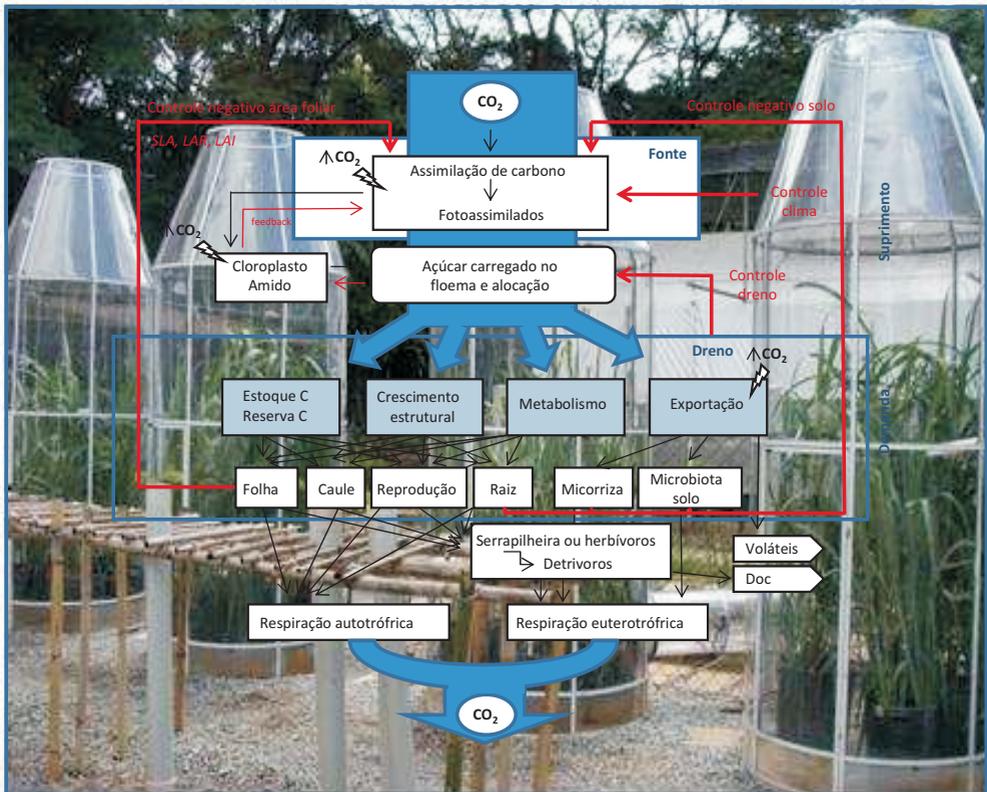


Efeito do Aumento de CO₂ e de Estresses Abióticos em Milho e Sorgo



***Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento***

Documentos 121

Efeito do Aumento de CO₂ e de Estresses Abióticos em Milho e Sorgo

Sylvia Morais de Sousa
Amanda Pereira de Souza

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Milho e Sorgo

Rod. MG 424 Km 45
Caixa Postal 151
CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG
Fone: (31) 3027-1100
Fax: (31) 3027-1188
Home page: www.cnpms.embrapa.br
E-mail: sac@cnpms.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Antônio Carlos de Oliveira
Secretário-Executivo: Elena Charlotte Landau
Membros: Flávio Dessaune Tardin, Eliane Aparecida Gomes, Paulo Afonso Viana, João Herbert Moreira Viana, Guilherme Ferreira Viana e Rosângela Lacerda de Castro

Supervisão editorial: Adriana Noce
Revisão de texto: Antonio Claudio da Silva Barros
Normalização bibliográfica: Rosângela Lacerda de Castro
Tratamento de ilustrações: Tânia Mara Assunção Barbosa
Editoração eletrônica: Tânia Mara Assunção Barbosa
Foto(s) da capa: Sylvia Morais de Sousa

1ª edição

1ª impressão (2011): on line

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 Milho e Sorgo**

Sousa, Sylvia Morais de.

Efeito do aumento de CO₂ e de estresses abióticos em milho e sorgo / Sylvia Morais de Sousa, Amanda Pereira de Souza. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2011.

30 p. : il. -- (Documentos / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1518-4277; 121).

1. Planta - dano. 2. Dióxido de carbono. 3. Efeito estufa. I. Souza, Amanda Pereira de. II. Título. III. Série.

CDD 632.1 (21. ed.)

© Embrapa 2011

Autores

Sylvia Morais de Sousa

Bióloga, Ph.D., Pesquisadora em Biologia Molecular da Embrapa Milho e Sorgo, Rod. MG 425 km 65, Cx. Postal 151. 35701-970, Sete Lagoas, MG, smsousa@cnpms.embrapa.br

Amanda Pereira de Souza

Bióloga, Ph.D., Pós-doutoranda do Laboratório de Fisiologia Ecológica de Plantas (LAFIECO), Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP, amanda.psouza@usp.br

Apresentação

O aumento da concentração do CO₂ atmosférico deverá ter um impacto nas plantas cultivadas, especialmente quando este for combinado com estresses abióticos. Apesar de plantas C₄, como o milho e sorgo, sofrerem um menor impacto na presença de elevado CO₂ atmosférico é importante conhecer as alterações que podem ocorrer no metabolismo das plantas, uma vez que essas têm se mostrado benéficas no sentido de manter ou aumentar a produtividade das espécies estudadas até o momento.

Esta publicação tem como objetivo informar sobre o cenário atual do aumento da concentração de CO₂ atmosférico, bem como o efeito desse aumento nas plantas e sua interação com alguns estresses abióticos, como a seca e o uso de nitrogênio em milho e sorgo.

