (AS) sofreram stresse hídrico severo, indicado pelos valores do potencial hídrico foliar (Tabela IV.2) de madrugada e a meio do dia ( $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$ ), comparativamente às árvores dos dois locais regadas duas vezes por semana, desde o princípio de Junho (HW e AW). Não se observaram diferenças significativas no  $\Psi_{pd}$  das azinheiras não regadas expostas a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente (HS e AS, Tabela IV.2). A condutância estomática ( $g_s$ ) de folhas adultas (Figura IV.12) das azinheiras enriquecidas naturalmente em CO<sub>2</sub> não regadas (HS) e regadas (HW) foi mais baixa do que nas árvores correspondentes desenvolvidas a CO<sub>2</sub> ambiente (AS e AW), com excepção de  $g_s$  à tarde das azinheiras não regadas (HS). O stresse hídrico induziu o fecho parcial dos estomas, a meio do dia, nas árvores não regadas do local controlo (AS), expresso pelo decréscimo de cerca de 3 vezes na  $g_s$  à tarde, em relação à  $g_s$  máxima (de manhã). Tal não se verificou nas azinheiras (HS) do local enriquecido em CO<sub>2</sub> com stresse hídrico (Chaves *et al.* 1995). O menor fecho estomático nas azinheiras com stresse hídrico da fonte de CO<sub>2</sub> (HS), durante os períodos mais quentes do dia, pode ter resultado da insensibilidade

**Tabela IV.2.** Potencial hídrico de madrugada e a meio do dia ( $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$ ) determinado em folhas adultas de sol da parte inferior da copa de azinheiras (*Quercus ilex*) adultas que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> em Bossoleto e no local controlo com condições idênticas e teor ambiente de CO<sub>2</sub>, no centro de Itália (Chaves *et al.* 1995).

Referência	$\Psi_{pd}$ (MPa)	$\Psi_{md}$ (MPa)
Azinheiras regadas da fonte de CO <sub>2</sub> (HW)	-0,66 ± 0,16	-2,54 ± 0,11
Azinheiras não regadas da fonte de CO <sub>2</sub> (HS)	-2,36 ± 0,11	-3,78 ± 0,11
Azinheiras regadas do local controlo (AW)	-1,30 ± 0,18	-3,48 ± 0,15
Azinheiras não regadas do local controlo (AS)	-2,42 ± 0,28	-2,99 ± 0,20



**Figura IV.12.** Condutância estomática ( $g_s$ ) de folhas adultas de sol da parte inferior da copa de azinheiras adultas (*Quercus ilex*) em condições hídricas naturais e regadas que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> de Bossoleto (HS e HW) e no local controlo (AS e AW) (Chaves *et al.* 1995).

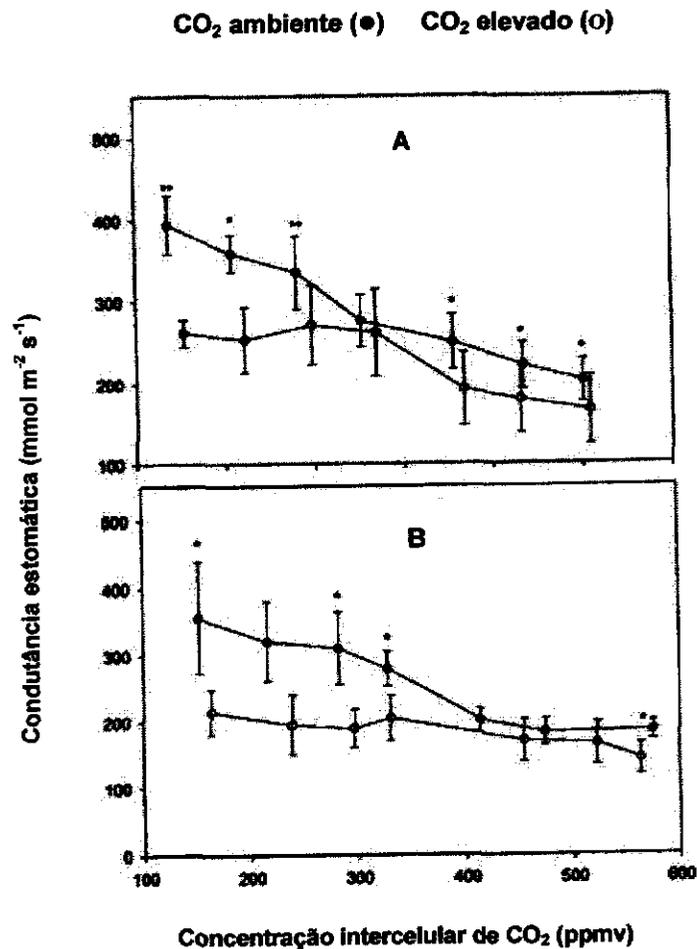
dos estomas ao DPV, devido ao crescimento com elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, ou de maior turgescência das folhas causada por ajustamento osmótico (Chaves *et al.* 1995). Os resultados revelam que o crescimento das azinheiras no local enriquecido naturalmente em CO<sub>2</sub> na atmosfera compensou, ligeiramente, o impacto negativo da secura severa no Verão associada a elevadas temperatura ambiente e irradiância, no funcionamento dos estomas que permaneceram abertos durante as horas mais quentes do dia (Chaves *et al.* 1995). Note-se que o ajustamento osmótico indicado pelos decréscimos significativos de 0,3 e 0,4 MPa no potencial osmótico na máxima hidratação ( $\Psi_{\pi mh}$ ) e na perda de turgescência ( $\Psi_{\pi pt}$ ), no teor relativo em água na perda de turgescência ( $RWC_{pt}$ , 3 %) e na fracção de água simplástica ( $\Theta_{sim}$ , 0,14 MPa) e do aumento de 1,5 MPa no módulo de elasticidade na máxima hidratação ( $\epsilon$ ) de folhas adultas de sol (Tabela IV.3) foi determinado por Tognetti *et al.* (1996) em azinheiras adultas com stresse hídrico severo que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> de Bossoleto, comparadas com as árvores do local controlo, em condições ambientais idênticas às do estudo feito por Chaves *et al.* (1995).

**Tabela IV.3.** Parâmetros das relações hídricas determinados em folhas adultas de sol de azinheiras (*Quercus ilex* L.) adultas com stresse hídrico que crescem na fonte geológica de CO<sub>2</sub> em Bossoleto e no local controlo (centro de Itália), durante um período de secura severa desde o fim da Primavera até meados do Verão (Tognetti *et al.* 1996).

