

IDENTIFICAÇÃO DE GRAMÍNEAS TROPICAIS COM VIA FOTOSSINTÉTICA "C 4" PELA ANATOMIA FOLIAR¹

BENEDICTO ANTONIO D. DE OLIVEIRA², PAULO ROBERTO DE S. FARIA³, SEBASTIÃO MANHÃES SOUTO⁴, ADILSON MARTINS CARNEIRO⁵, JOHANNA DÖBEREINER⁶ e SALOMÃO ARONOVICH⁶

SINOPSE. Foi estudada a anatomia da folha de 75 espécies de gramíneas tropicais, pertencentes a 30 gêneros, e mais 1 híbrido interespecífico, com o objetivo de identificá-la em relação a sua via fotossintética mediante a síndrome anatômica da coroa de células mesofílicas. Dentre as espécies estudadas, 72 apresentaram características do grupo C 4 enquanto apenas 3 (*Acroceras macrum*, *Pharus sp.* e *Bambusa sp.*) se incluíram no grupo C 3.

É apresentada uma descrição dos tipos anatômicos encontrados, verificando-se que, de modo geral, as plantas da mesma tribo apresentam o mesmo tipo anatômico de coroa. O estudo demonstra que todas as espécies de gramíneas forrageiras tropicais de importância econômica se incluem no grupo C 4.

INTRODUÇÃO

As gramíneas tropicais, de modo geral, têm maior capacidade de utilização da luz e da água e, por consequência, de fixação de CO₂, do que as de clima temperado (Slack & Hatch 1967, Downes 1970). Também podem produzir maior quantidade de matéria seca por unidade de água perdida por transpiração (Downes 1970).

A explicação para esses fatos se liga ao resultado de estudos recentes (Hatch & Slack 1966, Hatch *et al.* 1967), que demonstraram que as plantas superiores podem ser divididas em dois grupos, de acordo com os passos iniciais da fixação fotossintética do CO₂.

Num grupo, o CO₂ é fixado inicialmente em fosfoglicerato (3-PGA), no ciclo de Calvin (daqui em diante chamados grupo C 3 e via C 3). No outro grupo, que chamaremos "C 4" ou tipo "Kranz", o CO₂ aparece primeiro em ácidos com 4 átomos de C (málico, aspártico ou oxal-acético). Em todas as espécies com a via C 4, cloroplastos ocorrem em duas camadas distintas de células, organizadas concêntricamente ao redor dos feixes vasculares: a bainha dos feixes e uma coroa de células mesofílicas, ambas caracterizadas pela presença marcante de cloroplastos abundantes e grandes. Hatch (1971) sugeriu que os C 4 ácidos sintetizados nos cloroplastos do mesofilo são transportados à bainha, onde o CO₂ é

liberado e refixado em 3-PGA. Segundo aquele autor, a função principal da via C 4 seria a de concentrar CO₂, possibilitando assim maior eficiência fotossintética.

A aplicação prática desses achados bioquímicos é de fundamental importância para nós, uma vez que a maioria das espécies pertencentes ao grupo com via C 4 são gramíneas tropicais, como cana-de-açúcar, milho, sorgo e a maioria das forrageiras.

Essas gramíneas continuam aumentando suas taxas fotossintéticas até intensidade de luz de 60.000 lux, com valores máximos de 70 mg CO₂/dm²/h, o que corresponde a 5 a 6% da conversão da energia solar (Cooper 1970), enquanto as gramíneas temperadas já atingem saturação com 20.000 a 30.000 lux, chegando a um fator de conversão da energia solar de apenas 2 a 3%. Devido a essa via fotossintética, que permite fotossíntese com estômatos mais fechados, a eficiência no uso da água e a transpiração relativa (fotossíntese líquida/transpiração) também são duas vezes maiores nas gramíneas tropicais (Downes 1970).

As listas de espécies com via C 4 até então apresentadas (Hatch *et al.* 1967, Hatch & Slack 1970, Tregunna *et al.* 1970) não parecem completas, no que se refere às espécies de importância econômica.