Antonio Alvaro Corsetti Purcino

Chefe Geral

Embrapa Milho e Sorgo

Sumário

Introdução	9
Histórico da concentração de CO₂	10
Efeito do aumento de CO₂ nas plantas	12
Métodos de análise da influência do alto CO₂	15
Conclusão	23
Referências	23

Efeito do Aumento de CO₂ e de Estresses Abióticos em Milho e Sorgo

Sylvia Morais de Sousa

Amanda Pereira de Souza

Introdução

A agricultura brasileira hoje já sofre alguns efeitos decorrentes das Mudanças Climáticas Globais. Essas mudanças são decorrentes principalmente da emissão de gases do efeito estufa (GEE), tais como metano (CH₄), óxidos nitrosos (NO_x), clorofluorcarbonos (CFCs), vapor d'água e dióxido de carbono (CO₂) (SAMPAIO et al., 2008). No entanto, o CO₂ é considerado o principal gás responsável por alterar a composição química da atmosfera devido à quantidade com que é emitido pelo homem (BERNSTEIN et al., 2007).

Especula-se que a ação antrópica sobre o clima do planeta devido à emissão de gases do efeito estufa ocorra desde 8.000 a 6.000 anos atrás (RUDDIMAN, 2003), mas foi após a Revolução Industrial que a emissão, principalmente de CO₂, foi intensificada. A concentração de CO₂ na atmosfera aumentou de 270 μL.L⁻¹ do período pré-industrial para mais de 390 μL.L⁻¹ no período atual (NOAA, 2011). Além disso, diversos modelos sugerem que a concentração desse gás deva chegar de 530 a 970 μL.L⁻¹ até o final deste século (PRINS et al., 2011). Dentre as consequências esperadas devido ao aumento do CO₂, as que estão relacionadas com a segurança

de alimentos e segurança energética se destacam devido à sua importância em nível mundial. Ambas estão associadas ao impacto que o aumento da concentração de CO₂ e mudanças no clima irão ter na produtividade de plantas de metabolismo fotossintético C₄, como por exemplo, a cana-de-açúcar, o milho e o sorgo.

As plantas C₄ contribuem com aproximadamente 18% da produtividade primária global (EHLERINGER al., 1997) sendo que no ano de 2006 foram responsáveis por 40% do total de grãos colhidos no mundo (USDA, 2006). Além disso, a busca por fontes de energia renovável devido a incentivos governamentais para a redução da emissão de CO₂ e a redução na disponibilidade de combustíveis fósseis, tem colocado as plantas C₄ em destaque por serem fontes primárias importantes na produção de bioenergia.

Com o intuito de verificar quais os tipos de respostas que o elevado CO₂, associado ou não a outros estresses abióticos, promove em plantas C₄, diversos estudos têm sido realizados. Todavia, existe uma grande variação de resposta entre as espécies C₄ e eventos de sinalização ainda são pouco compreendidos (LONG et al., 2006). Dentre respostas observadas quando plantas C₄ são cultivadas em elevado CO₂ estão variações na condutância estomática, aumento da taxa fotossintética e aumento de biomassa, ainda que estas respostas possam estar relacionadas às condições de cultivo.

Neste documento será apresentado o cenário atual do aumento do CO₂ atmosférico, bem como o efeito desse aumento nas plantas e sua interação com alguns estresses abióticos, como seca e uso de nitrogênio em milho e sorgo.

Histórico da concentração de CO₂ e sua relação com as mudanças no clima

As mudanças do clima da Terra sempre ocorreram devido a

ciclos naturais de aquecimento e resfriamento da superfície do planeta, influenciados por diversos fatores, tais como: a deriva dos continentes, erupções vulcânicas, fenômenos naturais (furacões, tempestades violentas, El Niño, La Niña), variações de radiação solar e variações nos padrões de órbita terrestre (ciclos de Milankovitch) (SAMPAIO et al., 2008). No entanto, é indubitável que atividades humanas também têm influenciado fortemente essas mudanças no clima (IPCC, 2011). Os principais componentes antrópicos envolvidos com as mudanças no clima do planeta e que afetam diretamente a biota terrestre são: (1) mudanças no uso do solo, (2) desmatamento e (3) alteração da composição química da atmosfera, com aumento da concentração de compostos como CO₂, CH₄ e NO_x.

O CO₂ sempre foi um importante componente da atmosfera ao longo dos períodos geológicos e sua relação com a temperatura do planeta é indiscutível. Durante o período Siluriano, quando a vida terrestre começou a ser conquistada, houve uma redução acentuada e rápida de CO₂ na atmosfera, com redução na temperatura da superfície terrestre (BERNER, 1990). O segundo período de depleção do CO₂ atmosférico ocorreu durante o Devoniano-Carbonífero (cerca de 300 milhões de anos atrás), quando houve explosão da vida terrestre. Ao longo desse Período, a concentração de CO₂ foi reduzida e deu sequência à glaciação do Permiano. Durante a maior parte do Mesozoico (período quente), a concentração de CO₂ foi muito mais alta do que hoje, mas reduziu dramaticamente pela terceira vez durante o Pleistoceno (PAGANI et al., 2005). Após o último período glacial, a atmosfera terrestre se aqueceu e a concentração de CO₂ na atmosfera atingiu cerca de 280ppm. De acordo com dados coletados de testemunhos de gelo antártico, foi essa a maior concentração observada nos últimos 650.000 anos. Dessa forma, a maioria das espécies que estão dominando a biosfera atual evoluiu sob essa concentração de CO₂. Portanto, a contribuição antrópica para o enriquecimento

de CO₂ atmosférico, que se intensificou após a Revolução Industrial no século XVIII, vem como uma experiência bastante nova para a vida terrestre e a concentração média atual de 394ppm (NOAA, 2011) excede o observado desde o final do Pleistoceno (PEARSON; PALMER, 2000; CROWLEY; BERNER, 2001).