Local	$\Psi_{\pi mh}$ (MPa)	$\Psi_{\pi pt}$ (MPa)	$RWC_{pt}$ (%)	$\Theta$ (MPa)	$\epsilon$ (MPa)
Fonte de CO <sub>2</sub>	-2,23 ± 0,07	-3,35 ± 0,07	81,3 ± 0,50	0,71 ± 0,01	16,00 ± 1,67
Local controlo	-1,82 ± 0,08	-3,05 ± 0,09	84,0 ± 0,80	0,85 ± 0,02	14,48 ± 1,83

Durante a aclimação de 3 anos de plantas jovens de *Quercus myrtifolia* Willd., a 700 ppmv de CO<sub>2</sub> na atmosfera de OTCs, em condições naturais, a condutância estomática (g<sub>s</sub>) de folhas do ano foi substancialmente mais baixa, cerca de 40 %, correspondendo à média dos decréscimos de 36 e 46 % relativos à 2ª e 3ª estações de crescimento, e a eficiência de uso da água (WUE) instantânea foi mais elevada 2,5 a 3 vezes (apesar da regulação negativa da fotossíntese, já referida), em comparação com as plantas que cresceram em condições idênticas em OTCs com o teor ambiente de CO<sub>2</sub>, de aproximadamente 350 ppmv. Quando a g<sub>s</sub> das plantas aclimatadas às duas concentrações de CO<sub>2</sub> foi determinada em ambiente com elevado teor de CO<sub>2</sub> (700 ppmv), a redução na abertura dos estomas na 2ª e 3ª estações de crescimento foi, respectivamente, de apenas 16 e 9 %, relativamente às plantas que cresceram a baixa concentração de CO<sub>2</sub> (cerca de 350 ppmv). Esta aclimação estomática negativa foi mais evidente na curva de resposta dos estomas à variação na concentração intercelular de CO<sub>2</sub> (c<sub>i</sub>) nas folhas, em particular, a valores de c<sub>i</sub> inferiores a 350 ppmv, tal como se observa na Figura IV.13 (Lodge *et al.* 2001). O mecanismo responsável pela redução na abertura estomática ainda não é conhecido, mas parece estar ligado à sensibilidade das células-de-guarda dos estomas à variação na concentração intercelular de CO<sub>2</sub> nas folhas de plantas aclimatadas a elevadas concentrações de CO<sub>2</sub> na atmosfera (Heath 1998; Lodge *et al.* 2001).

A frequência ou densidade estomática (número de estomas por unidade de área foliar) igual a 700 estomas.mm<sup>-2</sup> determinada em folhas do ano das plantas de *Q. myrtifolia* não foi alterada pela duplicação da concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (Lodge *et al.* 2001). Resultados idênticos foram determinados em folhas de *Quercus petraea* L., *Pinus pinaster* Ait. (Guehl *et al.* 1994), *Quercus rubra* L., e *Picea abies* L. Karst., (Dixon, Le Thiec & Garrec, 1995), ao passo que foram observadas reduções da densidade estomática noutras espécies. Com efeito, a diminuição na frequência

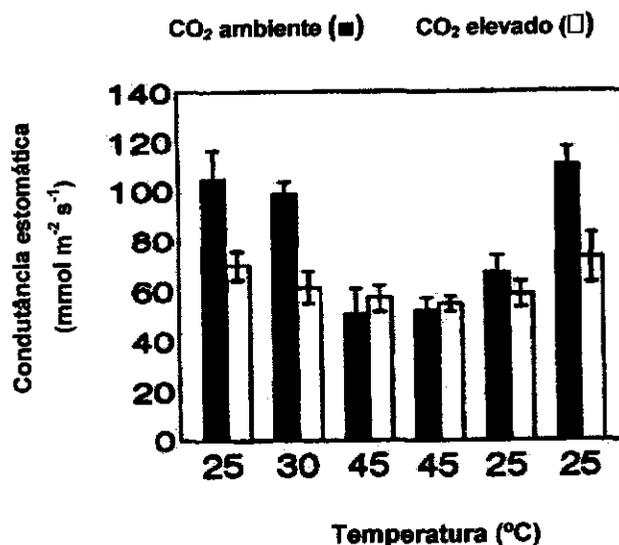


**Figura IV. 13.** Acimatação estomática negativa à variação na concentração intercelular de CO<sub>2</sub> (c) nas folhas, durante a 2ª (A) e 3ª (B) estações de crescimento de plantas jovens de *Quercus myrtifolia* Willd., acimatadas a CO<sub>2</sub> elevado *versus* ambiente (700 vs 350 ppmv) na atmosfera de OTCs, em condições naturais (Lodge *et al.* 2001).

estomática determinada em folhas conservadas em herbário, colhidas nos últimos 200 anos em árvores de *Fagus sylvatica* L., e *Quercus ilex* L., foi respectivamente, de 43 e 28 % (Paoletti & Gellini 1993), e de *Quercus robur* L., (Beerling & Chaloner 1993), bem como o decréscimo no índice estomático (número de estomas por número de células da epiderme) determinado, por exemplo, em folhas de espécies lenhosas do género *Ginkgo* por Retallack (2001), têm sido atribuídos ao aumento do teor global de CO<sub>2</sub> na atmosfera, desde meados do século XVIII (Ceulemans & Mousseau 1994;

Larcher 1995). Reduções significativas na frequência estomática também foram determinadas em folhas de árvores de *Quercus pubescens* Willd., que crescem numa fonte geológica de CO<sub>2</sub> em Itália, onde a concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera é naturalmente mais elevada do que a concentração ambiente corrente (Miglietta & Raschi, 1993 *in* Norby 1996). O mecanismo pelo qual o aumento gradual da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera reduziu a frequência e o índice de estomas das folhas de algumas espécies lenhosas, ainda não é conhecido.