A finalidade do presente trabalho foi organizar uma lista de espécies forrageiras tropicais e descrever sua identificação mediante a síndrome anatômica da coroa. Estudos sobre a fisiologia das gramíneas mais importantes estão em andamento, com o intuito de caracterizar as diferenças agrônomicas provenientes da via C 4.

MATERIAL E MÉTODOS

O material em exame, proveniente dos canteiros de coleção da Seção de Nutrição e Agrostologia do Instituto de Pesquisa Agropecuária do Centro-Sul (IPEACS), do

¹ Aceito para publicação em 31 mar. 1973.

² Auxiliar de Ensino do Museu Nacional, Quinta da Boa Vista, Rio de Janeiro, ZC-08.

³ Estudante de Agronomia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro e estagiário do Instituto de Pesquisa Agropecuária do Centro-Sul (IPEACS), Km 47, Rio de Janeiro, GB, ZC-26.

⁴ Eng.º Agrônomo do IPEACS e bolsista do Conselho Nacional de Pesquisas (CNPq).

⁵ Eng.º Agrônomo, Pesquisador em Agricultura do IPEACS e bolsista do CNPq.

⁶ Eng.º Agrônomo, Pesquisador em Agricultura do DNPEA e bolsista do CNPq.

Ministério da Agricultura, localizado no Km 47 da antiga Rodovia Rio-São Paulo, era constituído de 150 amostras de gramíneas, incluídas em 30 gêneros e 75 espécies, algumas destas com mais de uma variedade, havendo ainda 1 híbrido interespecífico. Uma amostra de ciperácea, *Cyperus rotundus* (tiririca), também foi analisada. Como testemunhas, foram utilizados trigo e arroz, plantados em vasos.

Todo o material foi examinado a fresco e as observações foram feitas em corte transversal da folha, ao nível das nervuras secundárias, feito a mão, com lâmina de barbear. As preparações foram sempre provisórias e os cortes observados *in vivo*, usando-se microscópio binocular. Zeiss. Os esquemas foram feitos com o auxílio do mesmo microscópio, equipado com câmara clara, depois de os cortes serem tratados apenas com água sanitária a 3%, a fim de se conseguir melhor nitidez dos limites e contornos das células.

O trabalho de microscopia da pesquisa foi desenvolvido no Jardim Botânico do Rio de Janeiro e na Seção de Solos do IPEACS.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A diferenciação anatômica entre os tipos C 3 e C 4 é baseada na presença ou ausência da coroa com cloroplastos na bainha dos feixes vasculares. A estrutura encontrada nas Fig. 1, 2, 3, 5, 8 e 9 é característica de plantas do tipo C 4, enquanto as Fig. 4, 6 e 7 dão exemplos da estrutura das gramíneas com via fotossintética C 3.

A identificação da estrutura em coroa, conhecida como estrutura "Kranz" em folhas de gramíneas e ciperáceas, é, de modo geral, bastante fácil, por ser ela bem característica. Examinando-se cortes transversais com essa estrutura, nota-se logo à primeira vista que o clorênquima é constituído por dois tipos de células: células formadoras da bainha dos feixes vasculares, mais ou menos arredondadas, geralmente grandes, com cloroplastos imensos, e células externas a elas, geralmente menores, dispostas em um estrato único em redor da bainha, dando aspecto de coroa. À medida que se analisaram diferentes gêneros e espécies, observou-se que a estrutura Kranz apresenta algumas variações, anotando-se os seguintes casos:

- 1.º) tipo Kranz em roseta, que pode ser fechada (Fig. 1, 5 e 9), caso mais comum, ou aberta (Fig. 3); as coroas podem ser unidas ou separadas e dispostas numa linha reta ou sinuosa;
- 2.º) tipo Kranz aberto ou em Y, havendo duas modalidades de disposição das células da bainha dos feixes: a da Fig. 2, com uma só fileira formando a "perna" do Y, e a da Fig. 8, com duas fileiras.

