

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
DEPARTAMENTO DE ZOOTECNIA**

***CARACTERÍSTICAS HISTO-ANATÔMICAS DE GRAMÍNEAS  
FORRAGEIRAS RELACIONADAS AO SEU VALOR NUTRITIVO***

**Trabalho apresentado como parte das exigências  
da disciplina Tópicos Especiais em Forragicultura**

**Aluno: Domingos Sávio Campos Paciullo  
Professor: Domício do Nascimento Jr.**

**VIÇOSA-MG  
SETEMBRO/1998**

## CONTEÚDO

<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>2</b>
<b>2. TECIDOS VEGETAIS</b>	<b>3</b>
<b>3. FATORES DETERMINANTES DA ANATOMIA EM GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS</b>	<b>4</b>
<b>4. DIGESTÃO RELATIVA DOS TECIDOS</b>	<b>8</b>
<b>5. COMPONENTES QUÍMICOS E FÍSICOS RELACIONADOS À DIGESTÃO DA PAREDE CELULAR</b>	<b>10</b>
<b>6. PROPORÇÃO E ARRANJO DOS TECIDOS</b>	<b>13</b>
<b>7. CONSIDERAÇÕES FINAIS</b>	<b>16</b>
<b>8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>19</b>

## **INTRODUÇÃO**

A estimativa do valor nutritivo das forrageiras é de grande importância prática, seja para permitir adequada suplementação de dietas à base de volumosos ou para fornecer subsídios para melhoramento qualitativo de forrageiras, por meio de seleção genética ou técnicas de manejo mais adequadas. Entre os atributos da forragem determinantes do seu valor nutritivo se destacam a sua composição em termos de constituintes digestíveis ou fermentáveis e seu consumo pelos ruminantes.

A organização estrutural, ou anatomia dos órgãos da planta, e seus tecidos constituintes, além de influenciar o consumo pelo efeito que produzem sobre a facilidade de fragmentação das partículas da forrageira, a natureza das partículas produzidas e sua taxa de passagem pelo rúmen, influenciam também na digestibilidade da parede celular, proporcionando maior ou menor acessibilidade de seus polissacarídeos aos microorganismos do rúmen (WILSON, 1993).

A proporção de tecidos tem sido indicativo do valor qualitativo entre forrageiras. Correlações altamente significativas entre a proporção de tecidos individuais, ou em combinação, e as entidades nutricionais têm sido observadas (WILKINS, 1972; WILSON et al., 1989a, QUEIROZ, 1997). A proporção de tecidos pode explicar diferenças na digestibilidade da matéria seca entre plantas por meio da quantificação do volume relativo dos tecidos com elevado conteúdo solúvel e/ou delgada parede primária (não lignificada), os quais apresentam alta digestibilidade, versus aqueles tecidos com baixo conteúdo solúvel e espessa parede celular (freqüentemente lignificada), normalmente associados à baixa digestibilidade (WILSON, 1997). Por outro lado, a proporção de tecidos não permite inferências quanto à arquitetura desses nas lâminas, além de possíveis diferenças na

composição química e na espessura das paredes das células de um mesmo tecido entre as espécies. Assim, estudos do arranjo dos tecidos nas diferentes frações da planta e dos componentes químicos e físicos da parede celular, podem auxiliar no entendimento dos efeitos da anatomia sobre o valor nutricional das forrageiras.

Tendo em vista os diversos fatores que influenciam a anatomia das plantas forrageiras, foram abordados nesta revisão aspectos relacionados à composição, à digestão, à proporção e ao arranjo dos diferentes tecidos vegetais, e suas relações com o valor nutritivo das gramíneas forrageiras.

### **TECIDOS VEGETAIS**

As gramíneas são constituídas por um conjunto de órgãos (folha, colmo, inflorescência e raiz), cada um formado por tecidos, que por sua vez, são constituídos por um conjunto de células com características químicas e estruturais próprias, e que desempenham mesma função. Cada tecido possui uma estrutura física e uma composição química que está diretamente relacionada à sua função na planta. Assim, tecidos designados à sustentação da planta, possuem células densamente agrupadas, com paredes espessadas e lignificadas. Por outro lado, tecidos relacionados ao processo de assimilação são ricos em cloroplastos e apresentam células com parede delgada e sem lignina.