Em sobreiros jovens com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais desenvolvidos em estufa com 700 ppmv de CO<sub>2</sub> durante 14 meses, a condutância estomática (g<sub>s</sub>) de folhas do ano determinada a 25 e 30 °C foi idêntica, mas mais baixa do que nas plantas desenvolvidas em estufa com 350 ppmv de CO<sub>2</sub>, àquelas temperaturas (Figura IV.14). Após a exposição das plantas ao aumento da temperatura do ar das estufas para 45 °C durante 4 horas, os estomas dos sobreiros aclimatados



**Figura IV.14.** Condutância dos estomas de folhas do ano totalmente expandidas de sobreiros jovens (*Quercus suber* L.), durante a exposição de 14 meses, a CO<sub>2</sub> elevado versus ambiente (700 vs 350 ppmv) e 25, 30 e 45 °C de temperatura, em ambiente controlado (Faria *et al.* 1996a).

a CO<sub>2</sub> elevado responderam menos do que nos sobreiros desenvolvidos a CO<sub>2</sub> ambiente (Figura IV.14), nos quais a g<sub>s</sub> decresceu significativamente, cerca de 50 %, relativamente à condutância determinada a 25 °C. Quando a temperatura baixou para 25 °C, passadas 24 horas, a recuperação da condutância estomática era evidente (Figura IV.14) nos sobreiros desenvolvidos a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente (Faria *et al.* 1996a). A redução parcial na abertura dos estomas dos sobreiros aclimatados a CO<sub>2</sub> elevado parece ter sido devida ao efeito directo do aumento de curto prazo da temperatura do ar da estufa sobreposto ao possível efeito do défice hídrico nas folhas resultante do aumento do DPV, quando a temperatura do ar da estufa aumentou de 25 para 45 °C (Faria *et al.* 1996a).

Em plantas jovens de *Fagus sylvatica* L. (faia), *Castanea sativa* Mill. (castanheiro) e *Quercus robur* L., (carvalho roble) com disponibilidade adequada de água e nutrientes minerais, em condições de baixa irradiância fotossinteticamente activa (PPFD), DVP e temperatura do ar da estufa com teor elevado de CO<sub>2</sub> (teor ambiente + 250 ppmv), durante uma estação de crescimento, a condutância estomática (g<sub>s</sub>) de folhas do ano, foi significativamente reduzida (indicado por \*\*\* e \*\* na Figura IV.15A). Porém, em condições de elevada PPFD, DPV e temperatura, a condutância dos estomas da faia não variou, em castanheiro foi igual ou mesmo ligeiramente superior, e menor a redução nas plantas de carvalho roble (Figura IV.15A\*), comparativamente às plantas em condições idênticas em estufa com o teor ambiente de CO<sub>2</sub>. Quando as plantas expostas a CO<sub>2</sub> elevado e ambiente foram submetidas a um curto ciclo (8 dias) de défice hídrico no solo, a condutância estomática (g<sub>s</sub>) decresceu em todas as plantas (Figura IV.15B), mas não variou em *F. sylvatica* e *C. Sativa*, e em *Q. robur* foi reduzida, em média, 50 %, relativamente às plantas em condições idênticas expostas à concentração ambiente de CO<sub>2</sub> (Heath 1998). A insensibilidade dos estomas das plantas de faia e castanheiro bem hidratadas à elevada concentração de CO<sub>2</sub> pode ter resultado do efeito directo do aumento do DPV sobreposto ao aumento da irradiância

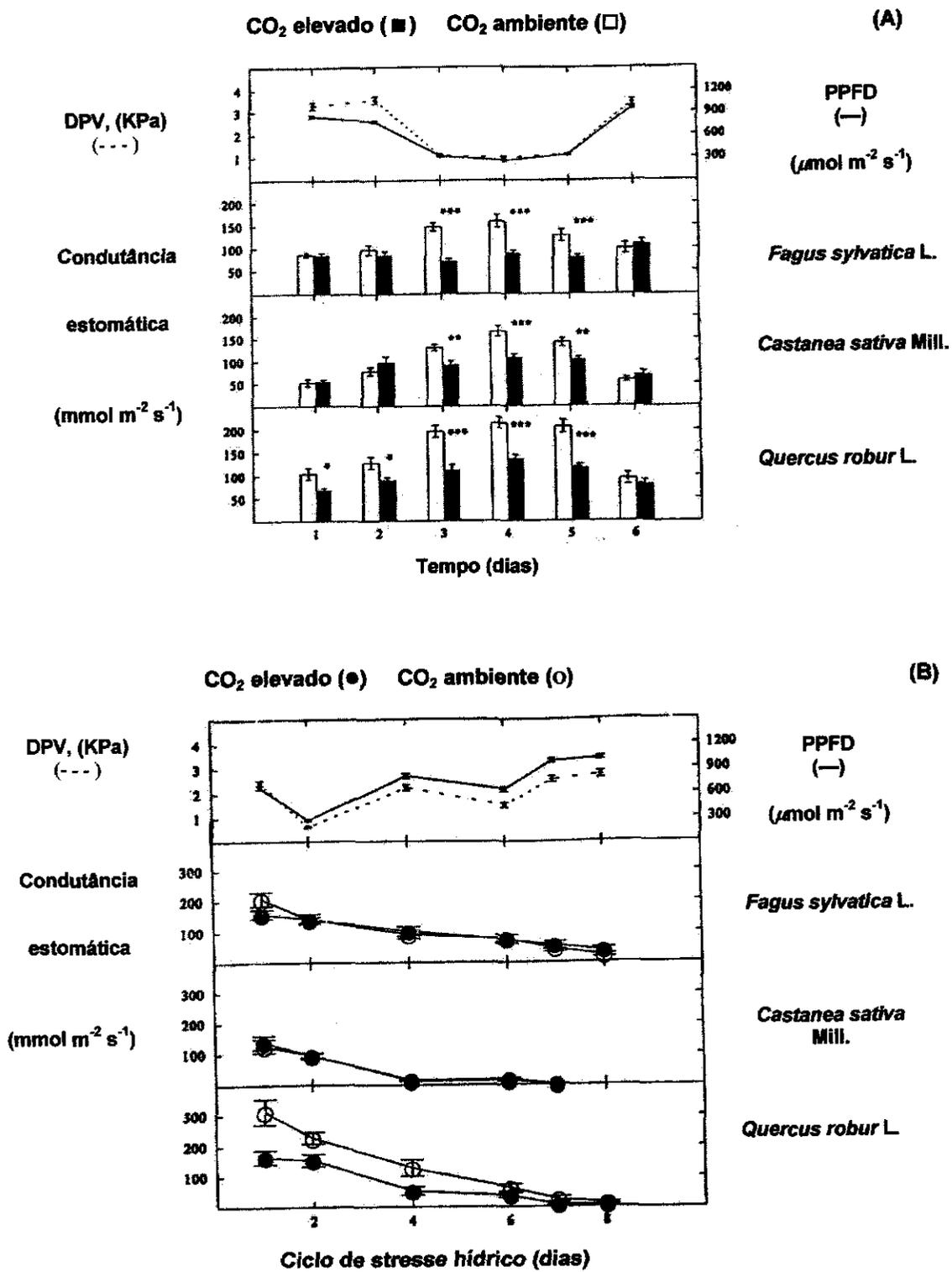


Figura IV.15. Déficit de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar (DPV), irradiância fotossinteticamente activa (PPFD) e condutância estomática de folhas do ano totalmente expandidas em CO<sub>2</sub> elevado e ambiente, de plantas jovens de *Fagus sylvatica* L., *Castanea sativa* Mill., e *Quercus robur* L., bem hidratadas (A) e submetidas a um curto período de stress hídrico no solo (B), em estufas (Heath 1998).

e temperatura do ar da estufa, e nas faias submetidas a secura, associada ainda ao efeito dos défices hídricos no solo e plantas, envolvendo, provavelmente a acumulação de ácido abscísico (ABA) nas folhas e de iões livres de cálcio ( $Ca^{++}$ ) no citoplasma das células-de-guarda dos estomas (Heath 1998). Acrescente-se que a ausência de resposta dos estomas das plantas de faia com secura não melhorou a economia de água, apesar do maior estímulo da fotossíntese pela elevada concentração de  $CO_2$  na atmosfera (Heath 1998).