No 1.º grupo, as espécies das tribos *Andropogoneae*, *Panicaceae* e *Zoysiae* apresentaram estruturas em roseta fechada, enquanto a tribo *Chlorideae* teve suas espécies incluídas no tipo roseta aberta. Na tribo *Maydeae*, *Tripsacum australe*, *T. dactyloides* apresentaram roseta aberta, enquanto em *T. luxum* e *T. pilosum* foram encontradas estruturas em roseta aberta e em roseta fechada.

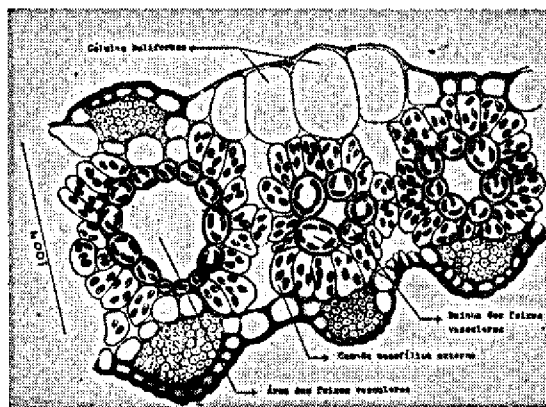


FIG. 1. Corte transversal de folha de *Digitaria decumbens*.

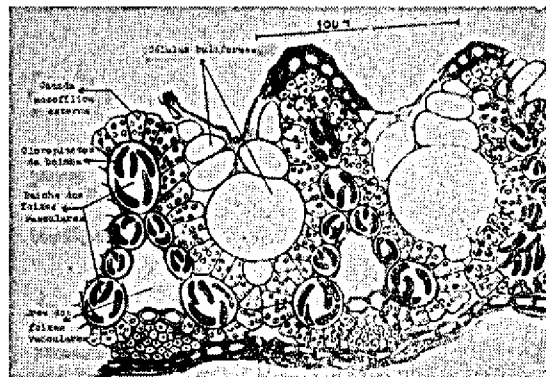


FIG. 2. Corte transversal da folha de *Sporobolus poiretii*.

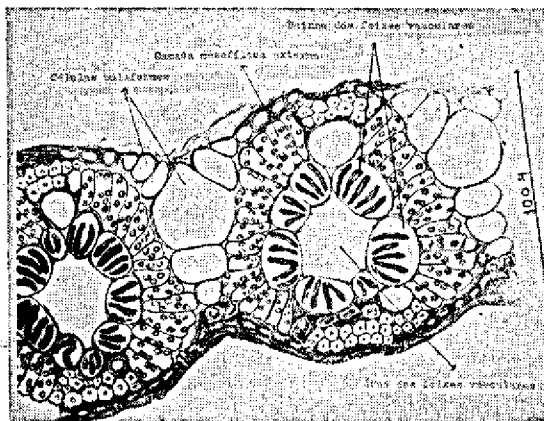


FIG. 3. Cortes transversal de folha de *Cynodon dactylon* var. *Suwanea*.

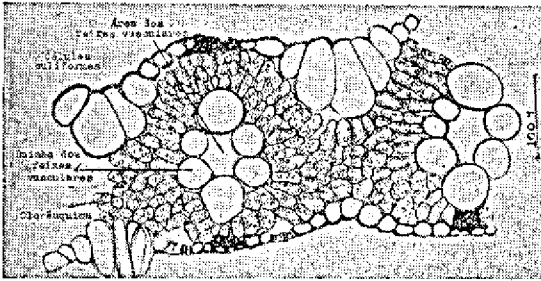


FIG. 4. Corte transversal de folha de *Acroceras macrum*.

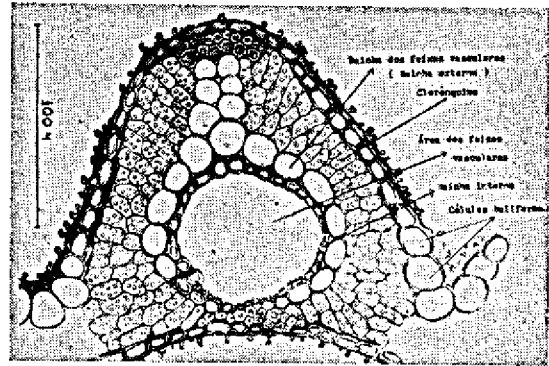


FIG. 7. Corte transversal de folha de arroz.

