

## Revisão Bibliográfica

### Resumo

O aumento descontrolado da emissão dos gases de efeito estufa, especialmente o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), afetará diretamente as plantas, devido à influência do dióxido de carbono nos processos fotossintéticos. No entanto, as consequências ambientais não se restringem apenas a esse incremento de gases na atmosfera. Deve-se considerar o aumento simultâneo da temperatura do ar e uma redução da qualidade e quantidade dos recursos hídricos. O impacto das mudanças climáticas sobre a agricultura refere-se, principalmente, na queda da produtividade e diminuição de áreas adequadas à condução de lavouras. Diante deste problema, é crescente o número de pesquisas registrando que os efeitos do enriquecimento de CO<sub>2</sub> na atmosfera sobre a produtividade dos sistemas agrícolas dependerão da via fotossintética das espécies. Desse modo, o principal interesse deste estudo é auxiliar na compreensão dos mecanismos de fixação do CO<sub>2</sub> e no processo de resposta das plantas forrageiras, aos fatores ambientais que afetam a assimilação de carbono, visto o cenário preocupante das mudanças climáticas e a influência direta destas nas estratégias de manejo das pastagens e no planejamento da oferta de alimento durante o ano.

**Palavras-chave:** metabolismo fotossintético, dióxido de carbono, mudanças climáticas.

### Carbon assimilation in forage plants

#### Abstract

The uncontrolled increase in the emission of greenhouse gases, especially carbon dioxide (CO<sub>2</sub>), will directly affect plants, due to the influence of carbon dioxide on photosynthetic processes. However, the environmental consequences are not only limited to this increase of gases in the atmosphere. Consideration should be given to the simultaneous increase in air temperature and a reduction in the quality and quantity of water resources. The impact of climate change on agriculture refers mainly to the fall in productivity and the reduction of areas suitable for the management of crops. Faced with this problem, there is a growing number of studies reporting that the effects of CO<sub>2</sub> enrichment on the productivity of agricultural systems will depend on the photosynthetic pathway of the species. Thus, the main interest of this study is to assist in the understanding of CO<sub>2</sub> fixation mechanisms and the response process of forage plants, the environmental factors that affect carbon assimilation, considering the worrying scenario of climate change and the direct influence of these on the pasture management strategies and food supply planning during the year.

**Key words:** photosynthetic metabolism, carbon dioxide, climate change.

### Assimilación de carbono en plantas forrajeras

#### Resumen

El aumento descontrolado de la emisión de gases de efecto invernadero, especialmente el dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), afectará directamente a las plantas, debido a la influencia del dióxido de carbono en los procesos

Received at: 16/08/2018

Accepted for publication at: 28/11/2018

1-Eng. Agrônomo, Discente do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, PE, Brasil. Email: laamoneng.agro@gmail.com

2-Professor Adjunto IV, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, PE, Brasil. Email: nopalea21@yahoo.com.br

3-Zootecnista, Discente do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, PE, Brasil. Email: lypsonsi.zootec@gmail.com

4-Eng. Agrônomo, Discente do Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, PE, Brasil. Email: georgejunior\_91@hotmail.com

5-Professor Adjunto III, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Unidade Acadêmica de Serra Talhada, Serra Talhada, PE, Brasil. Email: vicente\_ufrpe@hotmail.com

## Assimilação de carbono em plantas forrageiras

Vicente José Laamon Pinto Simões<sup>1</sup>

Maurício Luiz de Mello Vieira Leite<sup>2</sup>

José Lyphon Pinto Simões Izidro<sup>3</sup>

George do Nascimento Araújo Júnior<sup>4</sup>

Vicente Imbroisi Teixeira<sup>5</sup>

fotosintéticos. Sin embargo, las consecuencias ambientales no se restringen sólo a este incremento de gases en la atmósfera. Se debe considerar el aumento simultáneo de la temperatura del aire y una reducción de la calidad y cantidad de los recursos hídricos. El impacto del cambio climático sobre la agricultura se refiere principalmente a la reducción de la productividad y disminución de áreas adecuadas para la conducción de cultivos. Ante este problema, es creciente el número de investigaciones registrando que los efectos del enriquecimiento de CO<sub>2</sub> en la atmósfera sobre la productividad de los sistemas agrícolas dependerá de la vía fotosintética de las especies. De este modo, la principal meta de este estudio es auxiliar en la comprensión de los mecanismos de fijación del CO<sub>2</sub> y en el proceso de respuesta de las plantas forrajeras, a los factores ambientales que afectan la asimilación de carbono, visto el escenario preocupante del cambio climático y la influencia directa de éstas estrategias de manejo de los pastos y en la planificación de la oferta de alimento durante el año.

**Palabras clave:** metabolismo fotosintético, dióxido de carbono, cambio climático.

## Introdução

O efeito estufa é um fenômeno natural que consiste na absorção e reflexão de parte dos raios infravermelhos, através de gases como o dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>), o ozônio (O<sub>3</sub>) e o metano (CH<sub>4</sub>) que, juntamente com o vapor d'água, estão presentes na atmosfera e contribuem para manutenção da temperatura global, o que possibilita a ocorrência de vida no planeta (MENDONÇA e DANNI-OLIVEIRA, 2007). No entanto, o aumento descontrolado da emissão dos gases de efeito estufa, especialmente o CO<sub>2</sub>, devido a sua maior contribuição através da ação antrópica, pode provocar mudanças climáticas, tais como o aumento da temperatura, distribuição irregular de chuvas, elevação do nível do mar, entre outros (SOUZA, 2013).

