

Bases ecofisiológicas da assimilação de carbono e suas implicações na produção de forragem



ISSN 2318-1400

Dezembro, 2014

*Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Pesca e Aquicultura
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento*

Documentos 7

Bases ecofisiológicas da assimilação de carbono e suas implicações na produção de forragem

*Vitor Del' Alamo Guarda
Leonardo José Motta Campos*

*Embrapa Pesca e Aquicultura
Palmas, TO
2014*

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Pesca e Aquicultura

Quadra 104 Sul, Av. LO 1, N. 34, Conj. 4, 1º e 2º pavimentos
CEP: 77020-020, Palmas, Tocantins, Brasil
Fone: (63) 3229.7800/ 3229.7850
www.embrapa.br/pesca-e-aquicultura

Comitê Local de Publicações

Presidente: *Eric Arthur Bastos Routledge*
Secretário-Executivo: *Renata Melon Barroso*

Membros: *Alisson Moura Santos, Andrea Elena Pizarro Munoz, Milena Santos de Pinho, Giovanni Vitti Moro Hellen Kato, Jefferson Cristiano Christofoletti, Marcelo Könsgen Cunha e Marta Eichemberger Ummus.*

Diagramação: *Juliano Daudt Fontoura*

1ª edição

Todos os direitos reservados

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Pesca e Aquicultura

Guarda, Vitor Del' Alamo

Bases Ecofisiológicas da Assimilação de Carbono e Suas Implicações na Produção de Forragem/ Vitor Del' Alamo Guarda – Palmas : Embrapa Pesca e Aquicultura, 2014.

48 p. : il. color. (Documentos / Embrapa Pesca e Aquicultura, ISSN 2318-1400; 7).

1. . 2. . 3. . I. Guarda, Vitor Del' Alamo. II. Campos, Leonardo José Motta. III. Séries.

CDD 664.94

© Embrapa 2014

Autores

Vitor Del' Alamo Guarda

Biólogo, Doutor em Ciência Animal e Pastagens,
Pesquisador da Embrapa Pesca e Aquicultura
vitor.guarda@embrapa.br

Leonardo José Motta Campos

Engenheiro Agrônomo, Doutor em Biologia
Vegetal, Pesquisador da Embrapa Soja
leonardo.campos@embrapa.br

Apresentação

Sem dúvida, a fotossíntese é o processo mais importante que ocorre no planeta Terra. É o processo pelo qual a planta sintetiza compostos orgânicos a partir de água e gás carbônico sob a presença de luz. Os organismos clorofilados captam a energia solar e a utilizam para a produção de elementos essenciais. Mesmo os animais carnívoros dependem da fotossíntese, pois sua fonte de energia advém da alimentação de outros animais, que se alimentam de vegetais.

Vários fatores afetam o processo e as taxas fotossintéticas, principalmente aqueles relacionados ao ambiente em que as plantas estão inseridas. Devido à enorme dimensão do nosso país e às diferentes condições ambientais ofertadas em cada região, é fundamental compreender as respostas das plantas ao ambiente para garantia de sucesso e sustentabilidade dos diferentes sistemas de produção brasileiros.

Este documento traz, em especial, os sistemas de produção de forragem, uma vez que o Brasil é detentor do maior rebanho comercial do mundo e maior exportador mundial de carne bovina. A compreensão de como o ambiente proporcionou e continua proporcionando incrementos de produtividade de alimentos promoveu uma mudança histórica em nosso país, fazendo com que o Brasil passasse de

importador para um dos maiores exportadores de alimentos do mundo. Além disso, conhecer o funcionamento das plantas e suas repostas em diferentes ambientes permite sua manipulação em busca de incrementos de produção e produtividade em áreas cultiváveis e também na eficiência de utilização dos recursos ambientais, cada vez mais escassos nos dias atuais.

Carlos Magno Campos da Rocha
Chefe Geral da Embrapa Pesca e Aquicultura

Sumário

Introdução	9
Fotossíntese e a sua importância	10
Fotossíntese	11
Fatores que afetam a assimilação do carbono	12
Luz	13
Temperatura.....	17
Água	22
CO ₂	26
Nutrientes	28
Considerações Finais	34
Referências Bibliográficas	36

Bases ecofisiológicas da assimilação de carbono e suas implicações na produção de forragem

Vitor Del' Alamo Guarda

Leonardo José Motta Campos

Introdução

Toda vida na terra é mantida por um fluxo de energia proveniente do sol e que passa pela biosfera. Organismos autotróficos são sensíveis a variações climáticas e sua resposta está diretamente ligada à fotossíntese. Por meio da fotossíntese, a energia radiante é fixada em energia química potencial, utilizada por todos os componentes da cadeia alimentar e condiciona, regulando o balanço hídrico e o balanço de energia na Terra, um cenário favorável para a vida dos organismos (LARCHER, 2000).

A assimilação do carbono pode ocorrer por três mecanismos bioquímicos: o ciclo C_3 , o ciclo C_4 e também o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM). Todos os mecanismos possuem as etapas de carboxilação, redução e regeneração, contidas num ciclo chamado de Calvin. A diferença entre as plantas C_3 e C_4 reside no primeiro composto sintetizado, ou seja, enquanto na C_3 o primeiro composto apresenta três carbonos (3-fosfoglicerato) em sua composição, nas plantas C_4 o primeiro composto é formado por 4 carbonos (Oxaloacetato). A grande diferença nas plantas C_4 e CAM são os mecanismos bioquímicos para concentrar o dióxido de carbono, o qual permite às plantas CAM mitigar os impactos da fotorrespiração, e com isso, são favorecidas em ambientes com baixas concentrações de CO_2 e água.

Mudanças sazonais nas condições ambientais afetam tanto a produtividade quanto a estabilidade das culturas, em consequência das mudanças de luminosidade e de temperatura, afetando, desse modo, a capacidade de uma dada área foliar fotossintetizar. Sendo assim, os principais fatores que influenciam e condicionam o seu desenvolvimento vegetativo e a sua maturação seriam: luz, temperatura, água e nutrientes, sendo necessário conhecer as respostas morfofisiológicas das espécies ao ambiente para a determinação das práticas de manejo a serem adotadas.

Desse modo, essa revisão busca enfatizar os aspectos ecofisiológicos da assimilação do carbono e mostrar como mudanças ambientais podem proporcionar diferentes respostas das plantas. Essas respostas são importantes, pois influenciam diretamente as estratégias de manejo das pastagens e o planejamento da oferta de alimento durante o ano.

Fotossíntese e a sua Importância

Por meio da atividade fotossintética dos organismos autotróficos foi criada a base material e energética para a evolução da vida na Terra (LARCHER, 2000). De uma forma direta ou indireta, a fotossíntese supre todas as nossas necessidades alimentares, fornecendo assim, meios para a sobrevivência dos seres heterotróficos. Além disso, a energia armazenada no petróleo, gás natural, carvão e lenha, que são utilizados como combustível em várias partes do mundo foi fixada a partir da energia solar via fotossíntese.

O impacto do ambiente sobre a fotossíntese é de interesse de fisiologistas, ecólogos e agrônomos. Do ponto de vista fisiológico, deseja-se compreender como a taxa fotossintética responde diretamente a fatores ambientais como luz, concentrações de CO_2 do ambiente e temperatura, ou indiretamente a fatores como a umidade do ar e umidade do solo, através dos efeitos do controle estomático (TAIZ; ZEIGER, 2009). Os mesmos autores ainda ressaltam que a dependência

de processos fotossintéticos em relação ao ambiente é também importante para agrônomos, pois a produtividade vegetal e, em conseqüência, a produtividade de safras agrícolas dependem muito das taxas fotossintéticas prevalentes em um ambiente dinâmico. No caso dos ecólogos, as taxas e capacidades fotossintéticas são de grande interesse em termos de adaptação, por mostrarem diferenças em ambientes distintos.

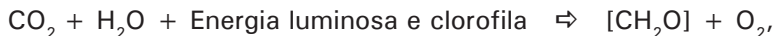
Nesse contexto, a pesquisa científica da fotossíntese possui uma importância vital. Com o entendimento e suposto controle sobre do processo fotossintético, é possível saber como aumentar a produtividade de alimentos, madeira e combustível, além de aproveitar melhor as áreas cultiváveis. Os meios que a planta utiliza na coleta de energia, podem ser adaptados aos sistemas humanos para fornecer modos eficientes de aproveitamento da energia solar. Além disso, a fotossíntese afeta a atmosfera, sendo que seu entendimento é essencial para compreendermos como o ciclo do CO_2 e outros gases, que causam o efeito estufa, podem afetar o clima global do planeta.

Fotossíntese

A luz solar é a fonte primária de toda a energia que mantém a biosfera de nosso planeta, sendo que a fotossíntese é o único processo de importância biológica que pode aproveitar essa energia (TAIZ; ZEIGER, 2009). Por meio deste processo, as plantas, algas e alguns tipos de bactérias convertem a energia física da luz solar em energia química, e esse processo é essencial para a manutenção de todas as formas de vida aqui existentes.

A fotossíntese pode ser definida como um processo físico-químico, mediante o qual os organismos fotossintéticos sintetizam compostos orgânicos a partir de matéria-prima inorgânica, na presença de luz solar. O processo fotossintético das plantas ocorre nos cloroplastos

e resulta na liberação de oxigênio molecular e na captura de dióxido de carbono da atmosfera, que é utilizado para sintetizar carboidratos. A fotossíntese pode ser representada pela seguinte equação empírica (MAJEROWICZ, 2004):



em que $[\text{CH}_2\text{O}]$ representa um carboidrato (açúcar).

A fotossíntese é um processo complexo que compreende muitas reações físicas e químicas, que ocorrem de maneira coordenada em sistemas de proteínas, pigmentos e outros compostos associados a membranas. Em geral, o processo fotossintético é analisado em duas etapas interdependentes e simultâneas: 1) a etapa fotoquímica, antigamente chamada de fase “luminosa” e 2) a etapa química, também chamada de ciclo fotossintético redutivo do carbono, antigamente chamado de fase “escura” (LARCHER, 2000).