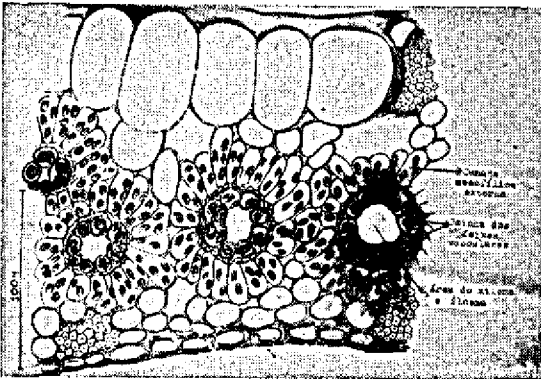


FIG. 5. Corte transversal de folha de *Cyperus rotundus*.

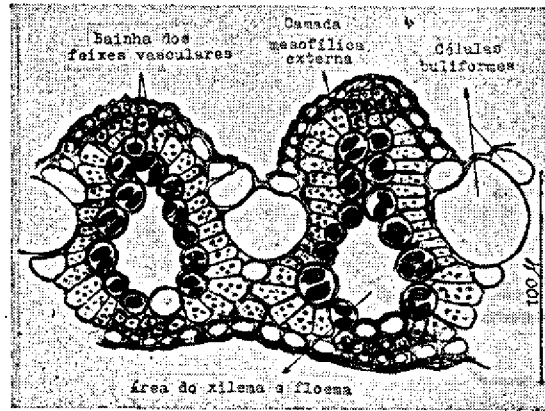


FIG. 8. Corte transversal de folha de *Eragrostis curvula*.

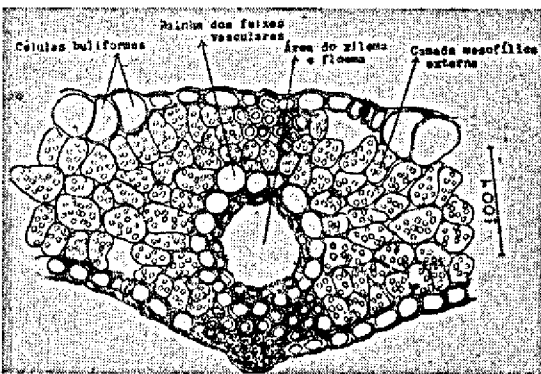


FIG. 6. Corte transversal de folha de trigo.

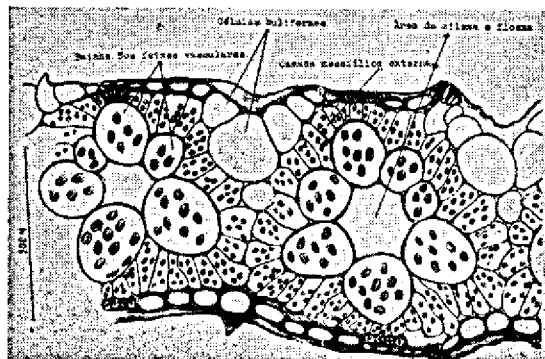


FIG. 9. Corte transversal de folha de *Brachiaria brizantha*.

No 2.º grupo, em que se incluíram espécies das tribos *Eragrostae* e *Sporoboleae*, a espécie *Sporobolus poiretii* apresentou coroa com disposição em "Y" com uma só fileira de células na "perna", enquanto *Eragrostis curvula* apresentou duas fileiras.

Na tribo *Eragrostae*, a espécie *Dactyloctenium aegyptium* apresentou estrutura em roseta fechada e *Eleusine indica* em roseta aberta.

Ao tipo C 3, entre as espécies estudadas, pertencem *Acroceras macrum* (*Panicaceae*), *Pharus sp.* (*Phareae*), *Bambusa sp.* (*Bambuseae*), *Oryza sativa* (arroz) e *Triticum sativum* (trigo).