Efeito do aumento de CO₂ nas plantas

O aumento de CO₂ atmosférico pode afetar os processos biológicos em diferentes níveis de organização (MOONEY et al., 1999), sendo que os controles fisiológicos e ecológicos vêm sendo estudados há mais tempo (WARD; STRAIN, 1999). Um dos processos fisiológicos vegetais que sofre alteração quando as plantas são expostas a elevadas concentrações de CO₂, é a fotossíntese.

A fotossíntese consiste em dois processos de reações acoplados: (1) reações fotoquímicas, que compreendem a absorção de luz e o transporte de elétrons e (2) reações bioquímicas, que incluem a captação do gás carbônico e a formação de compostos que encadeiam os átomos de carbono, formando os carboidratos que serão utilizados pela planta. Os dois processos são altamente regulados e funcionam em conjunto, sendo que a energia produzida pelas reações fotoquímicas (NADPH e ATP) é utilizada durante o ciclo de fixação de carbono ou Ciclo de Calvin no cloroplasto. Dependendo de como o carbono é fixado, as plantas podem ser divididas em plantas com metabolismo fotossintético C₃, C₄ ou CAM. No primeiro deles, a via tem início com um composto de 3 carbonos (ácido 3 fosfoglicérico - PGA) e por isto é chamada de via C₃. Em plantas C₄, há um sistema complementar que permite à folha o armazenamento de ácidos com 4 carbonos antes destes serem captados pela enzima Rubisco. Neste caso há uma mudança morfológica importante, que é a existência da bainha vascular, uma camada adicional de células que envolve os feixes vasculares

permitindo que a concentração de CO₂ no sítio catalítico da enzima Rubisco seja em torno de dez vezes maior do que nas outras células. Uma das vantagens deste sistema é que as taxas de absorção de CO₂, ou seja, taxas de fotossíntese são mais altas, uma vez que a enzima trabalha perto do ponto de saturação. Por outro lado, essa alta eficiência fotossintética, coloca em dúvida se as plantas com mecanismo fotossintético C₄ são capazes de responder ao aumento do CO₂ na atmosfera. De fato, diversos experimentos mostraram que não houve diferenças significativas quando plantas C₄ foram submetidas apenas ao tratamento com elevado CO₂, sendo necessária a presença de outro tipo de estresse (AINSWORTH; LONG, 2005; LEAKEY et al., 2006; LEAKEY, 2009).

Os carboidratos provenientes do processo fotossintético também sofrem alterações uma vez que mais carbono entra nas plantas quando as folhas são expostas a níveis mais elevados de CO₂. Dentro das plantas, o carbono assimilado pode ser processado de diversas maneiras (Figura 1), sendo que o aumento do crescimento e da produtividade é o resultado normalmente observado, ainda que a relação entre a taxa de fotossíntese e o crescimento não seja diretamente proporcional (NOWAK et al., 2004). O crescimento é controlado de acordo com o plano morfo genético, o estágio de desenvolvimento e a disponibilidade de outros recursos (água, luz, nutrientes do solo), além do carbono. O fornecimento desses recursos define para que órgão o carbono será alocado e, além disso, esses órgãos são capazes de criar suas próprias demandas (Figura 1). A presença de simbiotes, como fungos micorrízicos, também é importante para direcionar a demanda destes fotoassimilados. Estudos mostram que o cultivo em elevado CO₂ pode aumentar em média 46% a biomassa de plantas C₃ e em 12% a de plantas C₄ (POORTER; NAVAS, 2003).

Destino do carbono nas plantas

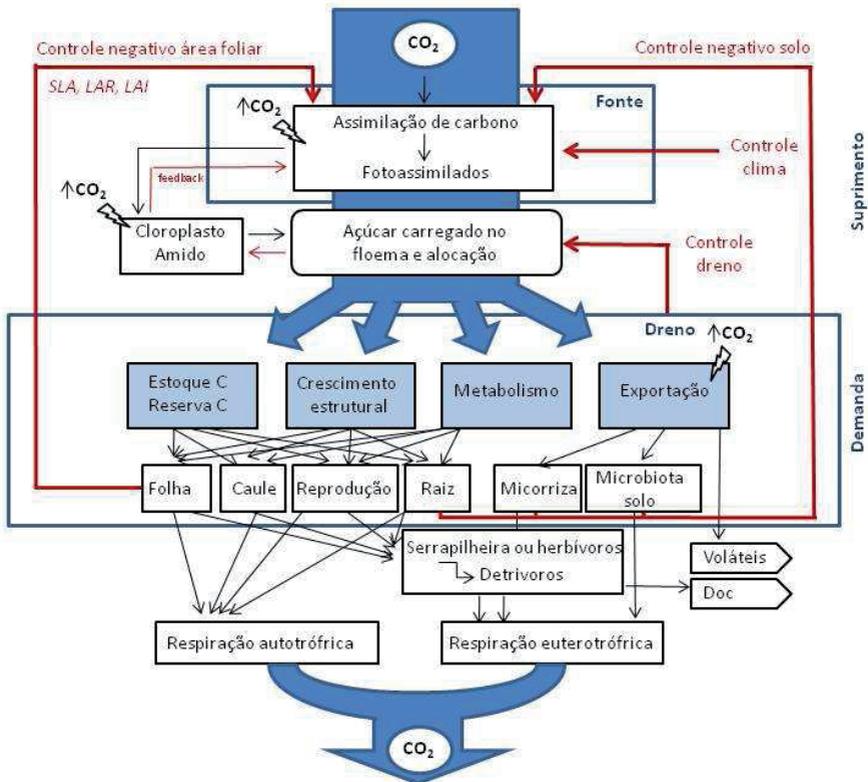


Figura 1. O destino do carbono nas plantas. Representação esquemática da absorção, alocação e exportação de carbono, com exemplos de respostas do controle negativo. Adaptado de Körner (2006).