No início da era industrial, em meados do século XVIII, a concentração de CO<sub>2</sub> na atmosfera correspondia a 250 µmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>, com a intensificação na emissão desse gás esse valor aumentou para 384 µmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>, atualmente, podendo atingir 550 µmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup> em 2050, e acima de 700 µmol CO<sub>2</sub> mol<sup>-1</sup>, no fim deste século (BARROS et al., 2014). Esse acréscimo exponencial nos níveis de CO<sub>2</sub> afetará diretamente as plantas nos sistemas naturais, agrícolas e florestais, devido à influência do dióxido de carbono nos processos metabólicos da fotossíntese (REZENDE et al., 2015).

No entanto, as consequências ambientais, não se restringem apenas a esse incremento de gases na atmosfera, deve-se considerar o aumento simultâneo da temperatura e uma redução da qualidade e quantidade dos recursos hídricos. O impacto das mudanças climáticas sobre a agricultura refere-se, principalmente, na queda da produtividade e diminuição de áreas adequadas à condução de

lavouras (LIMA e ALVES, 2008). Neste sentido se faz necessário a utilização correta de corretivos e fertilizantes, visando a recuperação e aumento de produtividade das lavouras.

Diante deste problema, é crescente o número de pesquisas registrando que os efeitos do enriquecimento de CO<sub>2</sub> na atmosfera sobre a produtividade dos sistemas agrícolas dependerão da via fotossintética das espécies (REZENDE et al., 2015; LIMA e ALVES, 2008). Segundo Fuhrer (2003) as espécies com metabolismo C<sub>3</sub>, quando submetidas à atmosfera com o dobro da concentração atual de CO<sub>2</sub> e em condições controladas de temperatura e umidade, apresentam incrementos médios de 30% na produtividade. Enquanto, que praticamente não há benefícios para as plantas com via fotossintética C<sub>4</sub> submetidas a maiores concentrações de CO<sub>2</sub>. Dessa forma, torna-se evidente que essa elevação na concentração de CO<sub>2</sub> poderá contribuir para aumentar a eficiência fotossintética das espécies com via C<sub>3</sub>, porém com o aumento concomitante da temperatura global, estes benefícios seriam neutralizados pelos efeitos negativos derivados das altas temperaturas (LIMA e ALVES, 2008).

De acordo com Wahid et al. (2007) o estresse por altas temperaturas provoca mudanças morfo-anatômicas, fisiológicas e bioquímicas nas plantas C<sub>3</sub>, que podem afetar o desenvolvimento e em alguns casos, ocasionar em reduções drásticas de produtividade. Segundo Siqueira et al. (2001), em 2050 a cultura da soja no Brasil seria beneficiada pela maior concentração de CO<sub>2</sub>, com um aumento de aproximadamente 20% na produtividade. No entanto, os ciclos das culturas do trigo e milho seriam prejudicados pelos efeitos das elevadas temperaturas, provocando até a redução da produtividade.

Desse modo, o principal interesse deste estudo é auxiliar na compreensão dos mecanismos de fixação do CO<sub>2</sub> e no processo de resposta das plantas forrageiras aos fatores ambientais que afetam a assimilação de carbono, visto o cenário preocupante das mudanças climáticas e a influência direta destas nas estratégias de manejo das pastagens e no planejamento da oferta de alimento durante o ano.

## Desenvolvimento

### Mecanismos de assimilação de Carbono

A fotossíntese corresponde à forma pela qual os organismos autotróficos fixam o CO<sub>2</sub> através da energia proveniente da luz solar, produzindo carboidratos, que permitem a manutenção da vida e o desenvolvimento dos vegetais. O processo fotossintético é composto por duas etapas associadas que ocorrem respectivamente nos tilacóides e no estroma desses organismos. A primeira etapa possui um caráter fotoquímico, com a função principal de converter energia luminosa em energia química na forma de ATP e NADPH. Na segunda etapa, de caráter bioquímico, ocorrem às reações de assimilação do carbono, desde a fixação do CO<sub>2</sub> atmosférico pela enzima ribulose 1,5 bifosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco) até a produção de carboidratos, como a glicose e o amido. Esse processo é conhecido como Ciclo de Calvin-Benson ou Rota C3, pois o primeiro produto estável é uma molécula de três carbonos, denominado 3-fosfoglicerato (3-PGA) (PIMENTEL, 1998; MARTINOTTO et al., 2006).

O ciclo C3 é a rota primária de assimilação de carbono. Neste grupo encontram-se as plantas que fixam e reduzem o CO<sub>2</sub> a carboidratos exclusivamente através do ciclo de Calvin, iniciando-se com a reação das moléculas deste gás com a ribulose 1,5 bifosfato (RuBP), que é catalisada pela atividade de carboxilase da Rubisco, dando origem ao 3-PGA. Na segunda etapa, o NADPH e ATP formados na fase fotoquímica, fornecem a energia necessária para conversão do 3-PGA em gliceraldeído fosfato (G-3P) e dihidroxicetona fosfato. Em seguida, uma parte desses (G-3P) produzidos servirá para regeneração da RuBP ou será utilizada para síntese de amido nos cloroplastos (PIMENTEL, 1998).

A assimilação do carbono e a produção de massa seca em plantas C3 podem ser limitadas pela ação de oxigenase da Rubisco, em um processo conhecido como ciclo C2 ou fotorrespiração, contribuindo para a perda de rendimento em

diferentes espécies vegetais de importância agrícola (FOYER et al., 2009). No entanto, as plantas durante sua evolução, desenvolveram variações no metabolismo fotossintético com o intuito de favorecer a ação de carboxilase da Rubisco e conseqüentemente, evitar a inibição da fotossíntese pelo início da rota fotorrespiratória, como por exemplo as rotas C4 e MAC (GOWIK e WESTHOFF, 2011).