Os resultados encontrados concordam com os de Hatch et al. (1967), que descreveram como pertencentes ao grupo C 4 gêneros *Axonopus*, *Chloris*, *Digitaria*, *Eragrostis*, *Paspalum*, *Saccharum*, *Sorghum* e *Zea*, enquanto colocava o arroz e o trigo como plantas do grupo C 3.

A relação das gramíneas estudadas, incluindo gêneros, espécies e cultivares dentro das tribos, segundo a classificação de Bor (1960), com os resultados encontrados⁷, é a seguinte:

Espécies	Cultivares	Resultados
<i>Andropogoneae</i>		
1 - <i>Andropogon gayanus</i>	Deodoro	RF
2 - <i>A. intermedius</i>	Deodoro	RF
3 - <i>Hemarthria altissima</i>	UF-553	RF
4 - <i>Hyparrhenia rufa</i>	Deodoro	RF
	<i>H. rufa</i>	I.S. 70/65
5 - <i>Imperata brasiliensis</i>		RF
6 - <i>Rottboellia selleana</i>	Deodoro	RF
7 - <i>Saccharum officinarum</i>	CB-45-3	RF
	<i>S. officinarum</i>	CB-46-22
	<i>S. officinarum</i>	CB-50-24
	<i>S. officinarum</i>	CB-58-176
	<i>S. officinarum</i>	C.-413
	<i>S. officinarum</i>	I. A. C. -36-45
	<i>S. officinarum</i>	"Jau"
	<i>S. officinarum</i>	"Pádua"
8 - <i>Sorghum vulgare</i>	"Santa Elisa"	RF
<i>Bambuseae</i>		
9 - <i>Bambusa sp.</i>		C3
<i>Chlorideae</i>		
10 - <i>Chloris gayana</i>	Deodoro	RA
11 - <i>Cynodon dactylon</i>	Coastal	RA
	<i>C. dactylon</i>	Coastal
	<i>C. dactylon</i>	Coastal × Kenia n.º 11
	<i>C. dactylon</i>	Coastal × Kenia n.º 14
	<i>C. dactylon</i>	Comum
	<i>C. dactylon</i>	Suwanee
	<i>C. dactylon</i>	Suwanee
	<i>C. plectostachyus</i>	Deodoro
<i>Eragrostae</i>		
12 - <i>Dactyloctenium aegyptium</i>		RF
13 - <i>Eleusine indica</i>		RA
14 - <i>Eragrostis curvula</i>	Deodoro	KY