Os tecidos da lâmina foliar são diferenciados em tecido condutor (feixes vasculares) consistindo das células do xilema e do floema, em tecido de suporte ou sustentação, o esclerênquima, que em folhas de gramíneas está freqüentemente associado ao tecido condutor, e em tecido assimilatório formado pelas células do mesofilo. Estes tecidos são cobertos em ambas as superfícies pela epiderme, que por sua vez pode ser coberta na face exterior pela cutícula.

Gramíneas  $C_3$  têm os feixes vasculares das folhas circundados por uma bainha de parede espessada na face interna e uma bainha de células com paredes delgadas mais externamente. Os feixes vasculares são separados por um mesofilo com células esparçamente arranjadas. As gramíneas  $C_4$ , normalmente, não apresentam a bainha interna, mas possuem uma bainha com células grandes e de paredes que apresentam espessura de até cinco vezes à das células do mesofilo (WILSON, 1993). Esta bainha, denominada bainha parenquimática dos feixes vasculares, é rica em cloroplastos, estando, assim, envolvida no processo fotossintético. Nas espécies  $C_4$ , as células do mesofilo se apresentam mais densamente arranjadas, formando uma estrutura radial ao redor dos feixes vasculares, denominado arranjo tipo Kranz.

O colmo das gramíneas consiste de um tecido parenquimático no qual os feixes vasculares estão dispersos, com um anel esclerenquimático subepidérmico que circunda todo o colmo e a epiderme mais externamente. Os feixes vasculares são similares àqueles encontrados nas folhas, podendo apresentar um anel de fibras (esclerênquima) circundando cada feixe. Nos estádios iniciais de desenvolvimento, apenas o xilema é lignificado, mas com a maturação há uma progressiva lignificação que inclui o anel esclerenquimático e num estágio mais avançado, até o parênquima onde os feixes vasculares estão inseridos..

### **FATORES DETERMINANTES DA ANATOMIA EM GRAMÍNEAS FORRAGEIRAS**

Diferenças histo-anatômicas são marcantes entre os grupos fotossintéticos  $C_3$  e  $C_4$  (WILSON et al., 1983; BOHN et al., 1988; DENGLER et al., 1994), embora existam diferenças entre espécies e cultivares do mesmo grupo fotossintético, e entre frações de uma mesma planta (WILSON e HATTERSLEY, 1989; TWIDWELL et al., 1991; QUEIROZ, 1997; LEMPP, 1997).

A maioria das gramíneas de clima tropical  $C_4$  possuem estrutura foliar conhecida como anatomia tipo Kranz, a qual apresenta uma bainha de células especializadas circundando o tecido vascular. Estas células possuem elevadas concentrações de proteína e amido, sendo, assim, significante fonte de constituintes rapidamente digestíveis nas gramíneas  $C_4$ . Esta bainha parenquimática apresenta-se em pequena proporção na bainha foliar e ausente no colmo.

Gramíneas  $C_4$  apresentam, também, maior proporção de feixes vasculares e esclerênquima e menor proporção de células do mesofilo entre os feixes, que gramíneas  $C_3$  (WILSON et al., 1983; WILSON e HARTTERSLEY, 1989; WILSON et al., 1991).

Dentro do grupo  $C_4$  existem diferenças quanto a presença de uma lamela suberizada envolvendo a parede das células, tanto na tangencial externa, quanto radialmente no contato com outras células da bainha parenquimática (WILSON, 1993). Esta lamela, totalmente indigestível pelos microorganismos do rúmen, está presente apenas nas gramíneas que apresentam a fosfoenolpirúvico carboxinase (PCK) ou a enzima málica dependente de NADP (NADP-ME), na reação de descarboxilação do ácido  $C_4$  na bainha dos feixes, estando ausente naquelas que apresentam a enzima málica dependente de NAD (NAD-ME) (HATTERSLEY e BROWNING, 1981).