Os produtos primários da etapa fotoquímica são o ATP e o NADPH_2 (TAIZ; ZEIGER, 2009). Nessa etapa, também ocorre a liberação do oxigênio, como subproduto da dissociação da molécula da água. A etapa química da fotossíntese é uma etapa basicamente enzimática, na qual o CO_2 é fixado e reduzido até carboidratos, utilizando o NADPH_2 e o ATP produzidos na etapa fotoquímica (SALISBURY; ROSS, 1985).

Fatores que afetam a assimilação do carbono

A taxa de assimilação líquida de carbono é determinada pelas características bioquímicas, fisiológicas e morfológicas da maquinaria fotossintética (DE LUCIA et al, 2003), que variam com as condições ambiente preponderantes durante o crescimento, tais como irradiância, temperatura, CO_2 e suprimento de água e nutrientes (MOHOTTI; LAWLOR, 2012).

Luz

O fluxo de radiação solar que penetra na terra depende da inclinação dos raios solares, que por sua vez, depende da época do ano, da latitude e da hora do dia; em virtude à posição relativa do eixo de rotação da Terra em relação ao plano de sua trajetória de translação. As parábolas que o Sol percorre diariamente variam de um ângulo de 46° , o que faz os valores de fluxo de radiação solar e de fotoperíodo (comprimento do dia, em horas) também oscilarem (REICHARDT; TIMM, 2004).

A quantidade de radiação que uma planta recebe é um fator importante na regulação de seu crescimento e desenvolvimento. Processos fotobiológicos como a fotossíntese dependem do número de fótons absorvidos mais do que da energia total absorvida. A densidade do fluxo fotônico (DFF) expressa a quantidade de fótons (mol ou mol de fótons) por unidade de área, por unidade de tempo. Em um dia de pleno sol, a DFF na faixa de radiação fotossinteticamente ativa (400 a 700 nm) pode chegar aproximadamente a 2000 ou 2500 $\mu\text{mol} / \text{m}^2 / \text{s}$ (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A fotossíntese líquida das plantas responde de forma hiperbólica (curva) à densidade de fluxo fotônico. Algumas plantas C_3 podem saturar-se com baixos níveis de radiação (aproximadamente 500 $\mu\text{mol} \text{m}^2 / \text{s}$). As plantas C_4 são mais eficientes no uso da radiação e não se saturam com altos níveis de DFF. Quando comparadas as taxas fotossintéticas de plantas C_3 e C_4 sobre o mesmo nível de radiação, observa-se que a taxa de fotossíntese da C_4 é maior do que da C_3 (LARCHER, 2000), fato a ser considerado nas escolhas das atividades agrícolas nos diversas regiões do país.

De acordo com seu requerimento de luz, as plantas podem ser classificadas como plantas de sol e plantas de sombra. As plantas de sol são mais eficientes no uso da luz, o seja, respondem melhor aos incrementos da radiação. No entanto, as plantas de sombra, apesar de

saturar-se com baixos níveis de radiação, são mais efetivas no uso da radiação porque começam a fotossintetizar com pouca luz (SALISBURY; ROSS, 1985).

Em geral, quando o nível de radiação decresce, a taxa de fotossíntese líquida das plantas também decresce, até chegar a valores negativos. O nível de radiação no qual a taxa fotossintética líquida se iguala a zero é denominado ponto de compensação luminoso (LÜTGGE, 1997; LARCHER, 2000). No ponto de compensação luminoso, o intercâmbio líquido de CO₂ é igual a zero. Abaixo do ponto de compensação luminoso, ocorre perda líquida de carbono na planta. Nas plantas de sol, o ponto de compensação luminoso está num nível acima em relação às plantas de sombra. Os menores valores de ponto de compensação luminosa das plantas de sombra devem-se ao fato de sua baixa taxa respiratória, que permite um ganho líquido de carbono, em ambientes limitados por luz (LÜTGGE, 1997).

As plantas, em geral, apresentam adaptações durante seu desenvolvimento, em função da quantidade e da qualidade de radiação local dominante. Plantas desenvolvidas sob intensa radiação apresentam vigoroso sistema de ramos e folhas com menor superfície do limbo foliar, cujo mesófilo possui várias camadas de células, ricas em cloroplastos (LUNZ, 2006). Como consequência dessas modificações anatômicas e de um metabolismo mais ativo, as plantas adaptadas a radiações intensas apresentam maior produção de matéria seca, bem como maior fertilidade e, conseqüentemente, maior produtividade (LIMA-JUNIOR et al., 2005).

É importante salientar que a captura de energia pela planta como um todo depende não somente da resposta fotossintética da folha individualmente, mas também de sua integração na copa e dos custos de produção e de manutenção de sua capacidade fotossintética (GIVINISH, 1988). Ao longo do perfil vertical de um dossel, as variações de temperatura e luminosidade são grandes, além da diferença na idade fisiológica das folhas, o que lhes confere diferentes potenciais fotossintéticos (LOOMIS; WILLIAMS, 1969).

Apesar da grande variação na capacidade fotossintética entre as categorias de folhas, existe a possibilidade de elevadas produções na ausência de elevadas taxas de fotossíntese foliar devido ao rápido desenvolvimento da área foliar e/ou de perdas respiratórias reduzidas (ZELICH, 1982). Nelson et al. (1975), no entanto, consideraram a fotossíntese foliar como o fator primário da produtividade das culturas, e Sinclair et al. (2001) descreveram a eficiência do uso da radiação como sendo fortemente dependente da máxima taxa de fotossíntese foliar. Reduções nessas taxas devido a sombreamento, senescência ou estresses causados por pragas, doenças e deficiência hídrica ou nutricional, diminuem a eficiência do uso de radiação (COOPER; WILSON, 1970).

Numa escala de tempo de dias a semanas ao longo da vida da folha, ocorrem mudanças contínuas de aclimação em função da luminosidade do ambiente e posição no dossel. A aclimação da folha à luminosidade é pouco influenciada pelo pico de radiação, sendo mais bem correlacionada com a média diária (CHABOT et al., 1979). Esta habilidade é importante, pois folhas novas geralmente emergem no topo do dossel e mais tarde são cobertas passando a fazer parte do interior do dossel, e outras folhas se desenvolvem acima, sombreando-as, e assim sucessivamente.

De acordo com o ambiente em que as folhas se desenvolvem, diferentes padrões em relação ao número e tipo de células, quantidade de cloroplastos por células, variações na quantidade e proporção de tilacóides e componentes do ciclo de redução de carbono são desenvolvidos. Alterações nessas características estão mais vinculadas ao investimento em N na estrutura foliar e à atividade fotossintética (LOOMIS; AMTHOR, 1999).

Em plantas de metabolismo C_3 , folhas de sombra apresentam mais N foliar envolvido na colheita de luz do que na transferência de elétrons e redução de carbono do que folhas expostas a sol pleno (EVANS, 1993; PONS; PEARCY, 1994). Essas propriedades também variam com a profundidade dentro do dossel em que se encontra a folha a

partir da superfície iluminada pelo sol (EVANS, 1995). Portanto ajustes são especialmente importantes, na tentativa de suprir o limite de N na folha envolvendo mudanças no número e tamanho de novas folhas, assim como, nas proporções de tilacóides e nos componentes do ciclo de redução de carbono com profundidade do dossel (LOOMIS; AMTHOR, 1999) ou com o sombreamento da planta.

A distribuição ótima de N nas folhas dentro do dossel é importante e tem recebido atenção nos últimos anos. A aclimatação foliar, além disso, envolve a arquitetura do dossel, o caminhamento solar, as condições de luminosidade do ambiente e o tempo de permanência na estação do ano (LOOMIS, 1993). Para culturas jovens ou sombreadas, aumentos na área foliar para melhorar a interceptação luminosa, se tornam mais benéficos do que incrementos na capacidade fotossintética das folhas existentes (por meio do aumento no teor de N por unidade de área foliar).

O entendimento das respostas das plantas à radiação vem ganhando destaque devido ao apelo ambiental dos sistemas silvipastoris. Segundo Andrade et al. (2002) quando se trata de sistemas silvipastoris, conhecer os níveis de transmissão de luz ao sub-bosque é um dos aspectos mais relevantes para o entendimento das relações entre os componentes, e assim, através do manejo destes intervir, de modo a maximizar o sistema como um todo.

Um dos fatores principais que garantem a sustentabilidade do sistema é a quantidade de luz disponível para o crescimento das plantas forrageiras que estão no sub-bosque do sistema silvipastoril, determinando o potencial de produção de forragem. A quantidade de luz no sub-bosque é influenciada por alguns fatores: espaçamento, densidade e direcionamento das linhas de plantio do componente arbóreo; seleção de espécies arbóreas em função das características de sua copa; manejo, por meio da realização de desbastes e desrama; e seleção de espécies forrageiras tolerantes ao sombreamento (ANDRADE et al., 2002). Desse modo, projetos visando a integração de plantas numa mesma área, devem ser planejados de acordo com as exigências luminosas de cada cultura, para que no final, maiores ganhos em produtividade sejam alcançados em relação aos plantios solteiros.

Temperatura

A temperatura expressa a energia contida no meio (ORTOLANI; CAMARGO, 1987), constituindo-se em importante fator abiótico determinante da distribuição, adaptabilidade e produtividade das plantas (LARCHER, 2000). Juntamente com precipitação pluviométrica, temperatura pode ser considerada um dos fatores mais importantes na caracterização do clima (TREWARTHA, 1968; citado por ROCHA, 1991). Plantas superiores estão presentes nos mais variados ambientes, onde são submetidas a grandes variações de temperatura durante o período de crescimento ativo. Assim como os demais processos de crescimento, a fotossíntese é fortemente afetada pela temperatura, sendo as mudanças nas taxas de fotossíntese em resposta a temperatura, reversíveis quando as variações de temperatura estão compreendidas entre 10 e 35°C (BERRY; BJÖRKMAN, 1980).