As mudanças no metabolismo de carboidratos devido ao cultivo em elevado CO₂ interferem também na sinalização do qual estes açúcares participam. O aumento de carboidratos não estruturais em folhas de plantas crescidas sob alto CO₂ é considerado uma resposta universal, que independe de qualquer outro fator que possa estar associado a esta condição (KÖRNER, 1995). De

forma geral, plantas podem responder ao aumento no nível de carboidratos foliares de três maneiras: (1) diminuindo a taxa fotossintética, (2) aumentando a capacidade de estoque temporário em folhas, caule e drenos já existentes ou (3) pela formação de novos drenos (STITT, 1991).

A glicose e a frutose inibem o processo fotossintético por meio da repressão de genes envolvidos na fotossíntese, ao mesmo tempo em que promovem a expressão de genes de estoque e utilização de carboidratos (CHENG et al., 1998). A fotossíntese também pode ser inibida pelo acúmulo de amido nos cloroplastos, que ocasiona uma deformação e/ou ruptura nas membranas desta organela (STITT, 1991). As respostas associadas aos drenos (existentes ou novos) dependem, como já discutido anteriormente, de fatores genéticos e ambientais. O aumento da força do dreno, ou seja, do crescimento das plantas, facilita o transporte de açúcares da folha para os outros órgãos, impedindo que estes fiquem acumulados na folha, reprimindo a fotossíntese. Desta forma, em condições onde há um aumento da produção de fotoassimilados, a taxa de fotossíntese só será mantida se houver demanda destes carboidratos pelo dreno.

Metodologias para o estudo de plantas em alto CO₂

As duas técnicas mais utilizadas para o estudo de plantas em elevado CO₂ são as câmaras de topo aberto (OTCs – *Open top chambers*) e o FACE (*Free Air Carbon Enrichment*).

FACE (*Free Air Carbon Enrichment*) é uma tecnologia capaz de modificar o ambiente de modo a simular realisticamente as futuras concentrações CO₂ em torno das plantas. Ao contrário de câmaras de crescimento e casa de vegetação, os experimentos com FACE não precisam de contenção. É possível utilizar esse tipo de design para estudar as plantas em condições naturais de

temperatura, precipitação, polinização, vento, umidade e luz solar. Além disso, em teoria, o tamanho da planta e as condições de crescimento não devem ser fatores limitantes, apesar de o sistema ter que ser projetado considerando o tamanho da planta a longo prazo. Os dados de FACE representam as respostas da planta e do ecossistema à concentração atmosférica de CO₂ de um modo natural que possivelmente pode ocorrer no próximo século.

Um exemplo de experimento tipo FACE é o desenvolvido pela rede de pesquisa do DOE (Department of Energy) dos Estados Unidos (<http://public.ornl.gov/face/index.shtml>), o qual utilizou o sistema desenhado pelo grupo de FACE do “Brookhaven National Laboratory”. Este sistema consiste resumidamente de um tanque de CO₂, vaporizadores, um ventilador de alto volume, uma tubulação larga para distribuição de ar, tubos de ventilação vertical para emissão de CO₂ nas áreas de exposição, sensores para medir a velocidade do vento, direção do vento e a concentração de CO₂ e, finalmente, um sistema de controle por computador para regular e monitorar a liberação de CO₂. A direção do vento, velocidade do vento e concentração de CO₂ são medidos por sensores que ficam no centro de cada anel (HENDREY et al., 1993; LEWIN et al., 1994) (Figura 2).

Open top chambers (OTCs) ou câmaras de topo aberto (Figura 3) são amplamente utilizadas para estudar os efeitos do elevado CO₂ e outros gases atmosféricos sobre a vegetação. Elas são caixas de plástico, com topo aberto, construídas em uma estrutura de alumínio coberta por painéis de filme plástico de polivinil cloreto. O ar é puxado para o fundo da câmara, enriquecido com CO₂, e em seguida, difundido através do topo aberto da câmara. A construção tem relativo baixo custo e baixa manutenção, porém não são recomendadas para plantas de grande porte (LEADLEY; DRAKE, 1993; DRAKE et al., 1989).

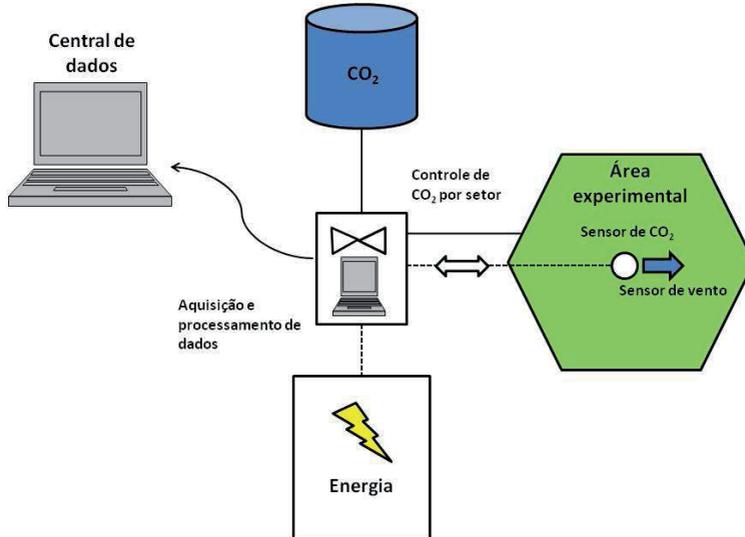


Figura 2. Esquema de um experimento de FACE. Adaptado de Norton et al. (2008).



Figura 3. Câmaras de topo aberto do Laboratório de Fisiologia Ecológica de Plantas (LAFIECO), no Instituto de Biociências da USP, São Paulo - SP.