Em uma mesma planta as características anatômicas mostram um gradiente, segundo o nível de inserção, quando se comparam folhas em um mesmo estágio de desenvolvimento (WILSON, 1976; RODELLA et al., 1984). Lâminas e bainhas foliares de mais alto nível de inserção apresentam maior proporção de esclerênquima e tecido vascular, paredes celulares e cutículas mais grossas, mas menor proporção de mesofilo, bainha parenquimática dos feixes e epiderme. A

maior proporção de tecido vascular em folhas inseridas nos níveis de inserção superiores é atribuída ao maior número e tamanho dos feixes vasculares.

O tamanho da lâmina foliar guarda correlação positiva com as percentagens de esclerênquima, tecido vascular lignificado e bainha parenquimática dos feixes (WILSON, 1976; QUEIROZ, 1997). Lâminas foliares do topo do perfilho são maiores (QUEIROZ, 1997) e necessitam de um forte suporte estrutural para manter sua conformação ereta, sendo este suporte formado, principalmente, pelo tecido vascular e pelo esclerênquima associado. Provavelmente, esta seja a explicação para o gradiente anatômico foliar observado ao longo do colmo. Em muitas gramíneas de clima tropical, um suporte estrutural adicional é fornecido pela nervura central da lâmina foliar (WILSON, 1997), que, apesar de participar com apenas 6 a 13% da área da seção transversal, pode compreender de 18 a 28 % do peso da folha e conter de 14 a 24 % dos tecidos lignificados (WILSON, 1993). Sua participação na estrutura da lâmina parece ser fator determinante da digestibilidade, embora a maioria dos trabalhos não avalie esta correlação. Em geral, a lâmina foliar apresenta mais elevada digestibilidade que a nervura central (WHEELER et al., 1984; STRUIK, 1985).

Comparações anatômicas e químicas entre internódios situados nas porções superior e inferior do perfilho são escassas, mas freqüentemente mostram um gradiente de aumento do tecido esclerenquimático e de espessamento da parede celular, e dos teores de fibra e de lignina, do topo para a base do perfilho (WILSON & HATFIELD, 1997; QUEIROZ, 1997). Esta variação anatômica e química no colmo decorre de seu envelhecimento basípeto, o que resulta em menor digestibilidade da matéria seca na posição inferior do colmo.

O estágio de maturidade é importante fator a influenciar o valor nutritivo da planta forrageira. Embora seja observado declínio na qualidade de lâminas e bainhas foliares com o avanço da maturidade, este declínio não pode ser atribuído

à variações na proporção de tecidos, uma vez que, a contribuição relativa de cada tecido na folha não se altera com a idade (AKIN e BURDICK, 1975; WILSON, 1976; CHERNEY e MARTEN, 1982). Neste caso, o incremento no conteúdo de parede celular (MACADAM et al., 1996) e as alterações na composição química da parede celular, como aumento das concentrações de xilose, de lignina e de ácidos fenólicos (TITGEMEYER et al., 1996; MACADAM et al., 1996), principalmente nos tecidos vascular e esclerenquimático, explicam o decréscimo na qualidade das folhas com a maturidade. No colmo, o avanço no desenvolvimento representa fator significativo de alterações anatômicas (WILSON, 1993) e, conseqüentemente, qualitativas. Em colmos jovens as células parenquimáticas são relativamente indiferenciadas e altamente digestíveis (HARKER e MINSON, 1981). Com o desenvolvimento do colmo, estas células desenvolvem uma espessa parede secundária, formando um rígido anel esclerenquimático ao redor dos feixes vasculares, representando problemas para a digestibilidade (HANNA et al., 1976; WILSON, 1993).

Além das variações anatômicas decorrentes dos fatores mencionados, os efeitos do clima sobre a anatomia de gramíneas forrageiras foram avaliados em alguns estudos. Em geral, a proporção dos diferentes tecidos não se altera consistentemente com a temperatura (SILVA et al., 1987; AKIN et al., 1987; WILSON et al., 1991) ou com o fotoperíodo (SILVA et al., 1987). Também QUEIROZ (1997), estudando o efeito da estação do ano sobre as características químicas e anatômicas de três gramíneas forrageiras, não encontrou mudanças consistentes na anatomia das forrageiras na estações de verão e de outono.