A fotossíntese é estimulada de acordo com o aumento da temperatura. Em um gráfico em função da temperatura, a curva tem formato de sino, quando a fotossíntese atinge um ponto ótimo e, além dessa temperatura, efeitos deletérios podem ocorrer, alguns reversíveis outros não (TAIZ; ZEIGER, 2009). Sendo assim, temperaturas extremas podem ser letais às plantas, mas o mais comum é que determinados limiares de temperatura restrinjam o seu crescimento.

A temperatura mínima e máxima que limita o crescimento de planta recebe a denominação de temperatura base inferior e temperatura base superior, respectivamente. Segundo McWilliam (1978) a temperatura base (T_b) é definida como a temperatura que limita o acúmulo de massa de uma espécie de forma que este se torne nulo ou desprezível. O conhecimento destas é importante para estimar o potencial produtivo de uma cultura em uma dada região, sendo variável em função de espécie e cultivar (ALCÂNTARA et al., 1989).

O limite inferior é mais facilmente atingível nas plantas tropicais, principalmente em áreas de maior altitude e nas regiões de maior

latitude durante períodos específicos do ano (inverno agrostológico – maio a setembro). O conhecimento da T_{Bi} permite o zoneamento de áreas ideais para algumas espécies, além de determinar áreas de maior sucesso para o emprego de tecnologias como a irrigação. Alguns modelos de previsão de produção, como os baseados em Graus-Dia e Unidades Fototérmicas, utilizam o conceito de T_{Bi}, o que aumenta a necessidade por informações menos generalistas.

Segundo Jones (1982), o estresse causado por temperaturas baixas é em geral mais freqüente do que o causado por temperaturas altas, quando se trata de espécies tropicais. Cooper e Tainton (1968) relataram um aumento no crescimento relativo das raízes e redução na área foliar específica de plantas tropicais sob baixas temperaturas. Nas plantas que possuem fisiologia C⁴, ocorre uma drástica redução da atividade fotossintética, sob temperaturas inferiores a 15°C, fator que é tido como um dos principais agentes causadores da estacionalidade de produção (DA SILVA, 1995).

Taxas fotossintéticas ótimas representadas pela resposta em relação à temperatura são chamadas de respostas à temperatura ótima e quando essas temperaturas são ultrapassadas, as taxas fotossintéticas decrescem novamente (SALISBURY; ROSS, 1985). Essas respostas variam de espécie para espécie e mesmo entre as espécies cultivadas em locais diferentes (fatores genéticos e fisiológicos). Plantas que crescem sob temperatura baixa mantêm taxas fotossintéticas mais altas que plantas que crescem sob temperaturas altas.

Nas regiões tropicais com períodos secos e chuvosos determinados, as temperaturas médias chegam a 33°C no período chuvoso, com máximas que chegam a 45°C. A maioria das culturas de clima tropical tem temperatura ótima entre 25 e 35°C, o que permite obter-se boa produtividade nesses ambientes. Variações maiores de temperatura são obtidas em altitude, com um abaixamento de 0,65°C.100 m⁻¹ na temperatura mínima, o que reduz sensivelmente a temperatura média, retardando o desenvolvimento vegetal (PIMENTEL, 1998).

Porém, nessas condições de altitude, a temperatura média noturna mais baixa pode ter um efeito positivo no metabolismo vegetal, se estiver na faixa adequada para o crescimento da cultura. Este efeito ocorre pelo aumento da eficiência da respiração noturna para o crescimento, quando comparada à ambientes com temperaturas noturnas muito altas, onde a eficiência do processo é menor (NORMAN et al., 1995).

O processo de oxidação de glicose produzindo energia estocada sob a forma de ATP, tem uma eficiência de cerca de 42%. O restante da energia produzida nessa oxidação é perdida sob a forma de calor. Este rendimento pode ser menor sob altas temperaturas (LÜTTGE, 1996). As baixas temperaturas parecem afetar o metabolismo das raízes e a produção de citocianinas, giberelinas e ABA, que em milho tem suas exportações máximas a 28°C para os dois primeiros, e a 18°C para o terceiro.

A redução da exportação destes fitormônios diminui o crescimento da parte aérea (POLJAKOFF-MAYBER; LERNER, 1994). Se a temperatura média do dia estiver na faixa ótima para a planta, serão obtidas as maiores produtividades nessas condições de altitude. Na cultura de milho, as maiores produtividades mensuradas em grãos, são obtidas em altitudes de 1500 a 2000 m, com temperaturas diurnas de 30 a 33°C e com temperaturas noturnas abaixo de 25°C.

Alterações nas propriedades fotossintéticas em resposta à temperatura desempenham papel importante na adaptação de plantas a diferentes ambientes. A plasticidade característica das plantas em relação à temperatura mostra que plantas mantidas em ambiente muito frio e mantidas em ambiente muito quente são capazes de otimizar suas taxas fotossintéticas dentro de seus intervalos de temperatura (TAIZ; ZEIGER, 2009).

A aclimação a altas temperaturas determina o aumento na temperatura limite em que o dano térmico do aparato fotossintético ocorre. Essa aclimação envolve aumento na estabilidade térmica do mecanismo fotossintético, que requer alguns dias ou semanas,

embora as mudanças substanciais possam ocorrer nos primeiros dias. A maior parte das mudanças iniciais na fotossíntese, quando plantas são transferidas de um regime de temperatura mais ameno para um regime com temperatura superior, estão relacionadas ao aumento da condutância estomática (BERRY; BJÖRKMAN, 1980).

Em relação ao CO_2 , em altas concentrações, o suprimento desse gás nos sítios de carboxilação é grande e a taxa fotossintética é limitada, sobretudo pelas reações bioquímicas conectadas com o transporte de elétrons (TAIZ; ZEIGER, 2009). Nessas condições, as alterações de temperatura têm efeitos grandes sobre as taxas de fixação. Em condições normais de concentrações de CO_2 e temperatura, a fotossíntese é limitada pela atividade da rubisco. Porém, com o aumento na temperatura, a taxa de carboxilação também aumenta e a afinidade dessa enzima com o CO_2 decresce (TAIZ; ZEIGER, 2009). Desse modo, em condições de saturação luminosa e concentração de CO_2 normal (0,035% ou 350 ppm), a fotossíntese e o crescimento são afetados pela temperatura, que limita os processos bioquímicos (COOPER; TAINTON, 1968).

A temperatura também atua nas relações fonte:dreno, influenciando a distribuição de assimilados entre a raiz e a parte aérea, sendo que o crescimento da raiz aumenta relativamente sob baixas temperaturas ao passo que o crescimento da parte aérea aumenta sob temperaturas elevadas, causando aumento na relação parte aérea/raiz com o aumento da temperatura (COOPER; TAINTON, 1968).

Mudanças na temperatura afetam também a taxa de respiração, ficando evidenciada na interação entre fotorrespiração e fotossíntese. Diferenças ocorrem entre os diferentes tipos de metabolismos em relação à alteração na temperatura. Na planta C_4 , o rendimento quântico (porcentagem de conversão da energia luminosa em energia química durante a fotossíntese) permanece constante com a temperatura, o que reflete as baixas taxas de fotorrespiração. Em plantas que possuem metabolismo do tipo C_3 , o aumento da temperatura faz com que o rendimento quântico decresça, evidenciando

o aumento da fotorrespiração (TAIZ; ZEIGER, 2009). Em 1977, Ehleringer e Björkman mostraram que o rendimento quântico de *Atriplex rosea*, planta C₄, era independente da temperatura entre 10 e 40°C. Por outro lado, o rendimento quântico de *Encelia californica* decaía nas mesmas magnitudes de temperatura. O rendimento quântico a 30°C foi semelhante; em temperaturas abaixo de 30°C, *E. californica* apresentou maiores rendimentos e acima de 30°C menores rendimentos que *E. rosea*.

Sendo assim, a demanda de energia para a fixação da mesma quantidade de CO₂ é aumentada. Em resposta a temperaturas baixas, a limitação da fotossíntese se dá devido à disponibilidade ou não de fosfato no cloroplasto (SAGE; SHARKEY, 1987), na forma de trioses fosfato. Essas estão relacionadas com a síntese de amido e sacarose e afetadas diretamente pela ação da temperatura.

Por fim, o crescimento de uma cultura está associado ao balanço entre os ganhos inerentes à fotossíntese e as perdas com respiração. Geralmente, assume-se que a respiração de manutenção aumenta com temperaturas crescentes, enquanto a respiração de crescimento varia somente com a temperatura, assim como, a taxa de crescimento relativo (TCR) (McCREE; SILSBURY, 1978; McCREE; AMTHOR, 1982).

Água

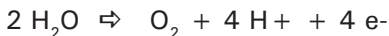
A água é fundamental no processo fotossintético e, como altas produções são atingidas em plantas com alto potencial fotossintético, as plantas tropicais são dependentes desse fator ambiental. Como existe uma grande variedade na composição granulométrica de solos brasileiros e distribuição pluviométrica anual, inúmeros trabalhos estão sendo realizados na tentativa de aumentar a produção de matéria seca em locais onde há déficit de água e também em ambientes onde ocorre alagamento em determinadas épocas do ano.

As plantas absorvem e perdem água continuamente. A maioria da água perdida pela planta evapora da folha à medida que o CO₂ necessário à fotossíntese é absorvido da atmosfera (TAIZ; ZEIGER, 2009). De todos os recursos de que a planta necessita para crescer e funcionar, a água é o mais abundante e, ao mesmo tempo, o mais limitante para a produtividade agrícola.