<i>Maydeae</i>		
15 - <i>Tripsacum australe</i>	Deodoro	RA
	<i>T. dactyloides</i>	Deodoro
	<i>T. laxum</i>	Deodoro
	<i>T. pilosum</i>	Deodoro
16 - <i>Zea mays</i>		RF
<i>Panicaceae</i>		
17 - <i>Acroceras macrum</i>	Deodoro	C3
18 - <i>Axonopus attenuatus</i>	Deodoro	RF
	<i>A. compressus</i>	Deodoro
	<i>A. scoparius</i>	"Deodoro Roxo"
	<i>A. scoparius</i>	"Deodoro Verde"
19 - <i>Brachiaria brizantha</i>	C.P.I. 13.890	RF
	<i>B. decumbens</i>	I.S. 36/64
	<i>B. dictyonera</i>	Deodoro
	<i>B. plantaginea</i>	Deodoro
	<i>B. purpurascens</i>	Deodoro
	<i>B. ruziziensis</i>	C.P.I. 30.623
	<i>B. ruziziensis</i>	I.S.-E 1/65
	<i>Brachiaria sp.</i>	"Tannergrass"-UF.558
20 - <i>Digitaria decumbens</i>	"A-21"	RF
	<i>D. decumbens</i>	"A-21"
	<i>D. decumbens</i>	"Jamaica"-IS-28/65
	<i>D. decumbens</i>	"UF-594"
	<i>D. diversinervis</i>	A-79
	<i>D. diversinervis</i>	UF-560
	<i>D. eriantha</i>	UF-705
	<i>D. eriantha</i>	Deodoro
	<i>D. milanjana</i>	UF-518
	<i>D. milanjana</i>	UF-540
	<i>D. milanjana</i>	UF-608
	<i>D. pentzii</i>	"A-24"
	<i>D. pentzii</i>	"A-24"
	<i>D. pentzii</i>	UF-558
	<i>D. pentzii</i>	UF-720
	<i>D. polevansii</i>	UF-526
	<i>D. sanguinalis</i>	
	<i>D. setivalva</i>	UF-513
	<i>D. setivalva</i>	UF-570
	<i>D. smutsii</i>	C.P.I. 16.267
	<i>Digitaria sp.</i>	"Hybrid x-2"
	<i>Digitaria sp.</i>	"Hybrid x-14"
	<i>Digitaria sp.</i>	"Hybrid 52"
	<i>Digitaria sp.</i>	"Slender-stem Digit-grass"
	<i>Digitaria sp.</i>	X-46-1
	<i>Digitaria sp.</i>	X-50-1
	<i>Digitaria sp.</i>	X-52
	<i>Digitaria sp.</i>	X-124-4
	<i>Digitaria sp.</i>	X-125-1
	<i>Digitaria sp.</i>	X-159
	<i>Digitaria sp.</i>	"1969 Hybrid selective"
	<i>D. valida</i>	UF-523
21 - <i>Ixophorus unisetus</i>	Deodoro	RF
22 - <i>Melinis minutiflora</i>	Deodoro	RF
23 - <i>Panicum antidotale</i>	Deodoro	RF
	<i>P. bulbosum</i>	Deodoro
	<i>P. clandestinum</i>	Deodoro
	<i>P. coloratum</i>	Deodoro
	<i>P. deustum</i>	Deodoro
	<i>P. makarikari</i>	Deodoro
	<i>P. maximum</i>	"Báfolo"
	<i>P. maximum</i>	"Colonião Vermelho"
	<i>P. maximum</i>	Deodoro
	<i>P. maximum</i>	"Guiné"
	<i>P. maximum</i>	"Sempre Verde"
	<i>P. maximum</i>	"Sul-Africano"

⁷ Na coluna Resultados, as expressões anotadas têm o seguinte significado: RA, roseta aberta; RF, roseta fechada; KY, Kranz aberto; C3, via fotossintética C3.

	<i>P. repens</i>	Deodoro	RF	<i>Zoysiae</i>		
	<i>Panicum sp.</i>	Deodoro	RF	30 - <i>Zoysia matrella</i>	I.S. 9/63	RF
24 -	<i>Paspalum convexum</i>	Deodoro	RF	Híbridos		
	<i>P. densum</i>		RF	Tift 23 A Pearl		
	<i>P. erianthum</i>	Deodoro	RF	Millet X Merckeron		
	<i>P. fasciculatum</i>	Deodoro	RF	Napier		
	<i>P. guenoarum</i>	I.S.-38/64	RF	(<i>Pennisetum glaucum</i> × <i>P. purpureum</i>)		RF
	<i>P. maritimum</i>	Deodoro	RF	<i>Cyperaceae</i>		
	<i>P. notatum</i>	"Bahia-grass"	RF	<i>Cyperus rotundus</i>	"Tiririca"	RF
	<i>P. notatum</i>	Deodoro	RF	Gramíneas não forrageiras (testemunhas)		
	<i>P. plicatulum</i>	Deodoro	RF	<i>Oryza sativa</i> (arroz)		C3
	<i>P. rojasii</i>	I.S.-38/65	RF	<i>Triticum</i>		
	<i>P. urvillei</i>	I.S.-9/67	RF	<i>aesatioum</i> (trigo)		C3
25 -	<i>Pennisetum ciliare</i>	Deodoro	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Duro"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Elefante de Pinda"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Gigante de Pinda"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Mercker S.E.A."	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Merckeron Comom"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Merckeron México"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Merckeron Pinda"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Mineiro"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Mole"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Napier S.E.A."	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Napier Volta Grande"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Porto Rico"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Pusa Giant Napier"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Pusa Napier n.º 1"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Pusa Napier n.º 2"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Taiwan A-25"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Taiwan A-26"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Taiwan A-121"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Taiwan A-143"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Taiwan A-144"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Taiwan A-146"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Taiwan A-148"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Teresópolis"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Três Rios"	RF			
	<i>P. purpureum</i>	"Turrialba"	RF			
26 -	<i>Setaria geniculata</i>		RF			
	<i>S. longiseta</i>	Deodoro	RF			
	<i>S. sphacelata</i>	Deodoro	RF			
	<i>S. sphacelata</i>	"Kasangula"	RF			
	<i>S. sphacelata</i>	"Nandi"	RF			
27 -	<i>Rhynchelytrum roseum</i>		RF			
	<i>Pharacae</i>					
28 -	<i>Pharus sp.</i>		C3			
	<i>Sporoboleae</i>					
29 -	<i>Sporobolus poiretii</i>		KY			