### **DIGESTÃO RELATIVA DOS TECIDOS**

Estudos avaliando a digestibilidade dos diferentes tecidos em gramíneas forrageiras têm sido desenvolvidos nas últimas três décadas por diversos pesquisadores (AKIN et al., 1973, HANNA et al., 1973, AKIN e BURDICK, 1975, CHESSON et al., 1986, WILSON et al., 1991, TWIDWELL et al., 1991). No Brasil, estes estudos se iniciaram mais recentemente (BRITO et al., 1997, LEMPP et al., 1997 e 1998).

Devido à complexidade dos fatores que afetam a digestão da parede celular das forrageiras, as pesquisas nesta área têm utilizado várias técnicas que visam conhecer esses fatores. Observações aos microscópios óptico e eletrônico (de varredura e de transmissão) têm complementado as informações obtidas pelas análises químicas.

Evidentemente, para a verificação da digestibilidade dos tecidos, o ponto de partida é a presença do substrato no rúmen e o modo de ação dos microorganismos nos diferentes tecidos. Bactérias, protozoários e fungos colonizam praticamente todas as partículas que chegam ao rúmen. A maior rota de invasão parece ser via lesão da epiderme (CHESSON e FORSBERG, 1988), embora a invasão pelo estômato possa ser de grande importância para a colonização de folhas (CHENG et al., 1983/84; BRITO et al, 1997).

As bactérias do rúmen digerem inicialmente as células do mesofilo e do floema (HANNA et al., 1973; AKIN et al., 1973). Nestes tecidos as células

possuem apenas uma delgada parede primária. Estes tipos de células não apresentam incrustação por lignina e são facilmente fragmentadas em partículas pequenas, sendo rápida e completamente digeridas (AKIN e BURDICK, 1975; CHESSON et al., 1986).

Para terem acesso às células da bainha parenquimática dos feixes, os microorganismos necessitam antes digerir as do mesofilo ou da epiderme, ou que as células da bainha estejam expostas por efeito de dano físico. Assim, a taxa de digestão das células da bainha parenquimática poderá ser influenciada pela taxa de digestão das células de mesofilo e o tempo de colonização poderá ser menor, quanto maior for o número de danos na epiderme.

Do ponto de vista nutricional, as células da bainha parenquimática dos feixes são importantes por apresentarem, no conteúdo celular, aproximadamente 50% da proteína foliar (rubisco) e alta proporção de amido. Todavia, em decorrência da elevada espessura das suas paredes, estas células apresentam, em geral, lenta taxa de digestão. Conseqüentemente, parte da proteína pode escapar da degradação ruminal pelas células que não forem degradadas pelos microorganismos (WILSON, 1997).

Tecidos como o esclerênquima e o tecido vascular lignificado, formados por células de parede secundária espessada, são os que mais contribuem para a baixa qualidade da forragem (AKIN, 1989; WILSON, 1993). Assim é, que os resíduos da digestão de gramíneas, independentemente do estágio vegetativo, contêm alta proporção de células esclerenquimáticas e xilema (AKIN, 1989), apesar destes tecidos representarem pequena proporção na seção transversal das lâminas foliares em gramíneas de clima tropical. De fato, em virtude das células destes tecidos estarem densamente agrupadas, sua menor contribuição em área de tecido, freqüentemente, não reflete o efeito negativo que exercem sobre a qualidade do alimento. Assim, em folhas de *Lolium temulentum* estas células

ocuparam 4% da área celular, apenas, mas contribuíram com 19 e 43% em peso seco total e parede celular, respectivamente. No colmo de sorgo representaram 16% da área total, 38% do peso seco e 64% da parede celular (WILSON, 1993). Estes tecidos formam um sólido bloco multicelular no interior do rúmen, resultando em partículas de grande tamanho, que são pobremente digeridas em razão da lignificação e de problemas na acessibilidade dos microorganismos do rúmen à superfície da parede celular (WILSON e MERTENS, 1995).