Efeitos do alto CO₂ e estresses abióticos em milho e sorgo

Como discutido anteriormente, o milho e o sorgo, por serem plantas com metabolismo fotossintético C₄, não apresentam alterações significativas em crescimento e fotossíntese quando crescidas somente em elevado CO₂. Os efeitos do alto CO₂ em plantas C₄ tornam-se mais evidentes quando existe o acoplamento de outro estresse. Estudos mostrando o acoplamento de estresses abióticos e elevado CO₂ em C₄ normalmente se restringem a estudos de déficit hídrico e deficiência em nitrogênio, não verificando a resposta de outros fatores que também podem influenciar no desempenho das plantas. A carência nutricional, em geral, promove uma redução da taxa de crescimento e na produtividade das plantas. Se admitirmos o benefício que o CO₂ pode promover no crescimento e na produtividade quando acoplado a algum outro estresse, tornam-se valiosos os estudos que consideram esta interação.

Mudanças no metabolismo de carboidrato da parte aérea ocorrem rapidamente em resposta à deficiência de nutrientes, e apesar de não se saber o quão rápido elas são sinalizadas para a raiz, alterações no fornecimento de sacarose precedem as respostas transcricionais e morfológicas em resposta a falta de P (Figura 4). A sacarose pode funcionar não somente como fonte de carbono, mas também como sinalizador (CHIOU; BUSH, 1998; SMEEKENS, 2000; ROLLAND

et al., 2002; KOCH, 2004). Os açúcares em plantas são derivados da fotossíntese, e agem como substratos para o metabolismo de energia e a biossíntese de carboidratos complexos, suprindo os tecidos de depósito com os recursos necessários para o crescimento e desenvolvimento das plantas (HAMMOND; WHITE, 2008). Além disso, os açúcares podem agir como mensageiros secundários, com a habilidade de regular o crescimento da planta e a resposta a estresses bióticos e abióticos. As redes de sinalização têm habilidade de regular diretamente a expressão de genes e interagir com outras redes de sinalização (MULLER et al., 2006). Embora pouquíssimos estudos de carência nutricional em elevado CO₂ tenham sido realizados com plantas C₄, é conhecido que plantas crescidas com baixa quantidade de nutrientes são beneficiadas em condições de alto CO₂ (HOFFMANN et al., 2000; SIGURDSSON et al., 2001).

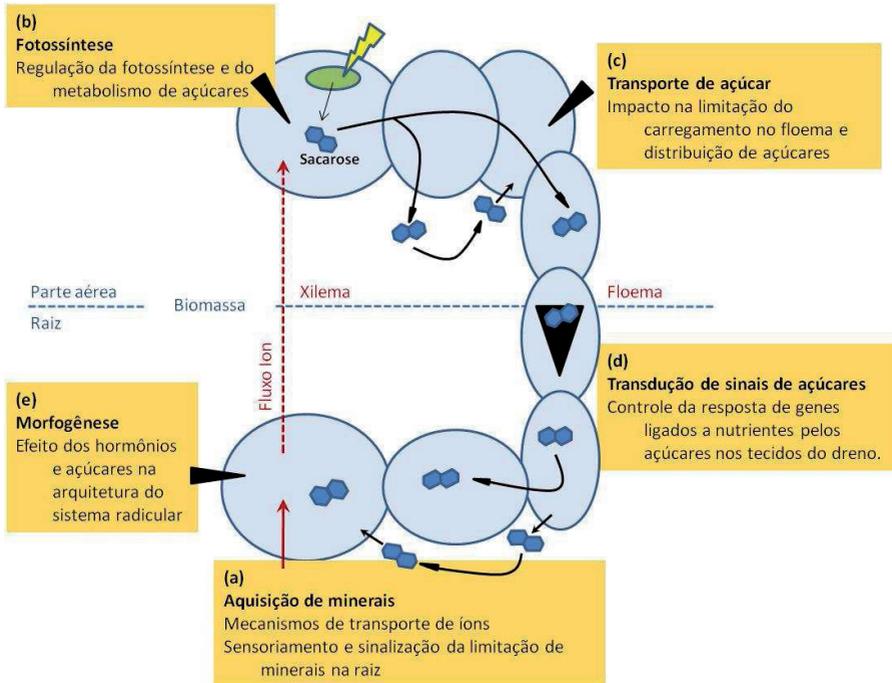


Figura 4. Modelo de resposta das plantas à deficiência de nutrientes (P) através da distribuição de biomassa para os órgãos específicos. (a) A raiz é dedicada à aquisição de nutrientes minerais e é o primeiro órgão a sentir e a sinalizar a escassez do nutriente. A sinalização entre raiz e parte aérea é estabelecida através do xilema e floema. (b) A deficiência de P induz o acúmulo de açúcares nas folhas, afetando a fotossíntese e o metabolismo do açúcar. (c) Do ponto de síntese, a sacarose é carregada por via simplástica ou apoplástica. Após a deficiência de P, o particionamento de carbono favorece o crescimento da raiz, em detrimento da parte aérea. (d, e) A descarga do floema em células do dreno pode ocorrer de forma simplástica ou através de transportadores de efluxo. Postula-se que o fluxo de açúcares para o dreno é fundamental para respostas às deficiências minerais. Açúcares regulam genes responsivos a nutrientes nos drenos e modificam a morfologia da raiz em conjunto com as mudanças nas concentrações de hormônios. Figura adaptada de Hermans et al. (2006).

Estudos anteriores de milho e de outras plantas submetidas a ambientes com o dobro de CO₂ da condição ambiente mostraram que os efeitos no aumento da biomassa foram desde nenhum estímulo (HUNT et al., 1991), a 3-6% (MORISON; GIFFORD, 1984; ZISKA; BUNCE, 1997), a 20%-36% (WONG, 1979; CARLSON; BAZZAZ, 1980; MORISON; GIFFORD, 1984) e até a 50% (ROGERS; DAHLMAN, 1993).