Durante a exposição a atmosferas enriquecidas em  $CO_2$ , a condutância estomática de plantas lenhosas de algumas espécies pode não variar, aumentar (Ceulemans & Mousseau 1994) ou diminuir ligeiramente, em particular nas coníferas (Ellsworth 1999; Kirschbaum, 2000). Com efeito, durante a exposição a uma concentração média de 580 ppmv na atmosfera (parcelas FACE), ao longo de uma estação de crescimento, de Maio a Outubro, de árvores adultas de *Pinus taeda* L., em condições naturais, incluindo um período de secura severa no Verão, do fim de Agosto a meados de Setembro, o teor de água do solo, a condutância estomática ( $g_s$ ), o potencial hídrico de madrugada e a meio do dia ( $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$ ) na Figura IV.16, o teor relativo em água na perda de turgescência ( $RWC_{pt}$ , %) e o potencial osmótico na máxima hidratação e na perda de turgescência ( $\Psi_{\pi mh}$  e  $\Psi_{\pi pt}$ ) de agulhas do ano (Tabela IV.4) não foram significativamente diferentes das determinações correspondentes das agulhas expostas ao teor ambiente médio de 380 ppmv de  $CO_2$  na atmosfera das parcelas controlo. A eficiência de uso da água (WUE) instantânea das agulhas do ano que cresceram expostas a elevada concentração de  $CO_2$  na atmosfera aumentou significativamente (Figura IV.16\*), incluindo o período de secura severa no Verão, comparativamente às agulhas que cresceram à concentração ambiente de  $CO_2$  (Ellsworth 1999). O aumento na WUE instantânea resultou do estímulo da fotossíntese aparente causado pelo aumento de curto prazo da concentração de  $CO_2$  na atmosfera; porém, o efeito do  $CO_2$  elevado na condutância estomática e relações hídricas foi insignificante, em particular, durante a secura severa no Verão (Ellsworth 1999).

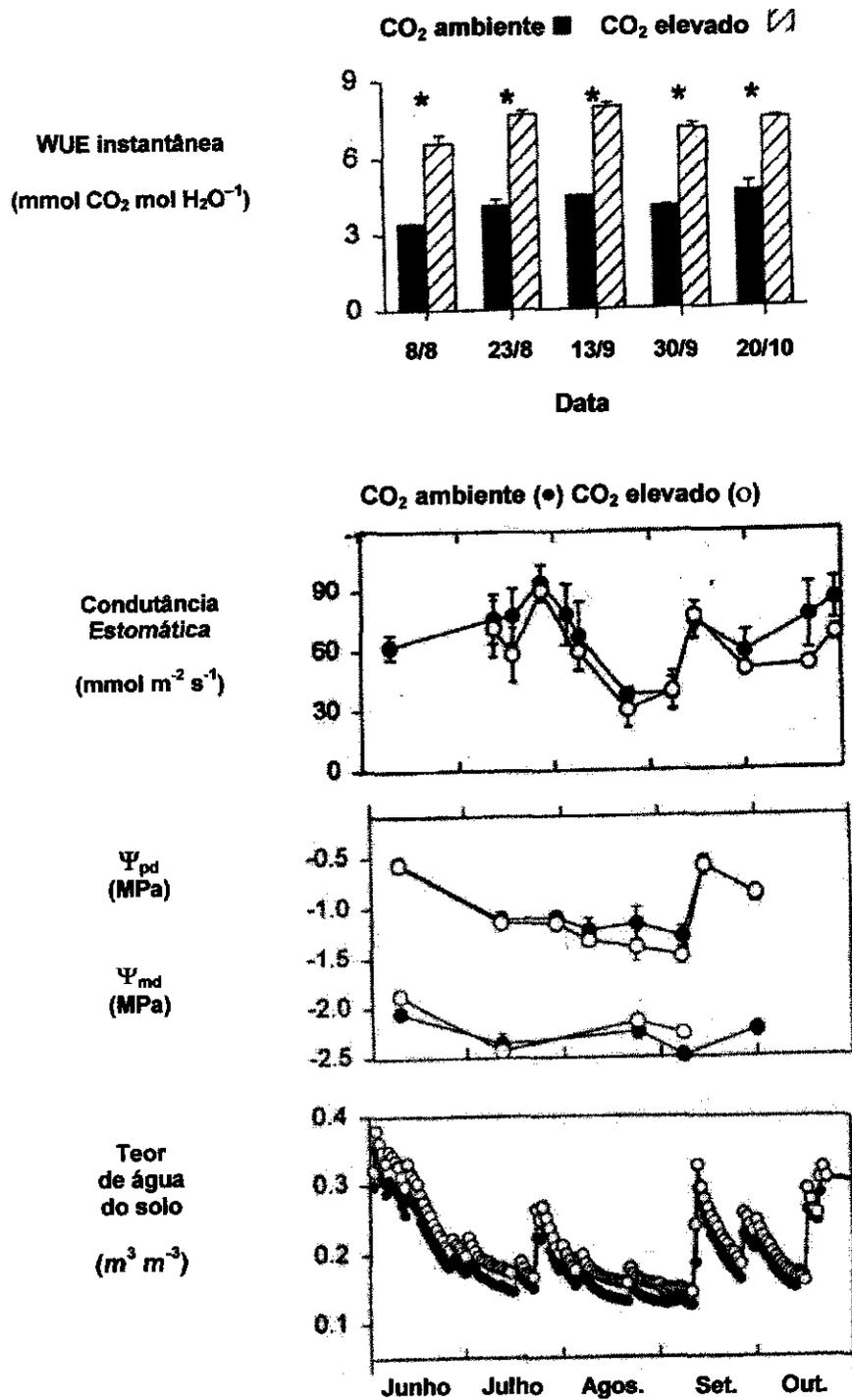


Figura IV.16. Eficiência de uso de água (WUE) instantânea, condutância estomática ( $g_s$ ) e potencial hídrico de madrugada e a meio do dia ( $\Psi_{pd}$  e  $\Psi_{md}$ ) de agulhas do ano da parte superior da copa de árvores adultas de *Pinus taeda* L., expostas a  $\text{CO}_2$  elevado versus ambiente (580 vs 380 ppmv), durante uma estação de crescimento, de Maio a Outubro, e teor de água do solo da experiência FACE estabelecida na Floresta Duke, nos E. U. A (Ellsworth 1999).