AKIN (1989), compilando resultados de diferentes trabalhos sobre digestão de tecidos (Tabela 1), sugeriu a divisão dos tecidos foliares de gramíneas  $C_4$  em rapidamente digestíveis, o mesofilo e o floema, lenta e parcialmente digestíveis, a epiderme e as células da bainha do feixe vascular, e indigestíveis, o xilema e o esclerênquima. Nas espécies  $C_3$ , apenas o tecido vascular (exceto floema) e a bainha interna dos feixes, que ocorre em algumas espécies  $C_3$ , são resistentes à digestão, sendo que, numa posição intermediária, parcial e lentamente digestível, encontram-se o esclerênquima e a bainha parenquimática dos feixes. Os tecidos rapidamente digeridos incluem o mesofilo, o floema, a epiderme e a bainha externa dos feixes (AKIN, 1989).

#### **COMPONENTES QUÍMICOS E FÍSICOS RELACIONADOS À DIGESTÃO DA PAREDE CELULAR**

Dos componentes químicos associados à parede celular, a lignina é o componente que, reconhecidamente, limita a digestão dos polissacarídeos da parede celular no rúmen (JUNG e DEETZ, 1993). Alguns autores têm reconhecido os termos “core” e “não core” para diferenciar tipos de lignina (GORDON, 1975; JUNG e DEETZ, 1993). O primeiro tipo (lignina “core”) se refere ao polímero de fenilpropanóides depositado na parede celular pela polimerização dos alcóois

precursores coniferil, sinapil e p-coumaril. Este tipo é determinado rotineiramente nas análises laboratoriais com uso de ácido sulfúrico 72%. A lignina “não core” representa os ácidos fenólicos p-coumárico e ferúlico (e seus dímeros) depositados na parede celular durante sua formação. Estes ácidos podem estar ligados à lignina “core”, aos polissacarídeos ou a ambos, simultaneamente (Figura 4) (JUNG, 1989). No entanto, a base química da ligação lignina-carboidratos ainda não é bem entendida. A lignina pode estar quimicamente ligada à hemicelulose por meio da xilose e arabinose (JUNG e VOGEL, 1992), porém não há evidência de ligação covalente com a celulose (CHESSON e FORSBERG, 1988).

Segundo JUNG e DEETZ (1993), a lignificação da parede celular pode limitar a digestão dos polissacarídeos por meio de três possíveis mecanismos: 1) efeito tóxico de componentes da lignina “core” e “não core” aos microorganismos do rúmen; 2) impedimento físico causado pela ligação lignina-polissacarídeo, que limita o acesso das enzimas fibrolíticas ao centro de reação de um carboidrato específico, e 3) limitação da ação de enzimas hidrofílicas causada pela hidrofobicidade criada pelos polímeros de lignina. Segundo os autores, o limitado acesso das enzimas ao centro de reação do carboidrato parece ser o maior limitante à degradação da parede celular das forrageiras, em decorrência da lignificação. A toxicidade causada pelos monômeros fenólicos liberados durante a digestão da parede parece improvável, devida a rápida difusão destas moléculas para fora da célula por meio do fluído ruminal. Entretanto, se o gradiente de difusão do fluído não está presente, como em células do esclerênquima pouco fragmentadas, as concentrações de ácidos fenólicos no interior da célula podem, facilmente, ultrapassar os níveis tóxicos aos microorganismos (WILSON e MERTENS, 1995).

ENGELS e SCHUURMANS (1992), estudando a digestão dos polissacarídeos da parede celular em colmo de milho, observaram que a parede primária e a lamela

média são completamente digestíveis, quando no início da síntese da parede celular. Porém, com o avançar da maturidade da célula e com o início da deposição da parede secundária, se inicia a lignificação na lamela média e na parede primária, estendendo-se à parede secundária, quando esta conclui sua síntese. Após a diferenciação e a maturação dos tecidos, a concentração de lignina na lamela média e na parede primária é mais elevada que na parede secundária, refletindo em maior efeito negativo na digestão dos tecidos.