Dois estudos com plântulas de milho apresentaram alteração na morfologia radicular, aumento da parte aérea e maior eficiência do uso de água sob alto CO₂ (WHIPPS, 1985; MAROCO et al., 1999). Um dos estudos que levou em consideração apenas o aumento de CO₂ mostrou que plantas de milho com 14 e 28 dias de tratamento apresentaram aumento na taxa de crescimento, sendo que a taxa de crescimento relativo da raiz foi mais afetada do que a da parte aérea (WHIPPS, 1985). É importante notar que as condições do experimento, em potes, podem ter levado as plantas a sofrerem estresse hídrico e conseqüentemente apresentarem um aumento na proporção raiz:parte aérea e uma redução da condutância dos estômatos, o que levou as plantas em alto CO₂ a manterem um maior crescimento e conseqüentemente um melhor aproveitamento hídrico. Plantas de milho com 30 dias de tratamento, com alta luminosidade e sob três vezes mais CO₂ do que a condição ambiente, tiveram um aumento na biomassa, na superfície foliar, maior saturação das taxas de luminosidade, menor condutância de estômato e maior eficiência do uso de água. Além disso, as plantas apresentaram menor eficiência de carboxilação, menor conteúdo de proteína nas folhas, aumento da atividade de frutose 1,6-bifosfato e ADP-glicose pirofosforilase. Este estudo mostrou que o milho pode se beneficiar do elevado CO₂ através da capacidade de aclimatação de algumas enzimas envolvidas na fotossíntese (MAROCO et al., 1999).

Outro estudo analisou plantas de milho não apenas em alto CO₂, mas também considerou o tipo de fonte de N utilizada. O resultado

mostrou que a fotoassimilação de nitrato (NH₄⁺) aumentou a fotossíntese de plantas de milho e que ao contrário do que acontece com plantas C₃, o aumento do CO₂ não inibiu o fotoassimilação do NO₃⁻ (COUSINS; BLOOM, 2003). Markelz et al. (2011) mostraram que o efeito da seca é exacerbado pela falta de N e reduzido pelo excesso de CO₂ em experimentos com plantas de milho crescidas em condições de FACE (385 e 550 ppm). Já Leakey et al. (2006), mostraram haver, em condições semelhantes às anteriores, alterações de fotossíntese, biomassa e produtividade apenas em condição de seca e alto CO₂, enquanto que a condutância foi menor e a umidade dos solos maior independente de haver ou não estresse hídrico, considerando condições de alto CO₂. Foi demonstrado também em outro estudo que plantas de milho após 8 semanas de cultivo em alto CO₂ tiveram diferenças nas taxas de transpiração da folha, metabolismo de carboidratos e acúmulo de carbonil-proteína ainda que não tenham sido observadas alterações na fotossíntese, fotorrespiração, C/N na folha ou no conteúdo de antocianina e que as respostas das plantas de milho ao alto CO₂ variaram de acordo com a folha analisada (PRINS et al., 2011). Podemos concluir que estudos com milho crescido em alto CO₂ tem efeito variado no crescimento da planta, e essas diferenças dependem do genótipo utilizado, do tempo do tratamento, da intensidade de luz, temperatura, status nutricional, da água e de outros fatores. Plantas de sorgo crescidas em alto CO₂ em experimentos de FACE tiveram a eficiência de uso hídrico aumentada tanto em condição de seca quanto de irrigação, além de apresentarem aumento na biomassa e redução da evapotranspiração (CONLEY et al., 2001; WALL et al., 2001). Outro experimento em sorgo mostrou que além de uma maior retenção hídrica, houve aumento no comprimento das hifas das micorrizas em condição de alto CO₂ (RILLING et al., 2001). Experimentos de sorgo crescidos em vaso mostraram que há uma menor eficiência da carboxilação e da taxa de saturação de fotossíntese em plantas

crescidas em alto CO₂, acompanhada de uma redução do conteúdo de fosfoenolpiruvato carboxilase nas folhas (WATLING et al., 2000). Além disso, plantas de sorgo crescidas em “rhizotrons” sob alto CO₂ apresentaram uma maior quantidade de raízes em todas as camadas do solo (CHAUDHURI et al., 1986).

Conclusão

O cultivo de plantas C₄ em elevado CO₂ especialmente quando combinados a estresses abióticos, como seca e deficiência de nitrogênio, proporciona alterações no metabolismo da planta e geralmente se mostram benéficas no sentido de manter ou aumentar a produtividade das espécies estudadas até o momento. No entanto, para uma melhor compreensão dos mecanismos de ação envolvidos com esta resposta são necessários estudos mais aprofundados que considerem a visão de diferentes níveis organizacionais.

Referências

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

BERNSTEIN, L.; BOSCH, P.; CANZIANI, O.; CHEN, Z. **Summary for olicymakers**. Cambridge: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007. Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

BERNER, R. A. Atmospheric carbon dioxide levels over phanerozoic time. **Science**, Washington, v. 249, n. 4975, p. 1382-1386, 1990.

CARLSON, R.; BAZZAZ, F. The effects of elevated CO₂ concentrations on growth, photosynthesis, transpiration and

water use efficiency of plants. In: SINGH, J.; DEEPAK, A. (Ed.).

Environmental and climatic impact of coal utilization. New York: Academic Press, 1980. p. 609-623.

CHAUDHURI, U. N.; BURNETT, R. B.; KIRKHAM, M. B.; KANEMASU, E. T. Effect of carbon dioxide on sorghum yield, root growth, and water use. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 37, p. 109-122, 1986.