**Tabela IV.4.** Parâmetros das relações hídricas determinados em agulhas do ano da parte superior da copa de árvores adultas de *Pinus taeda* L., expostas a CO<sub>2</sub> elevado versus ambiente (580 vs 380 ppmv) durante uma estação de crescimento, de Maio a Outubro, incluindo um período de secura severa no verão, do fim de Agosto a meados de Setembro, da experiência FACE estabelecida na Floresta Duke nos E. U. A (Ellsworth 1999).

Teor de CO <sub>2</sub> na atmosfera	RWC <sub>pt</sub> (%)	Ψ <sub>xmh</sub> (MPa)	Ψ <sub>spt</sub> (MPa)
Elevado	84,0 ± 1,0	-1,78 ± 0,02	-2,33 ± 0,05
Ambiente	85,0 ± 2,0	-2,04 ± 0,22	-2,38 ± 0,19

Os exemplos apresentados sobre os efeitos da acção entre elevado teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera combinada com stresse ambiental nas relações hídricas de plantas lenhosas de regiões com clima temperado e de tipo Mediterrânico indicam que os estomas tendem a fechar em plantas expostas a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>; porém, a resposta é menor, quando o déficit de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar é elevado, associado a secura severa do solo, sendo quase insignificante em algumas espécies de coníferas, por exemplo a *Pinus taeda*. O decréscimo na abertura estomática, com ou sem redução do número de estomas tem efeitos benéficos para a eficiência de uso da água de algumas plantas. Ainda não está explicado o mecanismo através do qual o aumento gradual do teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera reduziu o número de estomas de algumas espécies. Igualmente desconhecido é o mecanismo subjacente ao decréscimo da condutância estomática de plantas lenhosas (e herbáceas) expostas a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>, mas está, provavelmente, associado à resposta das células-de-guarda dos estomas à variação na concentração intercelular de CO<sub>2</sub> nas folhas. O comportamento dos estomas condiciona os efeitos do elevado teor atmosférico de CO<sub>2</sub> nas propriedades hidráulicas do xilema, nomeadamente

a vulnerabilidade do xilema ao embolismo. A exposição prolongada de plantas lenhosas de regiões com clima de tipo Mediterrânico a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> compensa, pelo menos parcialmente, os impactos negativos do aumento temporário da temperatura do ar e da irradiância solar, no funcionamento dos estomas, estimulando a osmorregulação que algumas espécies conseguem em resposta ao stresse hídrico severo.

## V. CONCLUSÕES

Dos estudos realizados sobre as mudanças ambientais, e o impacto de tais mudanças na produtividade da vegetação lenhosa de regiões com clima temperado e de tipo Mediterrânico, podem extrair-se as seguintes conclusões:

- A antecipação de cerca de uma semana do início da estação anual de crescimento da vegetação lenhosa das latitudes médias e elevadas, entre 40 e 70 ° N, da zona temperada do Hemisfério Norte foi detectada desde os anos 80, e tem sido considerada um dos primeiros sinais do aquecimento global ( $0,6 \pm 0,2$  °C) do planeta, durante o século XX. Tal aumento tem sido atribuído, maioritariamente, ao aumento da concentração de gases com efeito de estufa (GHGs) na atmosfera, tais como o vapor de água ( $\text{vH}_2\text{O}$ ), o dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), o metano ( $\text{CH}_4$ ), etc., de origem antropogénica, resultante do incremento no uso de combustíveis fósseis e da desflorestação.

- A concentração de  $\text{CO}_2$  na atmosfera aumentou mais de 31 % com o início da Era Industrial na segunda metade do século XVIII (280 ppmv) até final do século XX (370 ppmv). De acordo com as projecções mais recentes elaboradas pelo IPCC continuará a aumentar, podendo chegar a valores entre 400 e 540 ppmv em meados deste século e de 540 a 970 ppmv até 2100, se não forem cumpridas as medidas de mitigação das emissões de GHGs aprovadas no Protocolo de Quioto.

- Dos métodos disponíveis actualmente, para estudar o impacto das mudanças climáticas na produtividade da vegetação lenhosa em ambiente natural, os sistemas de exposição total ou parcial da copa das árvores a atmosferas enriquecidas em  $\text{CO}_2$  (FACE) durante curto, médio e longo prazo têm a vantagem de não alterar o microclima das plantas durante a experimentação, comparativamente à aclimação em câmaras de topo aberto (OTCs). Porém, os custos de construção, funcionamento e manutenção de tais sistemas são elevados. Os estudos em condições controladas

permitem analisar as interacções do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> e stresses ambientais.

- A duplicação do teor actual de CO<sub>2</sub> na atmosfera estimula a fotossíntese das plantas lenhosas florestais, em cerca de 40 a 60 %, durante uma estação de crescimento. A médio e longo prazo, tal estímulo declina para 20 a 30 %, devido à regulação negativa da capacidade fotossintética. A redução no estímulo da assimilação de carbono está associada ao decréscimo na actividade da Rubisco (35 a 65 %) e na capacidade de regeneração da ribulose biscofosfato (15 a 20 %) e acumulação de hidratos de carbono solúveis e insolúveis nas folhas. Tal acumulação resulta do consumo insuficiente dos fotoassimilados disponíveis pelas *sinks* presentes nas plantas, ou da incapacidade da planta em produzir novas *sinks* (folhas e raízes finas), quer por razões genéticas, quer ambientais, por exemplo ensombramento, ao nível da copa, e deficiência de nutrientes minerais (azoto e fósforo), levando à regulação negativa da fotossíntese.

- A resposta de curto, médio e longo prazo a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> compensa, pelo menos em parte, os impactos negativos do aumento temporário da temperatura do ar e da irradiância solar na assimilação de carbono (admitindo redução no estímulo da fotossíntese) de plantas lenhosas florestais de regiões com climas temperado e de tipo mediterrânico, com ou sem stresse hídrico, estimulando a actividade de mecanismos fotoprotectores, ao nível das folhas, que conferem tolerância ao aparelho fotossintético para continuar a funcionar em condições ambientais potencialmente stressantes. Porém, os benefícios da duplicação do teor atmosférico de CO<sub>2</sub> para a fotossíntese serão quase insignificantes em plantas que crescem em solos com limitações de azoto.