Estudos de fisiologia vegetal relacionando a diminuição da quantidade de água no solo e alterações na assimilação de CO₂ pelas plantas (EPRON; DREYER, 1993; KUBISKE; ABRAMS, 1994) mostraram que a redução nas taxas de assimilação de CO₂ e da condutância estomática estão associadas ao baixo potencial de água nas folhas ou ao reduzido conteúdo de água no solo. A água dentro da planta percorre um longo caminho até chegar as folhas, iniciado nas raízes depois transportada pelos vasos de xilema até o destino final, onde ocorrem os processos físico-químicos (fotossíntese) e a transpiração da planta.

Tardieu e Davies (1992) relataram evidências experimentais que indicaram que o déficit de umidade no solo inicia uma ação hormonal induzindo as células guarda fechar o estômato (célula guarda - responsável pela abertura e no fechamento do estômato) para reter água limitando, dessa forma, a absorção de carbono.

Na fotossíntese, a água é oxidada de acordo com a seguinte reação química (HOGANSON; BABCOOK, 1997):



Segundo Taiz e Zeiger (2009), o mecanismo químico da oxidação fotossintética da água ainda não é bem conhecido, embora muitos estudos tenham fornecido uma quantidade substancial de informações sobre o processo.

Os prótons produzidos pela oxidação da água são liberados dentro do lume do tilacóide e não diretamente no estroma, devido à natureza vetorial da membrana e ao fato de o complexo produtor de oxigênio estar localizado na superfície interna do tilacóide. Esses prótons são, por fim, transferidos do lume para o estroma por translocação pela

ATP sintase. Assim, os prótons liberados durante a oxidação da água contribuem para o potencial eletroquímico que irá operar na formação do ATP (TAIZ; ZEIGER, 2009).

As variações encontradas pelas plantas em diferentes ambientes, sejam lugares secos ou alagados, fez com que ocorresse seleção de indivíduos aptos a habitar esses locais. O metabolismo C_4 e o CAM são exemplos dessa adaptação, visto que o grande trunfo desse mecanismo é a eficiência na utilização da água. Acredita-se que as plantas C_4 e CAM foram derivadas das plantas C_3 , e surgiram no final do período Cretáceo, quando ocorreu um drástico declínio na concentração de CO_2 atmosférico (MARSHALL, 1999). A enzima rubisco é encontrada em bactérias eucariontes e até em Archaea, embora outros componentes da fotossíntese não tenham sido encontrados nesta última. Portanto, a rubisco emergiu precocemente na evolução, quando a atmosfera era rica em CO_2 e quase desprovida de O_2 .

Essa enzima não foi originalmente selecionada para operar num ambiente igual ao do presente, quase desprovido de CO_2 e rico em O_2 . A fotorrespiração tornou-se significativa há cerca de 60 milhões de anos quando a concentração caiu para níveis atuais. Pensa-se que a via C_4 tenha evoluído em resposta a esta pressão seletiva, há não mais do que 30 milhões de anos, e possivelmente há 7 milhões. É interessante observar que nenhuma das enzimas é exclusiva das plantas C_4 sugerindo que esta via foi criada utilizando as enzimas existentes (STRYER, 2004).

Um aspecto importante da fotossíntese nas plantas C_4 é a separação espacial das duas enzimas carboxilantes e a cooperação metabólica entre as duas células especializadas (TAIZ; ZEIGER, 2009). Devido ao mecanismo concentrador de CO_2 , as plantas C_4 exibem baixo ponto de compensação CO_2 (baixa concentração de compensação), fotorrespiração não detectável, alta eficiência do uso da água e alta capacidade fotossintética, quando comparadas com as plantas C_3 .

Períodos de déficit hídrico, tanto na atmosfera, quanto no solo, ocorrem durante a vida das plantas, tanto em regiões áridas/semi-áridas, como reportado para florestas temperadas decíduas (LAW et al, 2000; WILSON et al., 2001) como para florestas tropicais (GRACE, 1999). No último caso, por exemplo, a limitação de água pode ser uma crítica restrição à produtividade primária em cenários futuros de climas mais áridos, em processos de mudanças climáticas (FISHER et al., 2001).

Sabe-se que a taxa de assimilação CO₂ nas folhas cai em níveis moderados de déficit hídrico, em consequência do fechamento estomático. De fato, dependendo da espécie e da natureza da desidratação, a assimilação do carbono pode diminuir a valores próximos de zero sem que haja declínio significativo na capacidade fotossintética do mesófilo (CHAVES, 1991). O mesmo autor ainda cita que um segundo efeito da desidratação no metabolismo fotossintético do carbono é a mudança na partição de sacarose recém fixada, que ocorre em um numero de espécies em paralelo com o aumento no colapso do vigor. Além disso, esse aumento nos componentes de baixo peso molecular pode contribuir para um ajuste osmótico.

Pesquisas sobre déficit hídrico, em diferentes espécies vegetais, têm sido realizadas por décadas, a fim de se entender os mecanismos de tolerância à seca (O'LEARY, 1970; TURNER, 1981; CASPER et al., 1993; CALBO; MORAES, 2000; SILVA et al., 2003; LIBERATO et al., 2006; LECHNER et al., 2008). As respostas das plantas em condições de déficit hídrico são complexas, envolvendo mudanças adaptativas e/ou efeitos deletérios (CHAVES et al., 2002).

A irrigação é uma ferramenta que pode aumentar a produção e a qualidade dos alimentos, principalmente em regiões onde o inverno é seco e em locais com frequência constantes de veranicos. No entanto, a irrigação, baseada nas premissas de eliminar a estacionalidade da produção vegetal e produzir maior quantidade de massa seca durante o ano, mostra-se menos eficiente em regiões com invernos onde a temperatura média mínima fica abaixo da temperatura base inferior, e com baixa intensidade luminosa (LOPES et al., 2005).

CO₂

Teoricamente, todo carbono assimilado pelos organismos autotróficos passa pelo sítio de ativação da Rubisco, onde a ribulose-1,5-bisfosfato (RuBP) é combinado com CO₂ (carboxilação) para produzir 2 moléculas de 3-fosfoglicerato (3PGA). Porém, a Rubisco também pode fazer uma de oxigenação, onde a enzima reage com o oxigênio para produzir uma molécula de 3PGA e uma de 2-fosfoglicolato (2PG) (CLELAND et al., 1998).

A afinidade da Rubisco é maior para o CO₂ que com O₂. Desse modo, altas concentrações de O₂ no estroma fazem com que ocorra uma compensação entre os processos de carboxilação e oxigenação. Diferentes médias de especificidade do CO₂ com a Rubisco podem ser encontrados calculando-se a razão entre especificidade para o CO₂ relativo à especificidade para o O₂ (AINSWORTH; ROGERS, 2007). Os mesmos autores salientam que diferenças nas especificidades podem ser alteradas em diferentes condições de temperatura, onde ocorre queda da especificidade do CO₂ em elevadas temperaturas. Sendo assim, a taxa relativa de carboxilação para oxigenação é reduzida aumentando o fluxo de 2-fosfoglicolato para a fotorrespiração (LONG, 1991).

O 3PGA produzido pela reação de oxigenação entra no ciclo de Calvin, mas o 2PG entra na via não-essencial da fotorrespiração, onde 75% do carbono é recuperado e metade de uma molécula de CO₂ é eliminada para cada molécula de 2PG metabolizada (SPREITZER, 1999; SIEDOW; DAY, 2000; LONG et al., 2006).

Plantas com metabolismo C₄ evitam a fotorrespiração com a combinação de especializações anatômicas e bioquímicas que concentram CO₂ nos sítios de ligação da Rubisco (SAGE, 2004). Uma folha típica C₄ possui dois tipos distintos de células que contém cloroplastos: células do mesófilo e bainha vascular (células de Kranz). A operação do ciclo C₄ requer um esforço cooperativo de ambos os tipos de células. Nenhuma célula do mesófilo de uma planta C₄ está a

uma distância maior que duas ou três células da célula da bainha mais próxima (TAIZ; ZEIGER, 2009). Além disso, uma extensiva rede de plasmodesmas conecta as células do mesófilo e da bainha, fornecendo assim, uma rota para o fluxo de metabólitos entre os dois tipos de células. Esse arranjo anatômico permite a concentração de CO_2 nas células da bainha e maior eficiência da fotossíntese nessa classe de plantas.

O aumento na concentração atmosférica de CO_2 causados pela queima de combustíveis fósseis e a mudança no uso da terra são fatos incontestáveis. O contínuo aumento nas emissões de CO_2 tem implicações importantes para a vegetação. O crescimento da planta é intensificado, até certo ponto, pela elevação do CO_2 (ROGERS et al., 1999). Dióxido de Carbono é o substrato da fotossíntese e, em altas concentrações, tanto a assimilação de carbono quanto a eficiência no uso da água é intensificado (MARTIN; RUIZ-TORRES, 1992). Na medida em que o CO_2 do ambiente se incrementa, a taxa fotossintética das plantas do tipo C_3 também aumenta significativamente, devido a uma maior concentração desse gás no sítio ativo da Rubisco. Esses incrementos nas concentrações de CO_2 podem proporcionar aumentos nas taxas das reações de carboxilação. Além disso, um aumento nas concentrações de CO_2 irá inibir por competição as reações de oxigenação do sítio ativo da Rubisco e, subsequente, reduzir as perdas de CO_2 e os custos energéticos associados com o fluxo de 2PG na via da fotorrespiração (LONG et al., 2004). Contudo, altas concentrações de CO_2 induzem o fechamento estomático, reduzindo as trocas gasosas e, conseqüentemente, a taxa fotossintética.

Do início da era industrial, em meados do século XVIII, até a atualidade, a concentração de dióxido de carbono (CO_2) na atmosfera aumentou em média de 280 ppmv (partes por milhão por volume) para aproximadamente 386,3 ppmv (BLASING, 2010). Estima-se que a quantidade de CO_2 na atmosfera continua aumentando e as previsões para temperatura e chuvas são incertas; no entanto será inevitável que a concentração de CO_2 duplicará no próximo século. Esse incremento nos níveis de CO_2 afetará diretamente as plantas nos sistemas naturais, agrícolas e florestais.