O metabolismo fotossintético C4 corresponde a uma via metabólica adicional ao ciclo C3, que inclui várias alterações no desenvolvimento foliar, biologia celular e bioquímica que permitem uma maior disponibilidade de CO<sub>2</sub> para Rubisco, reduzindo assim a competição entre as reações de oxigenação e de carboxilação (MARSHALL et al., 2007). Segundo Stitt et al. (2010) existem três tipos de sistemas C4, um deles é representado pelas plantas que apresentam a anatomia do tipo Kranz, caracterizada por células parenquimáticas do mesofilo organizadas ao redor das células da bainha do feixe vascular, nas espécies que possuem essa anatomia, há uma compartimentalização de funções entre estes tipos de células.

Nas plantas do tipo C4, com a anatomia Kranz, o processo de fixação de CO<sub>2</sub> ocorre inicialmente no citosol das células mesofílicas, com a reação do CO<sub>2</sub> e o fosfoenolpiruvato (PEP), através da enzima fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPC), dando origem ao oxalacetato, composto orgânico formado de quatro carbonos, responsável pela denominação C4 desta rota. Logo após, de acordo com o sistema enzimático presente na planta C4, o oxalacetato pode ser reduzido a malato com a utilização de NADPH ou ser aminado a aspartato. Posteriormente, esses compostos são transportados até as células da bainha do feixe vascular, sendo então descarboxilados, liberando CO<sub>2</sub> e então convertidos em piruvato. Em seguida, o CO<sub>2</sub> liberado é refixado pela Rubisco, via ciclo de Calvin. E o piruvato, retorna às células mesofílicas onde é convertido em PEP, regenerando o receptor inicial de CO<sub>2</sub> nas plantas C4 (CASTRO et al., 2005).

Os outros sistemas C4, descobertos mais recentemente, foram identificados em plantas que realizam essa rota sem a compartimentalização entre as células do mesofilo e da bainha do feixe vascular. Um dos sistemas C4, que ocorrem em uma única célula, é o monomórfico, o qual possui cloroplastos com descarboxilases, para produção de CO<sub>2</sub>, e também as enzimas do ciclo C3, como a Rubisco e outras enzimas essenciais para a funcionalidade da rota. O segundo é o sistema dimórfico, caracterizado por apresentar dois tipos de cloroplastos, com

funcionalidades e bioquimicamente diferentes, que possibilitam a compartimentalização espacial dentro de uma única célula (OFFERMANN et al., 2011).

As plantas com o metabolismo ácido das crassuláceas (MAC) correspondem a aproximadamente 16.000 espécies de 328 gêneros pertencentes a 33 famílias (HERRERA, 2009). Nesse tipo de fotossíntese, o CO<sub>2</sub> é fixado durante o período noturno via enzima PEP<sup>C</sup>, que utiliza o CO<sub>2</sub> como substrato, além do fosfoenolpiruvato, formando o oxalacetato. Em seguida, o OAA é convertido em malato por ação da enzima malato desidrogenase. Este, então, é transportado para o interior do vacúolo, juntamente com ions H<sup>+</sup>, provocando a acidificação característica de plantas com esse metabolismo. Durante o dia, já com a presença de luz o malato é transportado para fora do vacúolo e descarboxilado, ocorrendo à liberação de CO<sub>2</sub> que será então refixado pela enzima Rubisco, no ciclo C3 (PIMENTEL, 1998).

#### Fatores que afetam a assimilação do carbono

A taxa de assimilação líquida de carbono tem alguns fatores limitantes, alguns intrínsecos e outros extrínsecos. Os fatores intrínsecos que limitam a fotossíntese estão relacionados com a disponibilidade de pigmentos fotossintetizantes, enzimas e cofatores (MOHOTI e LAWLOR, 2002). De acordo com Roux e Mordelet (1995) após a completa expansão das folhas, a assimilação do carbono decresce com a idade da planta, devido ao declínio do potencial metabólico e da mudança de posição relativa da folha dentro do dossel.

Os fatores extrínsecos referem-se às condições ambientais que influenciam as características bioquímicas, fisiológicas e morfológicas da maquinaria fotossintética, tais como os níveis de luminosidade e de CO<sub>2</sub> atmosférico, a temperatura, a disponibilidade de água e nutrientes (MOHOTI e LAWLOR, 2012).

Além dos fatores abióticos, que possuem influência sobre a assimilação de carbono e na produtividade das plantas forrageiras, bem como nas variações estacionais do sequestro e emissão de CO<sub>2</sub> do solo, o manejo do pasto em diferentes alturas de pastejo torna-se indispensável na determinação da quantidade de carbono assimilado e incorporado ao ecossistema (RUGGIERI et al., 2014).

#### Luz

Entre os fatores abióticos de grande importância sobre a produtividade das plantas forrageiras, destacam-se os altos níveis de radiação solar. A eficiência na utilização da radiação

fotossinteticamente ativa, que corresponde à faixa espectral entre 400 a 700 nm, é expressa através da produção de biomassa (KERBAUY, 2008). O excesso de luz pode afetar o crescimento e o desenvolvimento vegetal e levar à redução da produtividade, devido aos processos moleculares que promovem a inibição da fotossíntese, essa condição de estresse é conhecida como fotoinibição (TAIZ e ZEIGER, 2009).

As plantas C3 e C4 apresentam diferenças com relação à eficiência no uso da radiação, as espécies C3 podem saturar-se com baixos níveis de radiação, enquanto que a via C4 é mais eficiente e não se saturam com altos níveis de luminosidade. Esse melhor aproveitamento da radiação se deve à maior eficiência em captar e armazenar o carbono oriundo do CO<sub>2</sub>, o que permite às plantas C4 realizarem a fotossíntese mesmo quando submetidas a altas intensidades luminosas. Quando submetidas ao mesmo nível de radiação, observa-se que as plantas com o metabolismo C4 apresentam uma assimilação líquida de CO<sub>2</sub> maior do que as C3 (LARCHER, 2000). Dessa forma, vale ressaltar a importância do conhecimento sobre os metabolismos fotossintéticos e as suas distinções para o desenvolvimento das estratégias de manejo das pastagens.