CHENG, S. H.; MOORE, B. D.; SEEMANN, J. R. Effect on short and long term elevated CO₂ on the expression of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase genes and carbohydrate accumulation in leaves of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heyhn. **Plant Physiology**, Washington, v. 116, p. 715-723, 1998.

CHIOU, T. J.; BUSH, D. R. Sucrose is a signal molecule in assimilate partitioning. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 95, p. 4784-4788, 1998.

CONLEY, M. M.; KIMBALL, B. A.; BROOKS, T. J.; PINTER JR., P. J.; HUNSAKER, D. J.; WALL, G. W.; ADAM, N. R.; LAMORTE, R. L.; MATTHIAS, A. D.; THOMPSON, T. L.; LEAVITT, S. W.; OTTMAN, M. J.; COUSINS, A. B.; TRIGGS, J. M. CO₂ enrichment increases water-use efficiency in sorghum. **New Phytologist**, Oxford, v. 151, p. 407-412, 2001.

COUSINS, A. B.; BLOOM, A. J. Influence of elevated CO₂ and nitrogen nutrition on photosynthesis and nitrate photo-assimilation in maize (*Zea mays* L.). **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 25, p. 1525-1530, 2003.

CROWLEY, T. J.; BERNER, R. A. CO₂ and climate change. **Science**, Washington, v. 292, n. 5518, p. 870-872, 2001.

DRAKE, B. G.; LEADLEY, P. W.; ARP, W. J.; NASSIRY, D.; CURTIS, P. S. An open top chamber for field studies of elevated atmospheric

CO₂ concentration on saltmarsh vegetation. **Functional Ecology**, Oxford, v. 3, n. 3, p. 363-371, 1989.

EHLERINGER, J. R.; CERLING, T. E.; HELLIKER, B. R. C₄ photosynthesis, atmospheric CO₂, and climate. **Oecologia**, Berlin, v. 112, n. 3, p. 285-299, 1997.

KOCH, K. Sucrose metabolism: regulatory mechanisms and pivotal roles in sugar sensing and plant development. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 7, p. 235-246, 2004.

HAMMOND, J. P.; WHITE, P. J. Sucrose transport in the phloem: integrating root responses to phosphorus starvation. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 59, p. 93-109, 2008.

HENDREY, G. R.; LEWIN, K. F.; NAGY, J. Control of carbon dioxide in unconfined field plots. In: SHULZE, E. D.; MOONEY, H. A. (Ed.). **Design and execution of experiments on CO₂ enrichment**. Brussels: Commission of the European Communities, 1993. p. 309-329. (Ecosystems Research Report , 6).

HERMANS, C.; HAMMOND, J. P.; WHITE, P. J.; VERBRUGGEN, N. How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation? **Trends in Plant Science**, Amsterdam, v. 11, p. 1360-1385, 2006.

HOFFMANN, W. A.; BAZZAZ, F. A.; CHATTERTON, N. J.; HARRISON, P. A.; JACKSON, R. B. Elevated CO₂ enhances resprouting of a tropical savanna tree. **Oecologia**, Berlin, v. 123, p. 312-317, 2000.

HUNT, R.; HAND, D.; HANNAH, M.; NEAL, A. Response to CO₂ enrichment in 27 herbaceous species. **Functional Ecology**, Oxford, v. 5, p. 410-442, 1991.

IPCC. Intergovernmental Panel Climate Change. **Working group II: impacts, adaptations and vulnerability**. 2001. Disponível em: <<http://www.ipcc.ch>>. Acesso em: 16 nov. 2011.

LEADLEY, P. W.; DRAKE, B. G. Open top chambers for exposing

plant canopies to elevated CO₂ concentration and for measuring net gas exchange. **Plant Ecology**, Dordrecht, n. 104/105, n. 1, p. 3-15, 1993.

LEAKEY, A. D. B.; URIBELARREA, M.; AINSWORTH, E. A.; NAIDU, S. L.; ROGERS, A.; ORT, D. R.; LONG, S. P. Photosynthesis, productivity and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought. **Plant Physiology**, Washington, v. 140, p. 779-790, 2006.

LEAKEY, A. D. B. Rising atmospheric carbon dioxide concentration and the future of C₄ crops for food and fuel. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, London, v. 276, p. 2333-2343, 2009.

LEWIN, K. F.; HENDREY, G. R.; NAGY, J.; LAMORTE, R. L. Design and application of a free-air carbon dioxide enrichment facility. **Agricultural and Forest Meteorology**, Amsterdam, v. 70, p. 15-29, 1994.

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

KÖRNER, C. Towards a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 18, p. 1101-1110, 1995.

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

MARKELZ, R. J. C.; STRELLNER, R. S.; LEAKEY, A. D. B. Impairment of C₄ photosynthesis by drought is exacerbated by limiting nitrogen and ameliorated by elevated [CO₂] in maize. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 62, n. 9, p. 3235-3246, 2011.

MAROCO, J. P.; EDWARDS, G. E.; KU, M. S. B. Photosynthetic acclimation of maize to growth under elevated levels of carbon dioxide. **Planta**, Berlin, v. 210, p. 115-125, 1999.

MOONEY, H. A.; CANADELL, J.; CHAPIN, F. S.; EHLERINGER, J. R.; KÖRNER, C.; McMURTIE, R. E.; ARTON, W. J.; PITELKA, L. F.; SCHULZE, E. D. Ecosystem physiology responses to global change. In: WALKER, B.; STEFFEN, W.; CANADELL, J.; INGRAM, J. (Ed.). **The terrestrial biosphere and global change**. Cambridge: Cambridge University Press, 1999. p. 141-189.

MORISON, J.; GIFFORD, R. Plant growth and water use with limited water supply in high CO₂ concentrations. II. Plant dry weight, partitioning and water use efficiency. **Australian Journal of Plant Physiology**, Melbourne, v. 11, p. 375-384, 1984.