De fato, AKIN (1982) observou que a parede secundária das células esclerenquimáticas de gramíneas forrageiras apresentou considerável digestão no fluido ruminal, enquanto a lamela média e a parede primária permaneceram intactas. WILSON et al. (1991) verificaram diminuição de 54 a 85% na espessura da parede secundária das células esclerenquimáticas de três gramíneas de clima tropical, após 48 h de incubação em fluido ruminal. Outros resultados confirmaram variável digestibilidade da parede secundária lignificada de células do esclerênquima e dos vasos do metaxilema, e completa indigestibilidade da lamela média e da parede primária lignificada (GRABBER e JUNG, 1991; WILSON et al., 1993). Fica evidente, que o maior efeito negativo da lignina sobre a digestão da parede das células diferenciadas, ocorre na camada da lamela média/parede primária.

Em gramíneas, quando os microorganismos têm rápido acesso à superfície da parede celular, a digestão da parede secundária parece não ser prevenida somente pela lignificação. WILSON e MERTENS (1995) sugeriram que a espessura da parede celular e o arranjo das células nos tecidos podem limitar a digestão da parede secundária, tanto quanto, ou até mais que a composição química da parede secundária.

CHESSON et al. (1986) demonstraram que as paredes das células do mesofilo (sem lignina) isoladas de folhas de *Lolium* foram totalmente digeridas

após 8h de incubação em fluído ruminal. Neste caso, como a espessura média da parede destas células é de 0,2  $\mu\text{m}$  (CHENG et al, 1980), obtém-se uma taxa de digestão em torno de 0,025  $\mu\text{m}/\text{hora}$ . WILSON e HATIFIELD (1997) estimaram taxa semelhante para digestão da parede secundária lignificada do esclerênquima. Tal semelhança, reforça a hipótese de que a lignina presente na parede secundária não influencia na sua taxa de digestão. Considerando que as paredes das células do esclerênquima possuem espessura média de 3,5  $\mu\text{m}$  (WILSON,1993) e assumindo que os microorganismos têm imediato acesso à superfície da parede, conclui-se que, menos que 35% (1,2  $\mu\text{m}$ ) da parede celular do esclerênquima será digerido após 48 h. Dessa forma, mesmo que a parede celular esteja acessível ao microorganismo, a digestão não se completará durante o tempo de residência das partículas no rúmen, uma vez que, as partículas permanecem no rúmen por 12 a 36h (WILSON, 1997).

Como as partículas de forragem (fragmentos do tecido esclerenquimático) estão no rúmen na forma de blocos contendo centenas de células fortemente unidas, as bactérias não têm rápido acesso à parede celular para iniciar o processo de digestão. Assim, a digestão poderá ser limitada, não só pela elevada espessura da parede secundária, mas também pela pouca acessibilidade dos microorganismos à parede celular (WILSON e MERTENS, 1995).

### **PROPORÇÃO E ARRANJO DOS TECIDOS**

A possibilidade de se associar a proporção de tecidos com a qualidade nutricional de espécies forrageiras surgiu em decorrência dos diferentes tipos de tecidos apresentarem taxa e extensão de digestão diferenciadas (WILKINS, 1972; AKIN e BURDICK, 1975).

A proporção de tecidos é determinada por meio de medidas da área de cada tecido em uma seção transversal da lâmina foliar, da bainha ou do colmo. Em gramíneas, onde a venação é paralela, medidas de área se aproximam bem do volume ocupado pelos tecidos. Já em leguminosas, medidas de área não se aproximam do volume ocupado pelos tecidos, devido à sua venação reticulada (WILSON, 1993).

Correlações significativas entre a proporção de tecidos e as entidades nutritivas têm sido obtidas (WILSON et al., 1989a, QUEIROZ, 1997). Pela tabela 2, é possível observar que tecidos rápida e totalmente digeridos, como o mesofilo, apresentam correlações positivas com os coeficientes de digestibilidade, e negativas com os teores de parede celular. Por outro lado, tecidos resistentes à digestão, como o tecido vascular lignificado e o esclerênquima, ou de digestão lenta e parcial, como a bainha parenquimática dos feixes, correlacionam-se positivamente com os teores de parede celular e de lignina, e negativamente com a digestibilidade.