Contudo, não é possível estudar esses fatos isoladamente. Diferenças em temperatura, radiação e disponibilidade de água devem ser consideradas. A radiação é um fator que não se pode controlar. Por outro lado, os outros fatores podem ser modificados para incrementar-se a produtividade das plantas. Na maioria das culturas um incremento em produtividade é atribuído a um incremento na interceptação de luz (LOOMIS; WILLIAMS, 1969).

Pesquisas realizadas para determinar os efeitos do incremento de CO_2 sobre as plantas levaram a estimar-se que: (i) a produtividade de plantas do tipo C_3 poderia aumentar em 30% ou mais, enquanto a produtividade das C_4 poderia ser incrementada em até 10%, (ii) a condutância estomática poderia decrescer em 40%, e o uso da água em plantas C_3 diminuiria em pelo menos 10%, (iii) a eficiência do uso da água nas plantas C_3 se incrementaria mais em razão do incremento da taxa de intercâmbio de carbono (fotossíntese) do que do decréscimo da taxa transpiratória, (iv) o efeito interativo das altas temperaturas com CO_2 a altas concentrações levaria a um aumento da fotossíntese e do crescimento vegetativo, mas não necessariamente do crescimento reprodutivo (TAIZ; ZEIGER, 2009).

Desse modo, aumentos na concentração de CO_2 não devem impactar diretamente plantas com metabolismo C_4 , pois as mesmas já possuem mecanismos para evitar a fotorrespiração e são saturadas de CO_2 nas atuais concentrações desse gás. Sendo assim, aumentos nas concentrações de CO_2 diminuirão progressivamente a vantagem competitiva que essas plantas possuem nos dias de hoje. Além disso, a fotossíntese pode atuar como um retroalimentador negativo sobre o aumento na emissão de CO_2 . Nesse contexto, desperta interesse em sistemas de produção mais sustentáveis, tendo como tema a agricultura de baixa emissão de carbono, em que ocorre a integração da lavoura com pecuária e florestas, sistemas de plantio direto, fixação biológica de nitrogênio, recuperação de pastagens, plantio de florestas energéticas e utilização resíduos de animais.

Nutrientes

Os nutrientes minerais essenciais são responsáveis por funções no metabolismo das plantas, primário ou secundário, diferindo entre si em sua exigência nutricional, as quais devem ser conhecidas em busca de sua melhor utilização. Quando um dos nutrientes essenciais não está presente em quantidades satisfatórias nas plantas, ou em casos de combinações químicas que são pobremente absorvidas, ocorre uma deficiência que gera comprometimento do desenvolvimento vegetal, devido a alterações no metabolismo vegetal (EPSTEIN; BLOOM, 2004).

Cada um dos nutrientes minerais essenciais é incorporado aos tecidos vegetais, tornando-se componente ou ativador de enzimas, ou ainda regulando a atividade enzimática por meio do efeito coloidal que exerce no grau de hidratação do protoplasma (LARCHER, 2000) ou funcionando como cofator de uma determinada enzima. O mesmo autor relata que os elementos nutrientes podem ser divididos em macronutrientes (Nitrogênio (N), Fósforo (P), Potássio (K), Enxofre, (S), Cálcio (Ca) e Magnésio (Mg) que são requeridos em grandes quantidades para suprir as necessidades da planta e micronutrientes (Ferro (Fe), Manganês (Mn), Zinco (Zn), Cobre (Cu), Molibdênio (Mo), Níquel (Ni), Boro (B) e Cloro (Cl) que são necessários em pequenas quantidades, mas todos são essenciais e não podem ser substituídos por outros.

Esses nutrientes possuem outras classificações, uma vez que do ponto de vista fisiológico essa diferenciação é difícil de ser justificada (TAIZ; ZEIGER, 2009). Segundo Evans e Sorger (1966) e Mengel e Kirkby (1987), os elementos essenciais podem ser classificados como parte de compostos de carbono (N, S), desempenhar funções importantes na armazenagem de energia ou na integridade estrutural (P, Silício e B), permanecer na forma iônica (K, Ca, Mg, Cl, Mn e Sódio) e estar envolvidos em reações redox (Fe, Zn, Cu, Níquel e Mo).

Altas produtividades agrícolas dependem fortemente de fertilização com nutrientes minerais, as quais, segundo Loomis e Conner (1992), aumentam sua produtividade linearmente com a quantidade de fertilizantes que elas absorvem. Nutrição mineral e condições ambientais adequadas garantem níveis ideais de fotossíntese, permitindo a planta um acréscimo em sua produção vegetal. A produtividade mundial de alimentos vem aumentando substancialmente aos longos das últimas décadas. No Brasil não é diferente, sendo um dos maiores produtores de commodities agrícolas do mundo. Para chegar nesse patamar, juntamente com a demanda crescente por alimentos, o consumo dos principais nutrientes minerais, contidos em fertilizantes, também aumentou, principalmente o de macronutrientes.

As gramíneas forrageiras pertencem ao grupo de plantas C_4 , que possuem elevada eficiência fotossintética na transformação de CO_2 (dióxido de carbono) em biomassa. Além disso, temperaturas adequadas e grande quantidade de energia solar e disponibilidade hídrica forneceram um ambiente ideal para que gramíneas de origem africana se adaptassem no Brasil. No entanto, para que essas plantas sejam eficientes, o status nutricional deve estar adequado.

Em primeiro lugar é importante salientar que para melhoria na eficiência da fertilização e diminuição das perdas faz-se necessária a adição de calcário (CaO , $CaCO_3$ e $Ca(OH)_2$) no solo (calagem), uma vez que muitos elementos formam compostos menos solúveis quando o pH é maior que 5,5, aumentando assim, sua disponibilidade às plantas.

O nitrogênio (N) participa como constituinte de muitos componentes da célula vegetal, incluindo aminoácidos, proteínas e ácidos nucleicos (TAIZ; ZEIGER, 2009). No solo, esse elemento está ligado organicamente ou nas formas de nitrato e amônio, sendo absorvido somente nas duas últimas formas. O nitrogênio faz parte da molécula de clorofila e auxilia nas reações de síntese proteica (RAIJ, 1991; TISDALE et al., 1993) e quando inibida, por consequência resulta na redução do processo de divisão celular (MALAVOLTA et al., 1989).

De um modo geral a capacidade fotossintética das plantas depende da disponibilidade de nitrogênio. A quantidade de matéria seca produzida pela planta por unidade de nitrogênio presente nos tecidos pode ser definida como Eficiência de Uso do Nitrogênio (EUN). Plantas C_4 (gramíneas tropicais) e MAC podem utilizar menores quantidades de N em suas enzimas de carboxilação, quando comparadas as plantas C_3 . Este fato permite às plantas C_4 e MAC uma vantagem competitiva sobre as plantas C_3 em solos com deficiência de N (KERBAUY, 2004), condição encontrada na maioria dos solos brasileiros.

As clorofilas são pigmentos responsáveis pela conversão da radiação luminosa em energia, sob a forma de ATP e NADPH, por essa razão, são estreitamente relacionadas com a eficiência fotossintética das plantas e, conseqüentemente, ao seu crescimento e adaptabilidade a diferentes ambientes. Mais ainda, esse elemento tem grande significado, uma vez que está presente em grande quantidade como componente da fitomassa. Deficiência de N, Mg e Fe reduz o teor de clorofila, o que se manifesta na planta por uma clorose foliar, comprometendo o processo fotossintético e reduzindo a eficiência da fotossíntese (MARENCO; LOPES, 2005).

Segundo Larcher (2000), a energia e a estrutura molecular para incorporação do nitrogênio são supridas pelo metabolismo dos carboidratos, o qual, por sua vez, depende da fotossíntese. O mesmo autor cita que fechado um ciclo de interdependência metabólica, a fotossíntese depende de compostos contendo nitrogênio – clorofila. Sendo assim, a escassez desse elemento limita o crescimento das plantas forrageiras, acumulando carboidratos excedentes em amido e ácidos graxos ou encaminhados para o metabolismo secundário, como síntese de lignina, composto indigestível aos animais. Além disso, a taxa fotossintética das plantas pode ser afetada diretamente, por meio de efeitos na síntese e atividade da enzima ribulose-1,5-bisfosfato-carboxilase-oxigenase, RUBISCO (MAKINO et al., 1984), responsável pela assimilação do CO_2 .

Assim, o nitrogênio proporciona respostas positivas sobre o crescimento e desenvolvimento das plantas, sendo o nutriente que mais limita o crescimento das forrageiras (CHAPIN et al., 1987), tornando a adubação nitrogenada prática de manejo desejável para otimização do uso das pastagens (FONSECA et al., 2000). Tal mudança nos padrões de crescimento dos pastos reflete o efeito do nitrogênio sobre as trocas gasosas (POMPEU et al., 2010; LOPES et al., 2011b), índices de crescimento (SANTOS JÚNIOR et al., 2004; LOPES et al., 2011c), fluxo de biomassa, componentes da biomassa e estrutura do pasto (MAZZANTI et al., 1994; GARCEZ NETO et al., 2002; MARTUSCELLO et al., 2006; POMPEU et al., 2010; LOPES et al., 2011a).