As plantas, em geral, passam por adaptações durante o seu ciclo, em função da quantidade e da qualidade de luz proveniente da radiação. Sob intensa radiação, as plantas tendem a apresentar um maior crescimento de ramos e folhas (LUNZ, 2006). Em decorrência dessas modificações e de um metabolismo mais ativo, as espécies forrageiras adaptadas a radiações intensas promovem maior acúmulo de matéria seca (LIMA-JUNIOR et al., 2005).

Lopes et al. (2017) ao avaliarem a massa de forragem do capim-braquiária submetido a níveis de sombreamento e fertilização, observaram que a massa seca total (MST) foi influenciada pelo nível de luminosidade recebido pelas plantas. Essa variável apresentou redução nos valores com o aumento do sombreamento. Os autores constataram que na condição de sol pleno, o capim-braquiária apresentou uma produção de massa seca total de 3.148 Kg.ha<sup>-1</sup>, enquanto que no nível de 20% de sombreamento essa produção caiu para 2.646 Kg.ha<sup>-1</sup> e com 70% esse declínio foi ainda maior, correspondendo a uma produção de 1.275 Kg.ha<sup>-1</sup>. Esses resultados corroboram com (Abraham et al., 2014) ao relatarem que um sombreamento acima de 50% da radiação fotossinteticamente ativa reduz acentuadamente a produção de massa de forragem.

Segundo Soares et al. (2009) é de extrema importância a quantificação da radiação incidente sob as plantas, com o intuito de avaliar os seus efeitos no funcionamento de vários processos fisiológicos, além disso, torna-se possível o estabelecimento de práticas de manejo que possibilitem um melhor aproveitamento deste recurso pelas espécies forrageiras, o que contribui para uma determinada expectativa da produtividade.

Nos sistemas agroflorestais a radiação solar pode ser um fator limitante para a produção das espécies forrageiras, devido aos menores níveis de radiação solar impostos pela presença de espécies arbóreas no estrato vegetal superior. Desse modo, conhecimentos sobre o perfil de interceptação da radiação solar e os níveis de transmissão de luz ao sub-bosque são importantes para compreensão das relações entre os componentes desses sistemas, e assim, possibilitar o desenvolvimento de estratégias de manejo, de modo a maximizar a produção das espécies envolvidas (SOARES et al., 2009). Segundo Machado et al. (2014) o espaçamento, densidade e direcionamento das linhas de plantio do componente arbóreo, como também a seleção de espécies arbóreas com copas que favoreçam a passagem da radiação solar e a seleção de forrageiras tolerantes ao sombreamento são importantes para o sucesso dos sistemas agrossilvipastoris.

### Temperatura

A temperatura do ar é um fator abiótico determinante da distribuição e produtividade das espécies forrageiras, por está diretamente associada à eficiência dos processos metabólicos envolvidos na produção de biomassa, alterando o desempenho de várias enzimas (TAIZ e ZEIGER, 2009). Segundo Wahid et al. (2007) a fotossíntese pode ser estimulada de acordo a temperatura do ar. No entanto, temperaturas extremas, baixas ou altas, possuem um impacto na assimilação do carbono, na respiração, relações hídricas e na fluidez e estabilidade dos sistemas de membranas, além de modular os níveis de hormônios e de metabólicos primários e secundários.

Botrel et al. (2002) ao avaliarem o potencial forrageiro de gramíneas em condições de baixas temperaturas e altitude elevada, constataram que durante o período de verão, a maior taxa mensal de produção de forragem foi alcançada com as espécies *Brachiaria brizantha* (2.375 Kg.ha<sup>-1</sup>), *Hemarthra altíssima* (2300 Kg.ha<sup>-1</sup>) e *Brachiaria ruziziensis* (2095 Kg.ha<sup>-1</sup>),

quando as temperaturas diminuíram, durante o período de inverno, essas médias caíram para 614 Kg.ha<sup>-1</sup>, 1768 Kg.ha<sup>-1</sup> e 315 Kg.ha<sup>-1</sup>, respectivamente. Durante o inverno a maior taxa mensal de produção de forragem foi obtida pelo capim-hemártria, correspondendo a 1.768 kg/ha de matéria seca, o que indica uma boa tolerância dessa espécie às baixas temperaturas.

Em geral, as plantas exibem diferentes respostas às variações de temperatura do ambiente em que se encontram. Nas plantas C4, a porcentagem de conversão da energia luminosa em energia química durante a fotossíntese permanece constante com o aumento da temperatura, o que é evidenciado pelas baixas taxas de fotorrespiração. Enquanto que, em plantas C3, o aumento da temperatura do ar faz com que essa porcentagem decresça, refletindo assim no aumento da atividade fotorrespiratória (TAIZ e ZEIGER, 2009). De acordo com Ehleringer e Björkman (1977) a porcentagem de conversão da energia luminosa em energia química durante a fotossíntese em *Atriplex rósea*, planta C4, é independente da temperatura entre 10 e 40 °C. No entanto na *Encelia californica*, planta C3, essa porcentagem decaia no mesmo intervalo de temperatura.

Segundo Nova et al. (2007) por razões fisiológicas, há diferenças para cada espécie, em relação a temperatura mínima e máxima que limita o crescimento da planta, sendo estas denominadas de temperatura base inferior e temperatura base superior, respectivamente. Nas gramíneas de clima temperado, com a via metabólica C3, a temperatura base inferior é menor em comparação as gramíneas de clima tropical, que apresentam a via metabólica C4. Nesse sentido, em áreas de maior altitude e nas regiões de maior latitude, as plantas forrageiras que apresentam o metabolismo C4 estão mais susceptíveis a terem reduções de sua produtividade, em função da maior facilidade em atingirem a temperatura base inferior. O conhecimento das temperaturas base de uma planta forrageira é importante para estimar o potencial produtivo de uma cultura em uma determinada área em diferentes épocas do ano, tornando-se assim uma ferramenta imprescindível para avaliações da viabilidade econômica de projetos agropecuários.