Em geral, as espécies  $C_4$  apresentam, na lâmina foliar, maior proporção de tecido vascular, bainha parenquimática dos feixes e esclerênquima, enquanto as espécies  $C_3$  se destacam pela maior proporção de mesofilo, que ocupa ao redor de 60 % da seção transversal destas gramíneas (Figura 2).

A combinação das informações de proporção com as de digestão de tecidos (Fig. 2 x Tab. 1), nos permite observar (Figura 3) que aproximadamente 80-85% dos tecidos presentes na lâmina foliar das gramíneas de clima temperado  $C_3$  são rapidamente digeridos, enquanto nas espécies  $C_4$  estes tecidos representam, apenas, 30-35% do total de tecidos. Por outro lado, nas gramíneas  $C_4$ , os tecidos de digestão lenta e parcial, ou os resistentes à digestão, representam 60-65% dos tecidos da lâmina. Estas diferenças na proporção de tecidos explicam, em parte, a maior qualidade das lâminas foliares das espécies  $C_3$  em relação às  $C_4$ .

A proporção de tecidos não permite inferências quanto à organização desses nas lâminas e quanto a possíveis diferenças na espessura e na composição química das paredes das células de um mesmo tecido entre as espécies. Assim, algumas vezes não são encontradas correlações significativas entre a proporção de tecidos e a digestibilidade de forrageiras. Por exemplo, WILSON et al. (1983) sugeriram que muitas das variações obtidas na digestibilidade *in vitro* da matéria seca (40,8 a 58,2%) em folhas de gramíneas C<sub>4</sub> não se originaram da proporção dos diferentes tecidos, mas da facilidade e da extensão final da digestão dos vários tecidos.

Algumas vezes, estudos da organização dos tecidos nos órgãos e das células nos tecidos, proporcionam informações relevantes sobre a digestibilidade da planta forrageira. A epiderme de certas espécies C<sub>4</sub> apresenta-se firmemente segura ao restante da folha por um suporte de células de parede grossa, formado pelo esclerênquima e pelas células da bainha do feixe vascular (WILSON et al., 1989b). Esta estrutura, conhecida como “girder”, dificulta o desprendimento da epiderme do restante da folha, resultando em maior resistência da planta a danos mecânicos e químicos (WILSON e HATTERSLEY, 1989). A resistência à digestão é maior em espécies que apresentam o suporte de células nas epidermes abaxial e adaxial (“girder” I), relativamente àquelas que apresentam o suporte apenas em uma das faces da epiderme (“girder” T) (WILSON et al., 1989b).

Também nas gramíneas de clima tropical, a ruptura das folhas durante a mastigação apresenta maior dificuldade, pelo fato de suas células epidérmicas possuírem paredes com contorno sinuoso, que resulta em mais forte junção de células, relativamente àquelas com paredes com superfície reta, como na maioria das gramíneas de clima temperado (WILSON, 1994).

Ainda que rapidamente degradado, o mesofilo nas gramíneas C<sub>4</sub> é, pelo forte adensamento celular, mais lentamente digerido que nas espécies C<sub>3</sub>, onde as



células são mais frouxamente arranjadas, apresentando poucos pontos de aderência entre si. BYOTT (1976) estimou que em lâminas de gramíneas  $C_4$  existem de 3 a 12% de espaços intercelulares, enquanto nas  $C_3$  estes espaços representam de 10 a 35% da área do mesofilo. A maior quantidade de espaços intercelulares permite rápido acesso aos microorganismos do rúmen às paredes das células, proporcionando elevada taxa de digestão à lâmina foliar. Além disso, facilita a fragmentação pela mastigação e a separação dos demais tecidos.

### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

O valor nutritivo das gramíneas que se desenvolvem em condições de clima tropical é limitado, não somente pela incidência das elevadas temperaturas, que promovem mais intensa lignificação da parede celular, mas também por características histológicas e anatômicas inerentes à estas gramíneas.