- As taxas de respiração das folhas em crescimento, totalmente desenvolvidas e das raízes decrescem ou não variam durante a exposição de plantas lenhosas florestais a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub>. Porém, ainda não estão elucidados os mecanismos

responsáveis pela inibição da respiração causada pelo aumento do teor de CO<sub>2</sub> na atmosfera.

- Durante o crescimento anual das plantas lenhosas florestais com elevada concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera, a produção de biomassa total aumenta quase 41 %. Porém, o estímulo inicial no crescimento decresce ao longo do tempo, devido à regulação negativa da fotossíntese e ao decréscimo na taxa de crescimento relativo, acentuando-se com défice de azoto no solo. O crescimento de plantas lenhosas florestais em atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> também estimula a repartição do carbono fotoassimilado para as diferentes componentes da biomassa da parte aérea, incluindo a produção de cortiça no sobreiro, e do sistema radicular.

- Os efeitos da exposição de curto, médio e longo prazo a atmosferas enriquecidas em CO<sub>2</sub> sobre as relações hídricas de muitas plantas lenhosas, com ou sem stresse hídrico, de regiões com clima temperado e de tipo mediterrânico, incluem a redução da abertura dos estomas, com efeitos benéficos na eficiência de uso da água e na vulnerabilidade do xilema ao embolismo, e o ajustamento osmótico em resposta ao stresse hídrico. Quando a diferença de pressão de vapor de água entre as folhas e o ar é elevada, os estomas de plantas lenhosas com stresse hídrico severo respondem menos ao enriquecimento da atmosfera com CO<sub>2</sub>.

- Em síntese, o impacto do aumento da concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera será benéfico para a produtividade da vegetação lenhosa de regiões com clima temperado e de tipo mediterrânico, através dos efeitos no metabolismo do carbono e nas relações hídricas das plantas lenhosas, até que a intensidade e duração de outro factor climático ou/e ambiental, nomeadamente seca severa da atmosfera e do solo, aumento da temperatura do ar, irradiância solar excessiva e disponibilidade de azoto no solo, se torne limitante.

## BIBLIOGRAFIA

- Ainsworth, E. A.; Davey, P. A.; Hymus, G. J.; Osborne, C. P.; Rogers, A.; Blum, H.; Nösberger, J. & Long, S. P. 2003. Is stimulation of leaf photosynthesis by elevated carbon dioxide concentration maintained in the long term? A test with *Lolium perenne* grown for 10 years at two nitrogen fertilization levels under Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment (FACE). *Plant Cell and Environment*. **26**: 705-714.
- Amiro, B. D.; Todd, J. B.; Wotton, B. M.; Logan, K. A.; Flannigan, M. D.; Stocks, B. J.; Mason, J. A.; Martell, D. L. & Hirsch, K. G. 2001. Direct carbon emissions from Canadian forest fires, 1959-1999. *Canadian Journal of Forestry Research*. **31**: 512-525.
- Beerling, D. J. & Chaloner, W. G. 1993. The impact of atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature change on stomatal density – observations from *Quercus robur* lammas leaves. *Annals of Botany*. **71**: 231-235.
- Bowler, C.; Van Montagu, M. & Inzé, D. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. **43**: 83-116.
- Brown, S. 2002. Measuring carbon in forests: current status and future challenges. *Environmental Pollution*. **116**: 363-372.
- Cannell, M. G. R.; Thornley, J. H. M.; Mobbs, D. C. & Friend, A. D. 1998. UK conifer forests may be growing faster in response to increased N deposition, atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature. *Forestry*. **71**: 277-296.
- Ceulemans, R. & Mousseau, M. 1994. Transley Review N° 71. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on woody plants. *New Phytologist*. **127**: 425-446.
- Chaves, M. M. & Pereira, J. S. 1992. Water stress, CO<sub>2</sub> and climate change. *Journal of Experimental Botany*. **43**: 1131-1139.

- Chaves, M. M.; Pereira, J. S.; Cerasoli, S.; Clifton-Brown, J.; Miglietta, F. & Raschi, A. 1995. Leaf metabolism during summer drought in *Quercus ilex* trees with lifetime exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Journal of Biogeography*. **22**: 255-259.
- Crookshanks, M; Taylor, G. & Broadmeadow, M. 1998. Elevated CO<sub>2</sub> and tree root growth: contrasting responses in *Fraxinus excelsior*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*. *New Phytologist*. **138**: 241-250.
- Damesin, C.; Galera, C.; Rambal, S. & Joffre, R. 1996. Effects of elevated carbon dioxide on leaf gas exchange and growth of cork-oak (*Quercus suber* L) seedlings. *Annales des Sciences Forestières*. **53**: 461-467.
- Dixon, R. K.; Brown, S. A.; Houghton, R. A.; Solomon, A. M., Trexler, M. C. & Wisniewski, J. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*. **263**: 185-190.
- Dixon, M.; Lethiec, D. & Garrec, J. P. 1995. The growth and gas exchange response of soil-planted Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst] and red oak (*Quercus rubra* L.) exposed to elevated CO<sub>2</sub> and to naturally occurring drought. *New Phytologist*. **129**: 265-273.
- Ellsworth, D. S. 1999. CO<sub>2</sub> enrichment in a maturing pine forest: are CO<sub>2</sub> exchange and water status in the canopy affected? *Plant, Cell and Environment*. **22**: 461-472.
- Faria, T.; Wilkins, D.; Besford, R. T.; Vaz, M.; Pereira, J. S. & Chaves, M. M. 1996a. Growth at elevated CO<sub>2</sub> leads to down-regulation of photosynthesis and altered response to high temperature in *Quercus suber* L. seedlings. *Journal of Experimental Botany*. **304**: 1755-1761.
- Faria, T.; García-Plazaola, J. I.; Abadía, A.; Cerasoli, S.; Pereira, J. S. & Chaves, M. M. 1996b. Diurnal changes in photoprotective mechanisms in leaves of cork oak (*Quercus suber*) during summer. *Tree Physiology*. **16**: 115-123.