A presença do fósforo (P) é necessária para a síntese de compostos fosforilados, sendo que a falta deste nutriente causa distúrbios imediatos no metabolismo e no desenvolvimento das plantas (HOLFORD, 1997). O fósforo está envolvido na transferência de energia, uma vez que a ATP (adenosina trifosfato) é necessária para a fotossíntese, para a translocação e outros processos metabólicos de relevância, esse elemento desempenha importante papel no metabolismo das plantas (SHUMAN, 1994). Observa-se também uma correlação positiva entre a fotossíntese e o teor de P nas folhas (MARENCO; LOPES, 2005). É fundamental para o transporte de trioses do cloroplasto para o citosol onde a sacarose, que é transportada para o resto da planta, é sintetizada (TAIZ; ZEIGER, 2009). A redução do transporte de trioses para o citosol pode levar ao acúmulo de carboidratos no cloroplasto, o que provoca retroalimentação negativa e reduz a atividade fotossintética (KUWAHARA; SOUZA, 2009). A inibição da fotossíntese pelo acúmulo de carboidratos pode ocorrer pelo decréscimo da reciclagem de fósforo entre citoplasma e estroma (FOYER, 1988), decréscimo no consumo ou produção de ATP e NADPH, menor regeneração de ribulose-1,5-bifosfato, substrato da fotossíntese (AZCÓN-BIETO, 1983), decréscimo na expressão de genes relacionados à fotossíntese (PAUL; PELLNY, 2003), fechamento estomático (GOLDSCHMIDT; HUBER, 1992; NAKANO et al., 2000) e aumento da resistência à difusão de CO₂ nas células do mesófilo foliar (NAFZIGER; KOLLER, 1976; NAKANO et al., 2000).

Um dos maiores entraves para a produção de forragem é a baixa disponibilidade de fósforo inorgânico (Pi) no solo, o qual se encontra em concentrações da ordem de $2 \mu\text{M}$, enquanto nos tecidos vegetais está na faixa de 10 mM (MIMURA, 1999). O fósforo aumenta a eficiência do nitrogênio absorvido, o qual se une às cadeias carbonadas incrementando, assim, a formação de novos tecidos, conseqüentemente, elevando o índice de área foliar e a longevidade das folhas fotossinteticamente ativas, as quais, sob condições ambientais favoráveis, elevam a eficiência do uso da radiação solar, aumentando, portanto, o acúmulo de matéria seca (TAIZ; ZEIGER, 2004). Além disso, vale lembrar que parte do fósforo está imobilizada na biomassa microbiana do solo (RHEINHEIMER et al., 2008). É um dos nutrientes fundamental na formação e estabelecimento dos pastos, além de grande importância na nutrição animal.

Segundo Taiz e Zeiger (2009), dentre as principais funções que o potássio (K) desempenha nas plantas, destacam-se a regulação do potencial osmótico das células vegetais, ativação enzimática envolvidas na respiração e fotossíntese, no transporte de carboidratos, na síntese de proteínas, na expansão celular e no movimento estomático (MARSCHENER, 1995). No solo, esse elemento encontra-se presente em feldspato, mica ou argila mineral, sendo absorvido como íon K^+ . O potássio é o cátion em maior concentração nas plantas e é importante na absorção de nitrogênio, tornando-se limitante em sistemas com utilização intensiva de solos.

As adubações de manutenção fornecem quantidades suficientes de potássio para os sistemas de produção de forragens. Em sistemas de produção sob pastejo, as perdas de forragem devido ao processo de pastejo (folhas que são desfolhadas, mas não são consumidas, caindo no solo) resultam em retorno desse nutriente ao solo por meio da reciclagem de nutrientes. No entanto, o potássio é extraído em elevadas quantidades quando a forragem produzida é utilizada para corte, fenação ou ensilagem (ANDRADE et al, 1996). Nos solos brasileiros, em sua maioria, o teor de K presente é pequeno

e dificilmente fornece quantidade adequada para reposição desse nutriente extraído pelas plantas. Essas elevadas extrações, com conseqüente deficiência de potássio no solo, limitam a produtividade de forragem mesmo com fertilização nitrogenada, uma vez esse nutriente interfere diretamente na absorção de nitrogênio.

Outros nutrientes também são importantes na nutrição de plantas forrageiras, sendo tão necessários quanto os tratados nesse documento. Os nutrientes minerais entram regularmente na estrutura funcional “planta-microrganismos-solo” e, ao mesmo tempo, ocorre também uma perda contínua de nutrientes minerais por vários meios (LARCHER, 2000), como intemperismo e desfolhação e corte, respectivamente. Desse modo, faz-se necessário constante monitoramento das características de fertilidade do solo das pastagens para que os sistemas de produção de forragem empregados sejam sustentáveis.

Considerações Finais

Diante das informações apresentadas, fica claro que a produção de forragem é fortemente afetada pelas alterações do ambiente em que a mesma está inserida. Alterações na temperatura, disponibilidade de nutrientes, quantidade e qualidade de luz, disponibilidade de água e concentrações de CO₂ refletem respostas diferentes por diversas espécies de plantas.

Plantas em clima tropical são comumente submetidas a estresses térmicos por algum tempo, em geral, em temperaturas acima de 40°C, como no caso do cerrado, tendo o seu crescimento reduzido. Isto porque processos biológicos básicos como a fotossíntese e a respiração são, diretamente, afetados pela temperatura, porém de forma distinta (PIMENTEL, 1998).

Para a fotossíntese, com o aumento a partir de baixas temperaturas, há também um aumento da atividade fotossintética até a temperatura ótima da cultura (plantas C_3 , entre 20 e 30°C e plantas C_4 , de 30 a 35°C), decrescendo rapidamente após. Já a respiração aumenta com a temperatura, até o ponto em que as altas temperaturas causem injúrias nas membranas celulares e o aumento da respiração não produza mais um aumento no crescimento. As altas temperaturas vão causar inativação de enzimas e alteração na composição e fluidez das membranas celulares. A interrupção da atividade fotossintética pelas altas temperaturas ocorre antes que outros sintomas surjam, levando a crer que o efeito seja maior sobre a atividade das enzimas do aparato fotossintético, os fotossistemas (PIMENTEL, 1998).

A determinação da espécie ou cultivar de planta adequada para cada região se torna objeto essencial no planejamento de implantação de sistemas de produção de forragem, pois caso a escolha não seja adequada, o rendimento esperado pode não ser atingido. Desse modo, estudos da fisiologia da planta em diferentes condições de ambiente são essenciais, fornecendo subsídios para o planejamento adequado dos sistemas de produção.

Do mesmo modo que se busca otimizar as produções, deve-se refletir os aspectos sustentáveis. A busca por sistemas agrosilvipastoris vem aumentando e do ponto de vista do ambiente, o efeito da sombra muda toda a dinâmica da planta forrageira, proporcionando aumentos na área foliar específica, na quantidade de lignina, no alongamento de colmos e na diminuição das reservas. Novamente, ao implantar um sistema conjugado, deve-se conhecer a fisiologia de cada planta no sistema, considerando manejos adequados e respeitando os limites de rebrotação da população de plantas. Sistemas conjugados, normalmente em menor escala, garantem a diversificação das atividades, o que pode ser interessante do ponto de vista da sustentabilidade, porém não permitem a maximização produtiva, e conseqüentemente a maximização econômica de cada cultura. Nesse caso, o trabalho fica voltado ao manejo de ineficiências.

A busca atual pela elevação na eficiência no uso da água pode ser aplicada na produção agrícola e de forragem. Existe uma variedade de respostas de diferentes espécies em relação à irrigação e aos métodos e manejo da irrigação. Este fato indica que o sistema de irrigação implantado deve ser planejado com atenção, para que o dinheiro investido possa ser transformado em aumento de produção. O uso da irrigação em locais em que o fator limitante de produção é a água pode ser interessante, visto que reduções na estacionalidade da produção podem ser atingidas. Porém, o conhecimento das respostas fisiológicas das plantas como um todo deve ser bem conhecido, pois os fatores ambientais não atuam de maneira isolada, e sim num sistema dinâmico, interagindo entre si.

Atualmente, a agricultura de baixo carbono e também o comércio de créditos de carbono são interessantes aos agricultores e pecuaristas. Toda atividade que seja ambientalmente correta e rentável, é algo a se considerar no processo de produção. Sendo assim, o planejamento correto da atividade agropecuária vem se tornando ainda mais complexo, com diferentes estratégias e interações para que o produtor aumente sua lucratividade, exercendo uma atividade sustentável.

Referências Bibliográficas

AINSWORTH E.A.; ROGERS, A. **The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: Mechanisms and environmental interactions.** Plant, Cell & Environment, 30, 2007. p. 258-270.

ALCÂNTARA, P.B.; PEDRO, J.R.; DONZELLI, P.L. **Zoneamento edafoclimático de plantas forrageiras.** In: Simpósio sobre ecossistemas de pastagens 2. Jaboticabal, 1989. Anais. Jaboticabal: FUNEP, 1989, p. 1-16.

ANDRADE, J.B.; BENINTENDE, R.P.; FERRARI-JUNIOR, E.; et al. **Efeito das adubações nitrogenada e potássica na produção e composição da forragem de *Brachiaria ruziziensis***. Pesq. Agropec. Bras., Brasília, v. 31, n. 9, p. 617-620, set, 1996.

ANDRADE, C.M.S.; GARCIA, R.; COUTO, L. PEREIRA, O.G. **Transmissão de luz em sistemas silvipastoris com eucalipto**. Revista Árvore, v.26, n.1, 2002. p.19-23.

AZCÓN-BIETO, J. **Inhibition of photosynthesis by carbohydrates in wheat leaves**. Plant Physiology, v. 73, n. 3, p. 681-686, 1983.

BERRY, J.; BJÖRKMAN, O. **Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants**. Annual Review of Plant Physiology, v.31, 1980. p.491-543.

BLASING, T.J. **Recent Greenhouse Gas Concentrations**. Oak Ridge, Tennessee, 2010. Acesso em 21 de julho de 2014 http://cdiac.ornl.gov/pns/current_ghg.html.

CALBO, M.E.R.; MORAES, J.A.P.V. **Efeitos da deficiência de água em plantas de *Euterpe oleracea* (açai)**. Revista Brasileira de Botânica, v.23, 2000. p.225-230.

CASPER, C.; EICKMEIER, W.G.; OSMOND, C.B. **Changes of fluorescence and xanthophylls pigments during dehydration in the resurrection plant *Selaginella lepidophylla* in low and medium light intensities**. O ecologia, v.94, 1993. p.528-533.