### Água

Dentre os recursos necessários para o crescimento e o desenvolvimento das plantas, a água é o mais abundante e, ao mesmo tempo, o mais limitante para a produtividade das espécies

forrageiras, assim, a habilidade para tolerar à falta de água é de fundamental importância para continuidade do ciclo de vida (HONG-BO et al., 2008). As plantas possuem a capacidade de ajustar a absorção de água e a sua transpiração, no entanto, quando a transpiração é afetada pela disponibilidade de água do solo, contata-se uma situação de déficit hídrico que pode causar uma redução das atividades fisiológicas da planta e ter impacto direto na produção de biomassa (CAVALCANTE et al., 2009). Segundo Barreto et al. (2001) o déficit hídrico pode ocasionar redução do perfilhamento basal e aéreo, do percentual de folha/colmo e da lâmina foliar em gramíneas forrageiras.

Em consequência do déficit hídrico, vários eventos fisiológicos são iniciados na planta, como por exemplo, a redução do potencial hídrico foliar e o fechamento dos estômatos, o que provoca a redução da concentração interna de  $\text{CO}_2$ , e, conseqüentemente, a diminuição da taxa fotossintética (HONG-BO et al., 2008). Segundo Pereira et al. (2012) a redução nas taxas de assimilação de  $\text{CO}_2$  e da condutância estomática estão associadas ao baixo potencial de água nas folhas ou ao reduzido conteúdo de água no solo. Além disso, as plantas quando submetidas a condições de estresse hídrico reduzem a eficiência de utilização da radiação solar, o que também afeta a fotossíntese (GONÇALVES, 2013).

Santos et al. (2013) ao avaliarem a capacidade de adaptação e os mecanismos de resposta da *Brachiaria brizantha* (Marandu e BRS Piatã) ao estresse hídrico, constataram que o estresse provocou a diminuição da biomassa da parte aérea e da área foliar nas duas cultivares. Foi observado também que nas duas cultivares houve um aumento no percentual de raízes nas camadas mais profundas do solo, o que representa um mecanismo de adaptação às condições de estresse impostas sob as plantas.

Em resposta aos impactos causados pelo déficit hídrico na assimilação de  $\text{CO}_2$  para produção de carboidratos, as plantas desenvolveram mecanismos morfológicos e bioquímicos para otimizar o uso da água, com o intuito de garantir sua sobrevivência e perpetuação. Os metabolismos C4 e MAC são exemplos de adaptações evolutivas, essas vias possuem mecanismos que fornecem uma maior eficiência na utilização da água. Devido à capacidade de concentrar o  $\text{CO}_2$ , as plantas C4 possuem uma maior eficiência na utilização da água em comparação com as plantas C3 (TAIZ e ZEIGER, 2009).

## $\text{CO}_2$

O  $\text{CO}_2$  tem influência direta sobre todas

as fases de desenvolvimento das plantas, desde a germinação, com a redução das taxas de respiração das sementes, até o crescimento e estabelecimento das plantas, causando interferência direta nessas etapas (AGUIAR et al., 2012). As previsões climáticas indicam um aumento considerável da emissão do  $\text{CO}_2$  na atmosfera, o que trará consequências aos ecossistemas terrestres promovendo alterações na vegetação (REZENDE et al., 2015). Segundo TAIZ e ZEIGER, (2009) o  $\text{CO}_2$  é o substrato da fotossíntese e, em altas concentrações, tanto a assimilação de carbono quanto a eficiência no uso da água são intensificados.

As espécies com metabolismo C3, como por exemplo, o azevém (*Lolium multiflorum* Lam.), quando submetidas à atmosfera com o dobro da concentração atual de  $\text{CO}_2$ , são favorecidas com incrementos de 30% na produtividade, devido a uma maior concentração desse gás no sítio ativo da Rubisco. No entanto, praticamente não ocorrem benefícios desse incremento de  $\text{CO}_2$  para espécies como o milho (*Pennisetum glaucum*, (L.) R. Brown), visto que é uma gramínea com metabolismo C4 e já possui uma elevada eficiência fotossintética (FUHRER, 2003).

De acordo com Braga et al. (2009) e Zelitch (1982) quando se pretende relacionar a assimilação bruta de carbono com a produção de forragem, outros fatores, como por exemplo a partição dos fotoassimilados, perdas respiratórias ou alocação do carbono assimilado em órgãos não colhíveis, devem ser considerados, visto que, o produto da fotossíntese não necessariamente se transforma em produção colhível.

## Nutrientes

Nas diferentes vias de fixação de  $\text{CO}_2$  (C3, C4 e MAC), a eficiência fotossintética é em função do estado nutricional das plantas e de condições ambientais adequadas para o seu desenvolvimento. Os nutrientes são responsáveis por diversas funções no metabolismo, e quando estão presentes em quantidades insatisfatórias, ocorre uma deficiência nutricional que compromete a produtividade, devido a alterações no metabolismo dos vegetais (EPSTEIN e BLOOM, 2004). De acordo com Elejalde (2011) a reposição de nutrientes no solo através da adubação é imprescindível para elevação e manutenção da quantidade e qualidade da forragem no pasto.

A adubação de pastagens tem sido feita com o objetivo de intensificar a produção animal, reduzir a sazonalidade da produção e evitar ou recuperar áreas de pastagens degradadas. No entanto, devido a preocupações com a sustentabilidade, objetivos

inovadores como o aumento da flexibilidade de manejo, aproveitamento de resíduos agroindustriais, aumento da fixação de carbono e a preservação dos recursos naturais estão ganhando espaço no que diz respeito à produção forrageira. De um modo geral, os elementos mais utilizados na adubação de pastagens são o N, P e o K, os quais são também os principais macronutrientes utilizados pelas plantas. A adubação nitrogenada acelera o crescimento vegetal, provoca um maior acúmulo de biomassa por unidade de área, e conseqüentemente aumenta a produção animal (SANTOS et al., 2016).