- George, V.; Gerant, D. & Dizengremel, P. 1996. Photosynthesis, Rubisco activity and mitochondrial malate oxidation in pedunculate oak (*Quercus robur* L.) seedlings grown under present and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Annales des Sciences Forestières*. **53**: 469-474.
- González-Meler, M. A. & Siedow, J. N. 1999. Direct inhibition of mitochondrial respiratory enzymes by elevated CO<sub>2</sub>: does it matter at the tissue or whole-plant level? *Tree Physiology*. **19**: 253-259.
- Guehl, J. M.; Picon, C.; Aussenac, G. & Gross, P. 1994. Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and soil drought on growth and transpiration efficiency and its determinants in two European forest tree species. *Tree Physiology*. **14**: 707-724.
- Hamilton, J. G.; Thomas, R. B. & DeLucia, E. H. 2001. Direct and indirect effects of elevated CO<sub>2</sub> on leaf respiration in a forest ecosystem. *Plant, Cell and Environment*. **24**: 975-982.
- Heath, J. 1998. Stomata of trees growing in CO<sub>2</sub>-enriched air show reduced sensitivity to vapour pressure deficit and drought. *Plant, Cell and Environment*. **21**: 1077-1088.
- IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change. 1994. Radiative forcing of climate change. The 1994 Report of the Scientific Assessment Working Group of IPCC. Summary for policymakers.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 1995. Climate change. 1994. Radiative forcing of climate change and an evaluation of the IPCC IS92 emissions scenarios. Reports of Working Groups I and III of the Intergovernmental Panel on Climate Change, forming part of the IPCC Special Report to the first session of the Conference of the Parties to the UN Framework Convention on Climate Change, edited by J. T. Houghton; L. G. Meira Filho; J. Bruce; H. Lee; B. A. Callander; E. Haites; N. Harris & K. Maskell. Cambridge University Press, Cambridge, U K.

- IPCC, 1996. Climate change. 1995. The science of climate change. Contribution of Working Group I to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by J. T. Houghton; L. G. Meira Filho; B. A. Callander; N. Harris; A. Kattenberg & K. Maskell. Cambridge University Press, Cambridge, U K.
- IPCC, 2001. Climate change 2001: The scientific basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, edited by J. T. Houghton; Y. Ding; D. J. Griggs; M. Noguer; P. J. van der Linden; X. Dai; K. Maskell & C. A. Jonhson. Cambridge University Press, UK.
- IPCC, 2004. Workshop on climate sensitivity. École Normale Supérieure. Paris. France. 26-29 July, 2004. IPCC Working Group I. Workshop report. *In* : <http://www.ipcc.ch/>
- Jach, M. E. & Ceulemans, R. 1999. Effects of elevated atmospheric CO<sub>2</sub> on phenology, growth and crown structure of Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings after two years of exposure in the field. *Tree Physiology*. **19**: 289-300.
- Kirschbaum, M. U. F. 2000. Forest growth and species distribution in a changing climate. *Tree Physiology*. **20**: 309-322.
- Kozlowski, T. T.; Kramer, P. J. & Pallardy, S. G. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, New York.
- Lambers, H.; Chapin III, F. S. & Pons, T. L. 1998. Plant physiological ecology. Springer-Verlag, New York.
- Landsberg, J. J. & Gower, S. T. 1997. Applications of physiological ecology to forest management. Academic Press, New York.
- Larcher, W. 1995. Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups (3<sup>rd</sup> ed). Springer-Verlag, Berlin.

- Li, J.-H.; Dijkstra, P.; Hinkle, C. R.; Wheeler, R. M. & Drake, B. G. 1999. Photosynthetic acclimation to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration in the Florida scrub-oak species *Quercus geminata* and *Quercus myrtifolia* growing in their native environment. *Tree Physiology*. **19**: 229-234.
- Lodge, R. J.; Dijkstra, P.; Drake, B. G. & Morison, J. L. L. 2001. Stomatal acclimation to increased CO<sub>2</sub> concentration in a Florida scrub oak species *Quercus myrtifolia* Willd. *Plant, Cell and Environment*. **24**: 77-88.
- Luo, Y.; Reynolds, J.; Wang, Y. & Wolfe, D. 1999. A search for predictive understanding of plant responses to elevated [CO<sub>2</sub>]. *Global Change Biology*. **5**: 143-156.
- Manne, A. S. & Richels, R. G. 2001. An alternative approach to establishing trade-offs among greenhouse gases. *Nature*. **410**: 675-677.
- Maroco, J. P.; Breia, E.; Faria, T.; Pereira, J. S. & Chaves, M. M. 2002. Effects of long term exposure to elevated CO<sub>2</sub> and N fertilization on the development of photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. *Plant, Cell and Environment*. **25**: 105-113.
- Medlyn, B. E.; Badeck, F.-W.; De Pury, D. G. G.; Barton, C. V. M.; Broadmeadow, M.; Ceulemans, R.; De Angelis, P.; Forstreuter, M.; Jach, M. E.; Kellomäki, S.; Laitat, E.; Marek, M.; Philippot, S.; Rey, A.; Strassmeyer, J.; Laitinen, K.; Liozon, R.; Portier, B.; Roberntz, P.; Wang, K. & Jarvis, P. G. 1999. Effects of elevated [CO<sub>2</sub>] on photosynthesis in European forest species: a meta-analysis of model parameters. *Plant, Cell and Environment*. **22**: 1475-1495.
- Menzel, A. & Fabian, P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature*. **397**: 659.
- Miranda, P.; Coelho, F. E. S.; Tomé, A. R.; Valente, M. A.; Carvalho, A.; Pires, C.; Pires, H. O. & Pires, V. C. 2002. 20<sup>th</sup> Century Portuguese climate and climate scenarios. In *Climate change in Portugal. Scenarios, impacts and adaptation measures*. Siam Project, edited by F. D. Santos, K. Forbes & R. Moita, 23-83. Gradiva Publicações, L.<sup>da</sup> Lisboa.