CONCLUSÃO

Conclui-se que todas as espécies de gramíneas forrageiras tropicais de importância econômica apresentaram estrutura do tipo Kranz, incluindo-se, portanto, no grupo C 4. Isto justifica uma intensificação dos estudos sobre a fisiologia dessas gramíneas, os quais poderão trazer novas informações de utilidade para sua exploração e manejo.

REFERÊNCIAS

- Bor, N.L. 1960. The grasses of Burma, Ceylon, India and Pakistan. Pergamon Press, London.
- Cooper, J.P. 1970. Potential production and energy conversion in temperate and tropical grasses. Herb. Abstr. 40:1-15.
- Downes, R.W. 1970. Differences between tropical and temperate grasses in rates of photosynthesis and transpiration. Proc. XI Int. Grassl. Congr., Canberra, Austrália, p. 527-530.
- Hatch, M.D. 1971. Differing photosynthetic pathways and biochemical factors influencing net assimilation. XII Pacific Sci. Congr., Canberra, Austrália, p. 70.
- Hatch, M.D. & Slack, C.R. 1968. Photosynthesis by sugar cane leaves. A new carboxylation reaction and pathway of sugar formation. Biochem. J. 101:103-111.
- Hatch, M.D. & Slack, C.R. 1970. Photosynthetic CO₂ - fixation pathways. Ann. Rev. Plant, Phys. 21:141-162.
- Hatch, M.D., Slack, C.R. & Johnson, H.S. 1967. Further studies on a new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in sugar-cane and its occurrence in other plant species. Biochem. J. 102:417-422.
- Slack, C.R. & Hatch, M.D. 1967. Comparative studies on the activity of carboxylases and other enzymes in relation to the new pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation in tropical grasses. Biochem. J. 103:660-665.
- Treguana, E.B., Smith, B.N., Berry, J.A. & Downton, J.S. 1970. Some methods for studying the photosynthetic taxonomy of the angiosperms. Con. J. Bot. 48:1209-1214.

ABSTRACT.- Oliveira, B.A.D.de; Faria, P.R.de S; Souto, S.M.; Carneiro, A.M.; Döbereiner J.; Aronovich, S. [Identification of tropical grasses with the C-4 photosynthetic pathway by their leaf anatomy.]. Identificação de gramíneas tropicais com via fotossintética "C 4" pela anatomia foliar. *Pesquisa Agropecuária Brasileira, Série Agronomia* (1973) 8, 267-271 [Pt, en] Museu Nacional, Quinta da Boa Vista, Rio de Janeiro, ZC-08, Brazil.

The leaf anatomy of 75 forage grass species from 30 genera and one interspecific hybrid was studied to classify them, by the presence or absence of the Kranz-type mesophyll cell structure, in respect to their photosynthetic pathway.

72 of the species presented characteristic Kranz-type leaf anatomy, indicating the C-4 dicarboxylic acid photosynthetic pathway, while 3 (*Acroceras macrum*, *Pharus sp.* and *Bambusa sp.*) showed no Kranz-type, indicating the C-3 Calvin cycle. Characteristic Kranz-type structures are described and illustrated. In general, plants from the same tribe show similar structure.

It is concluded that all tropical forage grasses of economical importance are C-4 plants.