Fagundes et al. (2005) ao avaliarem a aplicação de nitrogênio em *Brachiaria decumbens* nas quatro estações do ano, constataram um efeito linear positivo das doses de nitrogênio sobre a produção de matéria seca de folhas nas estações de verão, outono e inverno, e um efeito quadrático na estação da primavera. Santos et al. (2009), em estudo sobre pastos diferidos de capim braquiária adubados com nitrogênio, observaram que a massa de forragem aumentou de forma linear em função do período de diferimento e das doses de nitrogênio. Costa et al. (2009) também encontraram efeito linear da aplicação do nitrogênio sobre a produção de massa seca de cultivares de *Brachiaria brizantha* (Marandu, Xaraés e MG-4).

De acordo com Kerbauy (2008), as plantas C4 e MAC são mais eficientes na utilização de nitrogênio, ou seja, necessitam de menores quantidades de N em suas enzimas de carboxilação, quando comparadas as plantas C3. Este fato torna as espécies C4 e MAC mais competitivas em relação às plantas C3 em solos com baixa disponibilidade de N. Segundo Santos et al. (2016) o uso das adubações fosfatada e potássica contribuem para o aumento da produção de matéria seca por unidade de área, aumento da capacidade de rebrota e do perfilhamento, além de melhorar a qualidade nutricional da forragem. Cabe ressaltar que além desses nutrientes, outros são importantes na nutrição das plantas forrageiras, sendo tão indispensáveis quanto os citados nessa revisão.

#### **Influência dos metabolismos fotossintéticos na anatomia e digestibilidade das plantas forrageiras**

As gramíneas e leguminosas constituem uma importante fonte alimentar para os animais ruminantes em todo o mundo. No entanto, devido aos processos evolutivos, relacionados com a adaptação a condições ambientais nas quais foram expostas ao longo do tempo, é possível observar

diferenças nas suas vias de redução do CO<sub>2</sub> (GOWIK e WESTHOFF, 2011). Tais modificações implicam em mudanças nos arranjos celulares dessas espécies, que em certos casos tornam-se um impedimento físico da estrutura anatômica, afetando a acessibilidade do nutriente pelas bactérias no rúmen e gerando um grande impacto na resposta produtiva dos animais (RAINES, 2011; WILSON et al., 1983).

Nas espécies C4, há algumas características morfológicas e fisiológicas particulares que as distinguem das plantas que apresentam o metabolismo fotossintético do tipo C3. Assim, a anatomia destas plantas é caracterizada por células parenquimáticas do mesófilo densamente arranjadas e organizadas ao redor das células da bainha do feixe vascular, formando uma estrutura radial que é denominada como anatomia do tipo Kranz, estrutura ausente nas espécies C3 (STITT et al., 2010). Além disso, nas plantas do tipo C4, as células da bainha do feixe vascular possuem paredes espessas e não apresentam espaços intercelulares (CASTRO et al., 2005). De acordo com Akin (1982) quanto mais espessa a parede celular, maior será o tempo para que ocorra uma completa digestão, de modo que o material que poderia produzir energia acaba saindo nas fezes sem ser digerido.

Segundo Valente et al. (2011) os tecidos dos vegetais possuem composição química e física diretamente relacionada com a sua função, ou seja, os tecidos que desempenham a função de sustentação, são constituídos por um conjunto de células densamente agrupadas, com as paredes espessas e lignificadas. Enquanto que, tecidos destinados à realização da fotossíntese, por exemplo, devem possuir células com parede delgada e não-lignificada. De acordo com Oliveira et al. (2013) a digestibilidade de uma planta forrageira é inversamente proporcional a sua lignificação. Nesse sentido, as gramíneas tropicais C4 tendem a ter uma menor digestibilidade em comparação às gramíneas temperadas C3, em função da maior proporção de tecidos com paredes espessas e lignificadas (VAN SOEST, 1994).

Wilson et al., (1983) ao avaliarem a influência da anatomia foliar na digestibilidade da matéria seca de 28 espécies de *Panicum* dos tipos fotossintéticos C3, C4 e intermediários C3 / C4, constataram que a ordenação decrescente da digestibilidade começou pelas plantas C3 seguidas das C3 / C4 e por último as C4. No entanto, segundo Queiroz et al. (2000) entre espécies da mesma via de redução do CO<sub>2</sub> há diferenças anatômicas, o que resulta em plantas com diferentes valores nutritivos.

As plantas apresentam resultados diferentes

para a digestão de cada tecido, e células como o mesofilo e floema são mais rapidamente degradadas, em comparação as células da bainha parenquimática dos feixes e esclerênquima (QUEIROZ et al., 2000). Minson e Wilson (1980) em estudo com a comparação da digestibilidade de forrageiras tropicais e temperadas em gramíneas e leguminosas, afirmaram que as espécies C4 apresentam maior proporção de tecido vascular, bainha parenquimática dos feixes e esclerênquima, enquanto as espécies C3 se destacam pela maior proporção de mesofilo. No entanto, de acordo com Queiroz et al. (2000) existe diferenças de degradação dos mesofilos entre os grupos fotossintéticos, nas plantas do tipo C4, o mesofilo é mais lentamente digerido em comparação as espécies C3, devido principalmente ao forte adensamento

dessas células na anatomia do tipo Kranz.

## Conclusões

A produção de espécies forrageiras é fortemente influenciada pelas alterações ambientais. Os fatores que afetam a assimilação do carbono, tais como a temperatura, radiação, concentrações de CO<sub>2</sub> e a disponibilidade de água e nutrientes apresentam respostas diferentes nos três tipos de metabolismo fotossintético, variando ainda entre espécies de plantas com a mesma via fotossintética.