CHABOT, B.F.; JURIK, T.W.; CHABOT, J.F. **Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis**. American Journal of Botany, New York, v. 66, 1979. p. 940-945.

CHAVES, M.M. **Effects of water deficits on carbon assimilation**. Journal of Experimental Botany, 42, 1991. p. 1-16.

CHAVES, M.M.; PEREIRA, J.S.; MAROCO, J.; RODRIGUES, M.L.; RICARDO, C.P.P.; OSÓRIO, M.L.; CARVALHO, I.; FARIA, T.; PINHEIRO, C. **How plants cope with water stress in the Field. Photosynthesis and growth.** Annals of Botany, 89, 2002. p. 907-916.

CHAPIN F.S. III; BLOOM A.J.; FIELD C.H. ; WARING R.H. **Interaction of environmental factors in the control of plant growth.** BioScience 37 49-57, 1987.

CLELAND W.W.; ANDREWS T.J.; GUTTERIDGE S.; HARTMAN E.C.; LORIMER G.H. **Mechanism of rubisco: the carbamate as general base.** Chem. Rev. v. 98, 1998. p. 549-561.

COOPER, J.P.; TAINTON, N.M. **Light and temperature requirements for the growth of tropical and temperate grasses.** Review article. Herbage Abstracts, v.38, 1968. p.167-176.

COOPER, J.P.; WILSON, D. **Variation in photosynthetic rate in *Lolium*.** In: INTERNATIONAL GRASSLANDS CONGRESS, 11. Surfers Paradise. Proceedings... Surfers Paradise: University of Queensland Press, 1970. p. 522-527.

DA SILVA, S.C. **Condições edafo-climáticas para a produção de *Panicum* sp.** In: PEIXOTO, A.M.; MOURA, J.C.; FARIA, V.P. SIMPÓSIO SOBRE MANEJO DA PASTAGEM, 12. Anais. Piracicaba: FEALQ, 1995. p.129-146.

DE LUCIA, E.H.; WHITEHEAD, D.; CLEARWATER, M.J. **The relative limitation of photosynthesis by mesophyll conductance in co-occurring species in a temperate rainforest dominated by the conifer *Dacrydium cupressinum*.** Functional Plant Biology, 30, 2003. p. 1197-1204.

EHLERINGER, J. R., AND O. BJÖRKMAN. 1977. **Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants: Dependence on temperature, CO₂ and O₂ concentration.** Plant Physiol, 1977, p. 5986-90.

EPRON D.; DREYER E. **Photosynthesis of oak leaves and water stress maintenance of high photochemical efficiency of photosystem II and occurrence of non-uniform CO₂ assimilation.** *Tree physiology*, 13, 1993. p. 107-117.

EPSTEIN, E.; BLOOM, A. J. **Mineral nutrition of plants: principles and perspectives.** Sunderland: Sinauer Associates, 2004. 400 p.

EVANS, H.J.; SORGER, G.J. **Role of mineral elements with emphasis on the univalent cations.** *Annual review of plant physiology*, v.17, p.47-76, 1966.

EVANS, J.R. **Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy.** I. Canopy characteristics. *Australian Journal of Plant Physiology*, Melbourne, v. 20, 1993. p. 55–67.

EVANS, J.R. **Carbon fixation profiles do reflect light absorption profiles in leaves.** *Australian Journal of Plant Physiology*, Melbourne, v. 22, 1995. p. 865–873.

FISHER, G.; SHAN, M.; VAN VELTHUIZEN, H.; NACHTERGAELE, F.O. **Global agro-ecological assessment for agriculture in the 21st century.** Laxenburg, Austria: IIASA and FAO, 2001. 119 p.

FONSECA, D. M.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; FAGUNDES, J. L. et al. **Formação e manejo de pastagens.** Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2000.

FOYER, C. H. **Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves.** *Plant Physiology and Biochemistry*, v. 26, n. 4, p. 483-492, 1988.

GARCEZ NETO, A. F.; NASCIMENTO JÚNIOR, D.; REGAZZI, A. J. et al. **Respostas morfológicas e estruturais de *Panicum maximum* cv. Mombaça sob diferentes níveis de adubação nitrogenada e alturas de corte.** *Revista Brasileira de Zootecnia*, v. 31, n. 5, p. 1890-1900, 2002.

GIVINISH, T.J. **Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective.** In: EVANS, J.R.; CAEMMERER, S. von; ADAMS III, W.W. (Ed.). Ecology of photosynthesis in sun shade. Melbourne: CSIRO, 1988. p. 63-92.

GOLDSCHMIDT, E. E.; HUBER, S. C. **Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars.** Plant Physiology, v. 99, n. 4, p. 1443-1448, 1992.

GRACE, J. **Environmental controls of gas exchange in tropical rainforests.** In: Press MC, Scholes JD, Barker, MG, eds. Physiological plant ecology. London, UK: British Ecological Society, 1999. p. 367 – 389.

HOGANSON C.W.; BABCOCK, G.T. **A metalloradical mechanism for the generation of oxygen from water in photosynthesis.** Science 277, 1997. p. 1953 –1956.

HOLFORD I.C.R. **Soil phosphorus: its measurement, and its uptake by plants.** Aust J Soil Res 35:227–239, 1997.

JONES, R.R. **Efecto del clima, el suelo, y el manejo del pastoreo em la producción y persistência del germoplasma forrajero tropical.** In: PALADINES, O., LASCANO, C. (Ed.). Germoplasma forrajero bajo pastoreo en pequeñas parcelas – Metodología de evaluación. Cali: CIAT, 1982. p. 11-31.

KERBAUY, G.B. **Fisiologia vegetal.** Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A, 2004. 472p.

KUBISKE, M.E.; ABRAMS M.D. **Ecophysiological analyses of woody species in contrasting temperate communities during wet and dry years.** Oecologia, 8, 1994. p. 303-312.

KUWAHARA, F. A.; SOUZA, G. M. **Fósforo como possível mitigador dos efeitos da deficiência hídrica sobre o crescimento e as trocas gasosas de *Brachiaria brizantha* cv. MG-5 Vitória.** Acta Scientiarum Agronomy, v. 31, n. 2, p. 261-267, 2009.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal.** Prado. São Carlos: Rima, 2000. 532 p.

LAW, B.E.; WILLIAMS, M.; ANTHONI, P.M.; BALDOCHI, D.D.; UNSWORTH, M.H. **Measuring and modeling seasonal variation of carbon dioxide and water vapour exchange of a *Pinus ponderosa* forest subject to soil water deficit.** Global Change Biology, 6, 2000. p. 613-630.

LECHNER, L.; PEREYRA-IRUJO, G.A.; GRANIER, C.; AGUIRREZÁBAL, L.A.N. **Rewatering plants after a long water-deficit treatment reveals that leaf epidermal cells retain their ability to expand after the leaf has apparently reached its final size.** Annals of Botany, v.101, 2008. p.1007-1015.

LIBERATO, M.A.R.; GONÇALVES, J.F.C.; CHEVREUIL, L.R.; NINA JUNIOR, A.R.; FERNANDES, A.V.; SANTOS JUNIOR, U.M. **Leaf water potential, gas exchange and chlorophyll a fluorescence in acariquara seedlings (*Minquartia guianensis* Aubl.) under water stress and recovery.** Brazilian Journal of Plant Physiology, v.18, 2006. p.315-323.

LIMA-JUNIOR, E.C.; ALVARENGA, A.A.; CASTRO, E.M.; VIEIRA, C.V.; OLIVEIRA, H.M. **Trocas gasosas, características das folhas e crescimento de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento.** Ciência Rural, vol. 35, n°5, Santa Maria, 2005. p. 1092 – 1097.

LONG, S.P. **Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations – has its importance been underestimated.** Plant, Cell and Environment, Oxford, v. 14, n.8, 1991. p. 729-739.

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

LONG S.P.; ZHU X.-G.; NAIDU S.L.; ORT D.R. **Can improvement in photosynthesis increase crop yields?** *Plant, Cell & Environment* 29, 2006. p. 315–330.

LOOMIS, R.S.; WILLIAMS, W.A. **Productivity and the morphology of crop stands: patterns with leaves.** In: EASTIN, J.D.; HASKINS, F.A.; SULLIVAN, C.Y.; VAN BAVEL, C.H.M. (Ed). *Physiological aspects of crop yield.* Madison: ASA/CSSA/SSA, 1969. p. 27-47.

LOOMIS, R.S.; CONNOR, D.J. **Crop ecology: productivity and management in agricultural systems.** Cambridge University Press, 1992. 538 p.

LOOMIS, R.S. **Optimization theory and crop improvement.** In: D.R. Buxton et al. (Ed.) *International crop science,* Madison: CSSA, 1993. p. 583–588.

LOOMIS; R.S.; AMTHOR J.S. **Yield Potential, Plant Assimilatory Capacity, and Metabolic Efficiencies.** *Crop Science,* Madison, v. 39, 1999. p. 1584-1596.

LOPES, R.S.; FONSECA, D.M.; OLIVEIRA, R.A.; ANDRADE, A.C.; NASCIMENTO-JUNIOR, D.; MASCARENHAS, A.G. **Efeito da irrigação e adubação na disponibilidade e composição bromatológica da massa seca de lâminas foliares de capim-elefante.** *R. Bras. Zootec.* vol.34 no.1, Viçosa Jan./Fev, 2005. p. 20 – 29.

LOPES, M. N.; CÂNDIDO, M. J. D.; POMPEU, R. C. F. F. et al. **Biomass components in Massai grass during establishment and regrowth under five nitrogen fertilization levels.** *Revista Brasileira de Zootecnia,* v. 40, n. 8, p. 1629-1637, 2011a.

LOPES, M. N.; LACERDA, C. F.; CÂNDIDO, M. J. D. et al. **Gas exchange in massai grass under five nitrogen fertilization levels during establishment and regrowth.** Revista Brasileira de Zootecnia, v. 40, n. 9, p. 1862-1869, 2011b.