MULLER, R.; MORANT, M.; JARMER, H.; NILSSON, L.; NIELSEN, T. H. Genome-wide analysis of the Arabidopsis leaf transcriptome reveals interaction of phosphate and sugar metabolism. **Plant Physiology**, Washington, v. 143, p. 156-171, 2006.

NOAA. National Oceanic and Atmospheric Administration. Disponível em: <http://www.cmdr.noaa.gov/projects/src/web/trends/co2_mm_meo.dat>. Acesso em: 14 fev. 2011.

NORTON, R.; MOLLAH, M.; FITZGERALD, G.; McNEIL, D. The Australian Grains Free Air Carbon dioxide Enrichment (AGFACE) experiment: specifications and scope. In: AUSTRALIAN AGRONOMY CONFERENCE, 14., 2008, Adelaide, South Australia. **Proceedings**. Adelaide: [s.n.], 2008.

NOWAK, R. S.; ELLSWORTH, D. S.; SMITH, S. D. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂ – do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? **New Phytologist**, Cambridge, v. 162, p. 253-280, 2004.

PAGANI, M.; ZACHOS, J. C.; FREEMAN, K. H.; TIPPLE, B.; BOHATY, S. Marked decline in atmospheric carbon dioxide concentrations during the Paleogene. **Science**, Washington, v. 309, p. 600-603, 2005.

PEARSON, P.; PALMER, M. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. **Nature**, London, v. 406, p. 695-698, 2000.

POORTER, H.; NAVAS, M.-L. Plant Growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. **New Phytologist**, Cambridge, v. 157, p. 175-198, 2003.

PRINS, A.; MUKUBI, J. M.; PELLNY, T. K.; VERRIER, P. J.; BEYENE, G.; LOPES, M. S.; EMAMI, K.; TREUMANN, A.; LELARGE-TROUVERIE, C.; NOCTOR, G.; KUNERT, K. J.; KERCHEV, P.; FOYER, C. H. Acclimation to high CO₂ in maize is related to water status and dependent on leaf rank. **Plant Cell & Environment**, Oxford, v. 34, p. 314-331, 2011.

RILLING, M. C.; WRIGHT, S. F.; KIMBALL, B. A.; PINTER, P. J.; WALL, G. W.; OTTMANS, M. J.; LEAVITT, S. W. Elevated carbon dioxide and irrigation effects on water stable aggregates in a *Sorghum* field: a possible role for arbuscular mycorrhizal fungi. **Global Change Biology**, Oxford, v. 7, p. 333-337, 2001.

ROLLAND, F.; MOORE, B.; SHEEN, J. Sugar sensing and signaling in plants. **Plant Cell**, Rockville, v. 14, p. S185-S205, 2002.

ROGERS, H. H.; DAHLMAN, R. C. Crop responses to CO₂ enrichment. **Vegetatio**, The Hague, n. 104/105, p. 117-131, 1993.

RUDDIMAN, W. F. The anthropogenic greenhouse era began thousands of years ago. **Climatic Change**, Dordrecht, v. 61, p. 261-293, 2003.

SAMPAIO, G.; MARENGO, J.; NOBRE, C. A atmosfera e as mudanças climáticas. In: BUCKERIDGE, M. S. (Org.). **Biologia e**

mudanças climáticas. São Carlos: Rima, 2008. p. 5-28.

SIGURDSSON, B. D.; THORGEIRSSON, H.; LINDER, S. Growth and dry-matter partitioning of young *Populus trichocarpa* in response to carbon dioxide concentration and mineral nutrient availability. **Tree Physiology**, Victoria, v. 21, p. 941-950, 2001.

SMEEKENS, S. Sugar-induced signal transduction in plants. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 51, p. 49-81, 2000.

STITT, M. Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. **Plant Cell Environment**, Oxford, v. 14, p. 741-762, 1991.

USDA. United States Department of Agriculture. **Foreign agricultural service**. Disponível em: <<http://www.fas.usda.gov/>>. Acesso em: 28 out. 2011.

WALL, G. W.; BROOKS, T. J.; ADAM, N. R.; COUSINS, A. B.; KIMBALL, B. A.; PINTER, J. R. P. J.; LAMORTE, R. L.; TRIGGS, J.; OTTMAN, M. J.; LEAVITT, S. W.; MATTHIAS, A. D.; WILLIAMS, D. G.; WEBBER, A. N. Elevated atmospheric CO₂ improve Sorghum plant water status by ameliorating the adverse effects of drought. **New Phytologist**, Cambridge, v. 152, p. 231-248, 2001.

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

WATLING, J. R.; PRESS, M. C.; QUICK, W. P. Elevated CO₂ induces biochemical and ultra structural changes in leaves of the C₄ cereal sorghum. **Plant Physiology**, Washington, v. 123, p. 1143-1152, 2000.

WHIPPS, J. M. Effect of CO₂ concentration on growth, carbon distribution and loss of carbon from the roots of maize. **Journal of Experimental Botany**, London, v. 35, p. 644-651, 1985.

WONG, S. C. Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. I. Interaction of nitrogen nutrition and photosynthetic capacity in C₃ and C₄ plants. **Oecologia**, Berlin, v. 44, p. 68-74, 1979.

ZISKA, L. H.; BUNCE, J. A. Influence of increasing carbon dioxide concentration on the photosynthetic and growth stimulation of selected C₄ crops and weeds. **Photosynthesis Research**, Dordrecht, v. 54, n. 3, p. 199-208, 1997.

Embrapa

Milho e Sorgo



Ministério da
**Agricultura, Pecuária
e Abastecimento**

GOVERNO FEDERAL
BRASIL
PAÍS RICO É PAÍS SEM POBREZA