O sucesso das atividades agropecuárias e do planejamento de implantação de sistemas de produção de forragem é dependente da determinação das espécies mais adaptadas às condições ambientais da região.

## Referências

- ABRAHAM, E.M. et al. Growth, dry matter production, phenotypic plasticity, and nutritive value of three natural populations of *Dactylis glomerata* L. under various shading treatments. **Agroforestry Systems**, v.88, p. 287-299, 2014.
- AGUIAR, R.W.S. et al. Efeito do dióxido do carbono, temperatura e armazenamento sobre sementes de soja e micoflora associada. **Revista Ciência Agronômica**, v. 43, n. 3, p. 554-560, 2012.
- AKIN, D. E. Section to slide technique for study of forage anatomy and digestion. **Crop Science**, v. 22, n. 2, p. 444-446, 1982.
- BARRETO, G. P. et al. Avaliação de Clones de Capim-Elefante (*pennisetum purpureum* Schum.) e de um Híbrido com o Milheto (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) Submetidos a Estresse Hídrico. **Revista Brasileira Zootecnia**, v.30, n. 1, p7-11, 2001.
- BRAGA, G.J. et al. Fotossíntese e taxa diária de produção de forragem em pastagens de capim-tanzânia sob lotação intermitente. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.44, p.84-91, 2009.
- BRITO, C.J.F.A.; RODELLA, R.A, DESCHAMPS, F.C. Anatomia quantitativa da folha e do colmo de *Brachiaria Brizantha* (Hochst. Ex A. Rich.) Stapf e *B. humidícula* (Rendle) Schweick. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 33, n. 3, p. 519-528, 2004.
- BOTREL, A.M et al. Potencial forrageiro de gramíneas em condições de baixas temperaturas e altitude elevada. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 37, n. 3, p. 393-398, 2002.
- CASTRO, P. R. C.; KLUGE, R. A.; PERES, L. E. P. **Manual de fisiologia vegetal: teoria e prática**. Piracicaba: Agronômica Ceres, 2005. 650 p.
- CAVALCANTE, A. C. R.; CAVALLINI, M. C.; LIMA, N.R.C.B. **Estresse por déficit hídrico em plantas forrageiras**. Documentos/Embrapa Caprinos, Sobral-CE, 2009. 50p.
- COSTA, K. A. P. et al. Produção de massa seca e nutrição nitrogenada de cultivares de *Brachiaria brizantha* (A. Rich) Stapf sob doses de nitrogênio. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 33, n. 6, p. 1578-1585, 2009.
- EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Mineral nutrition of plants: principles and perspectives**. Sunderland: Sinauer Associates, 2004. 400 p.
- ELEJALDE, D.A.G. **Interface planta-animal em função da intensidade de aplicação de insumos em pastagem natural**. UFRGS, Faculdade de Agronomia, DPFA, Porto Alegre/RS. Tese Doutorado. 145p, 2011.
- EHLERINGER, J.; BJÖRKMAN, O. Quantum yields for CO<sub>2</sub> uptake in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants: dependence on temperature, CO<sub>2</sub>, and O<sub>2</sub> concentration. **Plant Physiology**, v. 59, n. 1, p. 86-90, 1977.
- FAGUNDES, J. L. et al. A. Acúmulo de forragem em pastos de *Brachiaria decumbens* adubados com nitrogênio.

- Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 40, n. 4, p. 397-403, 2005.
- FUHRER, J. Agroecosystem responses to combinations of elevated CO<sub>2</sub>, ozone, and global climate change. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 97, p.1-20, 2003.
- FOYER, C. H. et al. Photorespiratory metabolism: genes, mutants, energetics, and redox signaling. **Annual review of plant biology**, v. 60, p. 455-484, 2009.
- GOWIK, U.; WESTHOFF, P. The path from C3 to C4 photosynthesis. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 155, n. 1, p. 56-63, Jan. 2011.
- GONÇALVES, J. G. R. **Identificação de linhagens de feijoeiro (Phaseolus vulgaris L.) tolerantes à seca**. 2013. 82f. Tese (Doutorado em Agricultura Tropical e Subtropical) – Instituto Agronômico de Campinas, Campinas, 2013.
- HEINEMANN, A. B. et al. Eficiência de uso da radiação solar na produtividade do trigo decorrente da adubação nitrogenada. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 10, n.2, p. 353, 2006.
- HERRERA, A. Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for? **Annals of Botany**,103:645-653, 2009.
- HONG-BO, S. et al. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, v.331, n.3, p.215-225, jan. 2008.
- BARROS, V. R. et al. **Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change**. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 2014.688 pp.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. Prado. São Carlos: Rima, 2000. 532 p.
- LUNZ, A.M.P. **Crescimento e produtividade do cafeeiro sombreado e a pleno sol**. Tese (Doutorado Fitotecnia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2006. 94 p.
- LIMA-JUNIOR, E.C. et al. Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de Cupania vernalis Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. **Ciência Rural**, v. 35, n. 5, P.1092-1097, 2005.
- LIMA, M. A; ALVES, B. J. Vulnerabilidades, impactos e adaptação à mudança do clima no setor agropecuário e solos agrícolas. **Parcerias estratégicas**, v. 13, n. 27, p. 73-112, 2008.
- MACHADO, M. S. et al. Métodos de controle de plantas daninhas e desrama precoce no crescimento do eucalipto em sistema silvipastoril. **Planta Daninha**, v. 32, n. 1, p. 133-140, 2014.
- MARTINOTTO, C.; OLIVEIRA, L. M.; PAIVA, R. O balanço de carbono nas plantas. In: PAIVA, R.; OLIVEIRA, L. M. (Ed.). **Fisiologia e produção vegetal**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2006. p. 50-70.
- MARSHALL, D. M. et al. Cleome, a genus closely related to Arabidopsis, contains species spanning a developmental progression from C3 to C4 photosynthesis. **Plant Journal**, Oxford, v. 51, n. 5, p. 886-896, Sept. 2007.
- MINSON D. J; WILSON J. R. Comparative digestibility of tropical and temperate forage-a contrast between grasses and legumes. **Journal of the Australian Institute of Agricultural Science**, v. 46, n. 4, p. 247-249, 1980.
- MENDONÇA, F; DANNI-OLIVEIRA, I. M. **Climatologia: noções básicas e climas do Brasil**. São Paulo: Oficina de Texto, 2007.
- MOHOTTI, A.J; LAWLOR, D.W. Diurnal variation of photosynthesis and photoinhibition in tea: effects of irradiance and nitrogen supply during growth in the field. **Journal of Experimental Botany**, v. 53, n. 367, p. 313-322, 2002.
- NOVA, N. A. V et al. Método alternativo para cálculo da temperatura base de gramíneas forrageiras. **Ciência Rural**, v. 37, n. 2, p. 545-549, 2007.
- OFFERMANN, S.; OKITA, T. W.; EDWARDS, G. E. How do single cell C4 species form dimorphic chloroplasts, **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 5, p. 762-765, May 2011.
- OLIVEIRA, A. V. et al. Avaliação do desenvolvimento de 73 genótipos de capim-elefante em Campos de Goytacazes – RJ. **Boletim de Indústria Animal**, N. Odessa, v.70, n.2, p.119-131,2013.
- PIMENTEL, C., BERNACCHI, C., LONG, S., 2007. Limitations to photosynthesis at different temperatures in the leaves of Citrus limon. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v. 19, n. 2, p. 141-147, 2007.
- PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical**. Rio de Janeiro: Edur, 1998. 159p.
- PEREIRA, J. W. L. et al. Mudanças bioquímicas em genótipos de amendoim submetidos a déficit hídrico moderado. **Revista Ciência Agronômica**, Fortaleza, v.43, n.4, p.766-773, out./dez, 2012.
- QUEIROZ, D. S; GOMIDE, J. A; MARIA J. Avaliação da folha e do colmo de topo e base de perfilhos de três