LOPES, M. N.; POMPEU, R. C. F. F.; CÂNDIDO, M. J. D. et al. **Growth index in massai grass under different levels of nitrogen fertilization.** Revista Brasileira de Zootecnia, v. 40, n. 12, p. 2666-2672, 2011c.

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.

LÜTTGE, U.; KLUGE, M.; BAUER, G. **Les cytosomes.** In: Botanique: Traité fundamental. Lavoisier, Tec & Doc., Paris, France, 1996. p.137-145

MAJEROWICZ, N. **Fotossíntese.** Em: Kerbauy, G.B. Fisiologia Vegetal. Ed. Guanabara Coogan. Rio. RJ, 2004. p. 114-167.

MAKINO A.; MAE T.; OHIRA K. **Relation between nitrogen and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase in rice leaves from emergence through senescence.** Plant and Cell Physiology, 25. 1984. p. 429–437.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G.C.; OLIVEIRA, S.A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações.** Piracicaba: Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1989. 201p.

MARENCO, R.A.; LOPES, N.F. **Fisiologia Vegetal: Fotossíntese, respiração, relações hídricas e nutrição mineral.** Editora UFV. Viçosa, MG. 2005. 451pp.

MARSCHNER, H. **Mineral nutrition of higher plants.** San Diego: Academic Press, 1995. 889 p.

MARSHALL, D.H. C₄ **Photosynthesis: A Historical Overview**. C₄ Plant Biology. Academic Press, 1999. p. 17 – 40.

MARTIN B.; RUIZ-TORRES N.A. **Effects of water-deficit stress on photosynthesis, its components and component limitations, and on water use efficiency in wheat (*Triticum aestivum L.*)**. Plant Physiol. 100, 1992. p. 733–739.

MARTUSCELLO, J.A.; FONSECA, D.M.; JÚNIOR, D.N. et al. **Características morfogênicas e estruturais de capim-massai submetido a adubação nitrogenada e desfolhação**. Revista Brasileira de Zootecnia, v. 35, n. 3, p. 665-671, 2006.

MAZZANTI, A.; LEMAIRE, G.; GASTAL, F. **The effect nitrogen fertilization upon herbage production of tall fescue sward continuously grazed with sheep**. 1 – Herbage growth dynamics. Grass and forage Science, v. 49, p. 111-120, 1994.

McCREE, K.J.; AMTHOR, M.E. **Effects of diurnal variation in temperature on the carbon balances of white clover plants**. Crop Science 22, 1982. p. 822-827.

McCREE K.J.; SILSBURY, J.H. **Growth and maintenance requirements of subterranean clover**. Crop Science, 18. 1978. p. 13-18.

McWILLIAM, J.R. **Response of pastures plants to temperature**. In: WILSON, J.R. (Ed.) Plant relation in pastures. CSIRO, East Melbourne, Australia, 1978. p.17 – 34.

MIMURA, T. **Regulation of phosphate transport and homeostasis in plant cells**. International Review of Cytology, v.190, n.2, p.149-200, 1999.

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*, 53, 2012. p. 313-322.

NAKANO, H. et al. **Relationship between the suppression of photosynthesis and starch accumulation in the pod-removed bean.** *Australian Journal of Plant Physiology*, Victoria, v.27, p.167-173, 2000.

NAFZIGER, E. D.; KOLLER, H. R. **Influence of leaf starch concentration on CO₂ assimilation in soybean.** *Plant Physiology*, v. 57, n. 4, p. 560-563, 1976.

NELSON, D.J.; ASAY, K.H.; HORST, G.L. **Relationship of leaf photosynthesis to forage yield of tall fescue.** *Crop Science*, Madison, v. 15, 1975. p. 476-478.

NORMAN, M.J.T.; PEARSON, C.J.; SEARLE, P.G.E. **The ecology of tropical food crops.** Cambridge University Press. Cambridge, 1995, 444 p.

O'LEARY, J.W. **A critical evaluation of tissue-immersion methods for measurement of plant water potencial.** *Ohio Journal of Science*, v.70, 1970. p.34-38.

ORTOLANI, A.A.; CAMARGO, M.B.P. **Influência dos fatores climáticos na produção.** In: CASTRO, P.R.C.; FERREIRA, S.O.; YAMADA, T. (Ed.) *Ecofisiologia da produção agrícola.* Piracicaba: Associação Brasileira de Pesquisa de Potassa e do Fosfato, 1987, p.71 – 82.

PAUL, M. J.; PELLNY, T. K. **Carbon metabolite feedback regulation of leaf photosynthesis and development.** *Journal of Experimental Botany*, v. 54, n. 382, p. 539-547, 2003.

PIMENTEL, C. **Metabolismo de carbono na agricultura tropical.** Seropédica: Edur, 1998. 150p.

POLJAKOFF-MAYBER, A.; LERNER, H.R. **Plants in saline environments.** In: Handbook of plant and crop stress. Pessarakli, M. (ed.). Marcel Dekker. New York, 1994. p. 65-96.

POMPEU, R. C.F.F.; CÂNDIDO, M.J.D.; LOPES, M.N. et al. **Características morfofisiológicas do capim-aruana sob diferentes doses de nitrogênio.** Revista Brasileira de Saúde e Produção Animal, v. 11, n. 4, p. 1187-1210, 2010.

PONS, T.L.; PEARCY, R.W. **Nitrogen reallocation and photosynthetic acclimation in response to partial shading in soybean plants.** Physiologia Plantarum, Kobenhavn, v. 92, 1994. p. 636-644.

RAIJ, B. van. **Fertilidade do solo e adubação.** Piracicaba: Agronômica Ceres, Associação Brasileira para a Pesquisa da Potassa e do Fosfato, 1991. 343p.

REICHARDT, K.; TIMM, L.C. **Solo, Planta e Atmosfera: conceitos, processos e aplicações.** São Paulo: Editora Manole, 2004. 478p.

RHEINHEIMER, D.S.; MATINAZZO, R.; GATIBONI, L.C.; KAMINSKI, J.; SILVA, L.S. **Amplitude no fósforo microbiano em um Argissolo em pastagem nativa submetida à roçada e à introdução de espécies forrageiras com fertilização fosfatada em diferentes épocas.** Acta Scientiarum. Agronomy, v. 30, n. 4, p. 561-567, 2008.

ROCHA, G.L. **Ecosistemas de pastagens: aspectos dinâmicos.** Sociedade Brasileira de Zootecnia. Piracicaba: FEALQ, 1991. 391p.

ROGERS, H.H.; RUNION, G.B.; PRIOR, S.A.; TORBERT, H.A. **Response of plants to elevated atmospheric CO₂: Root Growth, mineral nutrition an soil carbon.** Carbon Dioxide and Environmental Stress, 8, 1999. p. 215-244.

SAGE, R.F.; SHARKEY, T.D. **The effect of temperature on the occurrence of O₂ and CO₂ intensive photosynthesis in field grown plants.** In: Plant Physiol. Chapter: 84, 1987. p. 658-664.

SAGE R.F. **The evolution of C₄ photosynthesis.** New Phytologist 161, 2004. p. 341-370.

SALISBURY, F.B.; ROSS, C.W. **Plant Physiology.** 3ª Edição. Belmont, Wadsworth Publishing Company, 1985. 540 p.

SANTOS JÚNIOR, J.D.G.; MONTEIRO, F.A.; JUNIOR, J.L. **Análise de Crescimento do Capim-Marandu Submetido a Doses de Nitrogênio.** Revista Brasileira de Zootecnia, v. 33, n. 6, p. 1985-1991, 2004.

SCHUMAN, L.M. Mineral Nutrition. In: WILKINSON, R. E. (Ed). Plant-environment interactions. New York: M. Dekker, 1994. p. 149-182.

SIEDOW J.N.; DAY D.A. **Respiration and photorespiration.** In *Biochemistry and Molecular Biology of Plants* (eds B.B. Buchanan, W. Gruissem & R.L. Jones), 2000. p. 676-728. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD, USA.

SILVA, E.C.; NOGUEIRA, R.J.M.C.; AZEVEDO NETO, A.D.; SANTOS, V.F. **Comportamento estomático e potencial da água da folha em três espécies lenhosas cultivadas sob estresse hídrico.** Acta Botanica Brasílica, v.17, 2003. p.231-246.

SINCLAIR, T.R.; MISLEVY, P.; RAY, J.D. **Short photoperiod inhibits winter growth of subtropical grasses.** Planta, New York, v. 213, 2001. p. 488-491.

SPREITZER, R.J. **Questions about the complexity of chloroplast ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase.** *Photosynthesis Research* 60, 1999. p. 29-42.

STRYER, L.; BERG, J.M.; TYMOCZKO, J.L. **Bioquímica. Capítulo 20: O Ciclo de Calvin e a Via Pentose Fosfato.** Ed. Guanabara Koogan S.A., 2004. p. 576-598.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal.** Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p. TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal.** Porto Alegre: Artmed, 2009. 819 p.

TARDIEU, F.; DAVIES W.J. **Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status.** Plant physiology, 98: 1992. p. 540-545.

TISDALE, S.L.; NELSON, W.L.; BEATON, J.D.; HAVLIN, J.L. **Soil fertility and fertilizers.** 5th edition. Macmillan Publishing Co., NY. 1993. 634 p.

TURNER, N.C. **Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status.** Plant and Soil, v.58, 1981. p.339-366.

WILSON, K.B.; BALDOCCHI, D.D.; HANSON, P.J. **Leaf age affects the seasonal pattern of photosynthetic capacity and net ecosystem exchange of carbon in a deciduous forest.** Plant Cell and Environment, 2001. 24: 571-583.

Embrapa

Pesca e Aquicultura

Ministério da
**Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

GOVERNO FEDERAL
BRASIL
PAIS RICO É PAIS SEM POBREZA