- Monk, L. S.; Fagerstedt, K. V. & Crawford, R. M. M. 1989. Oxygen toxicity and superoxide dismutase as an antioxidant in physiological stress. *Physiologia Plantarum*. **76**: 456-459.
- Myneni, R. B.; Keeling, C. D.; Tucker, C. J.; Asrar, G. & Nemani, R. R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*. **386**: 698-702.
- Norby, R. J. 1996. Oaks in a high-CO<sub>2</sub> world. *Annales des Sciences Forestières*. **53**: 413-429.
- Paoletti, E. & Gellini, R. 1993. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the past 200 years. *Acta Oecologia*. **14**: 173-178.
- Pereira, J. S. & Chaves, M. M. 1998. Impacts of climate change and elevated CO<sub>2</sub> on trees in regions with a mediterranean type of climate. In: *Impacts of global change on tree physiology and forest ecosystems* edited by G. M. J. Mohren, K. Kramer & S. Sabate, 213-223. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Pereira, J. S.; Correia, A. V.; Correia, A. P.; Branco, M.; Bugalho, M.; Caldeira, M. C.; Cruz, C. S.; Freitas, H.; Oliveira, A. C.; Pereira, J. M. C., Reis, R. M. & Vasconcelos, M. J. 2002a. Forests and biodiversity. In *Climate change in Portugal. Scenarios, impacts and adaptation measures. Siam Project* edited by F. D. Santos, K. Forbes & R. Moita, 362-413. Gradiva Publicações, L.<sup>da</sup> Lisboa.
- Pereira, J. S. 2002b. Alterações climáticas - O papel dos engenheiros florestais. *Ingenium*. II Série. **66**: 30-34.
- Peterson, A. G.; Ball, J. T.; Luo, Y.; Field, C. B.; Curtis, P. S.; Griffin, K. L.; Gunderson, C. A.; Norby, R. J.; Tissue, D. T.; Forstreuter, M.; Rey, A.; Vogel, C. S. & CMEAL Participants. 1999. Quantifying the response of photosynthesis to changes in leaf nitrogen content and leaf mass per area in plants grown under atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment. *Plant, Cell and Environment*. **22**: 1109-1119.

- Picon, C.; Guhel, J. M. & Aussenac, G. 1996. Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO<sub>2</sub> and drought. *Annales des Sciences Forestières*. **53**: 431-446.
- Pitelka, L. F. & The Plant Migration Workshop Group. 1997. Plant migration and climate change. *American Scientist*. **85**: 464-473.
- 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.
- Poorter, H. & Pérez-Soba, M. 2001. The growth response of plants to elevated CO<sub>2</sub> under non-optimal environmental conditions. *Oecologia*. **129**: 1-20.
- Post, W. M.; Peng, T-H.; Emanuel, W R.; King, A-W.; Dale, V. H. & DeAngelis, D. L. 1990. The global carbon cycle. *American Scientist*. **78**: 310-326.
- Potter, C.; Bubier, J.; Crill, P. & Lafleur, P. 2001. Ecosystem modelling of methane and carbon dioxide fluxes for boreal forest sites. *Canadian Journal of Forest Research*. **31**: 208-223.
- Retallack, G. J. 2001. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. *Nature*. **411**: 287-289.
- Santos, F. D., Forbes, K. & Moita, R. (editors). 2002. Climate change in Portugal. Scenarios, impacts and adaptation measures. Siam Project. pp. 15-21. Gradiva Publicações, L.<sup>da</sup> Lisboa.
- Schimel, D. S.; Braswell, B. H.; Holland, E. A.; McKeown, R.; Ojima, D. S.; Painter, T. H.; Parton, W. J. & Townsead, A. R. 1994. Climatic, edaphic and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles*. **8**: 279-293.
- Sheen, J. 1990. Metabolic repression of transcription in higher plants. *Plant Cell*. **2**: 1027-1038.

- Stylinski, C. D.; Oechel, W. C.; Gamon, J. A.; Tissue, D. T.; Miglietta, F. & Raschi, A. 2000. Effects of lifelong [CO<sub>2</sub>] enrichment on carboxylation and light utilization of *Quercus pubescens* Willd., examined with gas exchange, biochemistry and optical techniques. *Plant, Cell and Environment*. **23**: 1353-1362.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2002. *Plant physiology* (3<sup>rd</sup> ed). Sinauer Associates, Inc. Massachusets.
- Tissue, D. T.; Griffin, K. L. & Ball, J. T. 1999. Photosynthetic adjustment in field-grown ponderosa pine trees after six years of exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Tree Physiology*. **19**: 221-228.
- Tognetti, R.; Giovannelli, A.; Longobucco, A.; Miglietta, F. & Raschi, A. 1996. Water relations of oak species growing in the natural CO<sub>2</sub> spring of Rapolano (central Italy). *Annales des Sciences Forestières*. **53**: 475-485.
- Tognetti, R.; Longobucco, A.; Miglietta, F. & Raschi, A. 1999a. Water relations, stomatal response and transpiration of *Quercus pubescens* trees during summer in a Mediterranean carbon dioxide spring. *Tree Physiology*. **19**: 261-270.
- Tognetti, R.; Longobucco, A.; & Raschi, A. 1999b. Seasonal embolism and xylem vulnerability in deciduous and evergreen Mediterranean trees influenced by proximity to a carbon dioxide spring. *Tree Physiology*. **19**: 271-277.
- Tognetti, R.; Cherubini, P. & Innes, J. L. 2000. Comparative stem-growth rates of Mediterranean trees under background and naturally enhanced ambient CO<sub>2</sub> concentrations. *New Phytologist*. **146**: 59-74.
- Tumbull, M. H.; Tissue, D. T.; Griffin, K. L.; Rogers, G. N. D. & Whitehead, D. 1998. Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated CO<sub>2</sub> concentration in *Pinus radiata* D. Don., is related to age of needles. *Plant, Cell & Environment*. **21**: 1019-1028.

- Van kooten, G. C.; Krcmar-Nozic, E.; Stennes, B. & van Gorkom, R. 1999. Economics of fossil fuel substitution and wood product sinks when trees are planted to sequester carbon on agricultural lands in western Canada. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 1669-1678.
- Van Minnen, J. G.; Leemans, R. & Ihle, F. 2000. Defining the importance of including transient ecosystem responses to simulate C-cycle dynamics in a global change model. *Global Change Biology*. **6**: 595-611.
- Vivin, P.; Guhel, J. M.; Clément, A. & Aussenac, G. 1996. The effects of elevated CO<sub>2</sub> and water stress on whole plant CO<sub>2</sub> exchange, carbon allocation and osmoregulation in oak seedlings. *Annales des Sciences Forestières*. **53**: 447-459.
- Walle, I. V.; Mussche, S.; Samson, R.; Lust, N. & Lemeur, R. 2001. The above-and belowground carbon pools of two mixed deciduous forest stands located in East-Flanders (Belgium). *Annals of Forest Science*. **58**: 507-517.
- Ward, J. K. & Strain, B. R. 1999. Elevated CO<sub>2</sub> studies: past, present and future. *Tree Physiology*. **19**: 211-220.
- Winner, W. E. & Greitner, C. S. 1991. Field methods used for air pollution research with plants. In *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*, edited by R. W. Pearcy; J. R. Ehleringer; H. A. Mooney & P. W. Rundel. 399-425. Chapman & Hall, London.