- gramíneas forrageiras. 2. Anatomia. **Revista Brasileira de Zootecnia**. 2000;29:61-8.
- RAINES, C. A. Increasing photosynthetic carbon assimilation in C3 plants to improve crop yield: current and future strategies. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 155, n. 1, p. 36-42, Jan. 2011.
- REZENDE, F.M. et al. Is guava phenolic metabolism influenced by elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. **Environmental Pollution** 196, 483-488, 2015.
- ROUX, X. L.; MORDELET, P. Leaf and canopy CO<sub>2</sub> assimilation in a West African humid savanna during the early growing season. **Journal of Tropical Ecology**, v.11, p.529-545, 1995.
- RUGGIERI, A.C. et al. Balanço de carbono em sistemas de produção animal no Brasil. In: VII SIMFOR - VII SIMPÓSIO SOBRE MANEJO ESTRATÉGICO DA PASTAGEM, 2014, Viçosa. **VII SIMFOR - VII SIMPÓSIO SOBRE MANEJO ESTRATÉGICO DA PASTAGEM**. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2014.
- SANTOS, M. P et al. Importância da calagem, adubações tradicionais e alternativas na produção de plantas forrageiras: Revisão. **PUBVET**, v.10, n.1, p. 1-12, Jan., 2016.
- SANTOS, P. M. et al. Response mechanisms of *Brachiaria brizantha* cultivars to water deficit stress. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.42, n.11, p.767-773, 2013.
- SANTOS, M. E. R. et al. Capim-braquiária diferido e adubado com nitrogênio: produção e características da forragem. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, v. 38, n. 4, p. 650-656, 2009.
- STITT, M.; LUNN, J.; USADEL, B. Arabidopsis and primary photosynthetic metabolism – more than the icing on the cake. **Plant Journal**, Oxford, v. 61, n. 6, p. 1067-1091, Mar. 2010.
- SIQUEIRA, O. J. W.; SALLES, L. A. B.; FERNANDES, J. M. Efeitos potenciais das mudanças climáticas na agricultura brasileira e estratégias adaptativas para algumas culturas. In: LÍMA, M. A.; CABRAL, O. V. R.; MIGUEZ, J. D. G. (Ed.). **Mudanças climáticas globais e a agricultura brasileira. Jaguariuna: Embrapa Meio Ambiente**, 2001. p. 33-63.
- SOARES, A. B. et al. Influência da luminosidade no comportamento de onze espécies forrageiras perenes de verão. **Revista Brasileira de Zootecnia**, Viçosa, 2009.
- SOUZA, M. A. O aquecimento global e sua repercussão na mídia: algumas contribuições para um debate. **Geografia em Atos** (Online), 2(12). 2013.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2009. 819 p.
- WILSON, J. R; BROWN, R. H, WINDHAM, W. R. Influence of leaf anatomy on the dry matter digestibility of C3, C4 and C3 / C4 intermediate types of Panicum species. **Crop Science**. 1983;23:141-6.
- WAHID, A. et al. Heat tolerance in plants: An overview. **Environmental and Experimental Botany**, v. 61, p. 199-223, 2007.
- VAN SOEST, P. J. **Nutritional ecology of the ruminant**. Ithaca: Comstock Publishing Associates; 1994.
- VALENTE, T. N. P. et al. Anatomia de plantas forrageiras e disponibilidade de nutrientes para ruminantes: Revisão. **Veterinária e Zootecnia**, Botucatu, v. 18, n. 3, p. 347-358, 2011.
- KERBAUY, G. B. **Fisiologia vegetal**. 2. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2008. cap. 5.
- ZELITCH, I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield. **BioScience**, v.32, p.796-802, 1982.