As acentuadas diferenças na anatomia entre gramíneas  $C_3$  e  $C_4$  explicam as variações qualitativas entre plantas destes dois tipos fotossintéticos. A grande proporção de mesofilo, com células mais frouxamente arranjadas, disponibiliza para os microorganismos do rúmen grande quantidade de substrato prontamente digestível, conferindo às espécies  $C_3$  elevada digestibilidade. Por outro lado, a maior proporção de tecidos pouco digestíveis, como o esclerênquima e a bainha parenquimática dos feixes, determina a menor qualidade das gramíneas  $C_4$ . Ainda, a presença da estrutura "girder" e de células com justaposição sinuosa, no tecido epidérmico, contribuem para redução na digestibilidade das espécies de clima tropical.

Deve-se considerar, que a baixa digestão de alguns tecidos advém, principalmente, do arranjo adensado de suas células e da elevada espessura das

paredes celulares que, geralmente, apresentam-se lignificadas. Contudo, diferenças na composição química e na espessura das paredes das células de um mesmo tecido, entre espécies, reduz a precisão da proporção de tecidos como técnica para determinar o valor nutritivo das forrageiras. De fato, é possível detectar diferenças qualitativas entre plantas que apresentam mesma proporção de tecidos. Por esta razão, torna-se importante a associação das técnicas tradicionais de avaliação do valor nutritivo (composição química, digestibilidade, etc.) com as observações histo-anatômicas. Assim, poder-se-ia aumentar a confiabilidade dos resultados das avaliações qualitativas das espécies forrageiras, e conseqüentemente, das estimativas do desempenho animal.

Estudos avaliando a influência da estrutura anatômica sobre a qualidade de gramíneas forrageiras ainda são escassos, tendo em vista o potencial de desenvolvimento desta área. A necessidade de se estabelecer um banco de informações à respeito da anatomia das diferentes gramíneas forrageiras, incluindo a proporção de tecidos, os fatores que determinam a digestão da parede celular e, conseqüentemente, dos diferentes tecidos, a influência da estrutura anatômica sobre o consumo pelo animal, entre outros, torna-se evidente para permitir avanços no conhecimento das relações entre os fatores anatômicos e a qualidade das gramíneas forrageiras.

### **REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- AKIN, D.E. Section to slide technique for study of forage anatomy and digestion. *Crop Sci.*, v.22, p.444-6, 1982.
- AKIN, D.E. Histological and physical factors affecting digestibility of forages. *Agron. J.*, v. 81, n.1, p.17-25, 1989.
- AKIN, D.E., AMOS, H.E., BARTON, F.E. et al. Rumen microbial degradation of grass tissue by scanning electron microscopy. *Agron. J.*, v.65, n.5, p.825-828, 1973.
- AKIN, D.E., FALES, S.L., RIGSBY, L.L. et al. Temperatures effects on leaf anatomy, phenolic acids and tissue digestibility in tall fescue. *Agron. J.*, v.79, n.2, p.271-75, 1987.
- AKIN, D.E., BURDICK, D. Percentage of tissue types in tropical and temperate grass leaf blades and degradation of tissues by rumen microorganisms. *Crop Sci.*, v.15, n.5, p.661-668, 1975.
- BOHN, P.J., BROWN, R.H., AKIN, D.E. *In vitro* dry matter digestibility, leaf anatomy, and fiber concentration of a hybrid between C<sub>3</sub> and C<sub>3</sub>-C<sub>4</sub> *Panicum* species. *Crop Sci.*, v.28, p.332-336, 1988.

- BRITO, C.J.F.A., ALQUINI, Y., RODELLA, R.A. et al. Alterações histológicas de três ecótipos de capim-elefante (*Pennisetum purpureum* Schum.), após digestão in vitro. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34, 1997, Juiz de Fora. *Anais...* Juiz de Fora, SBZ, 1997. p.12-4.
- CHENG, K.J. et al. Sequence of events in the digestion of fresh legume leaves by rumen bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.*, v.40, p.613-25, 1980.
- CHENG, K.J., FAY, J.P., HOWARTH. Eletron microscopy of bacteria involved in the digestion o plant cell walls. *Anim. Feed. Sci. Techn.*, v.10, p.93-120, 1983/84.
- CHERNEY, J.H., MARTEN, G.C. Small grain crop forage potential: II. Interrelationships among biological, chemical, morphological, and anatomical determinants of quality. *Crop Sci.*, v.22, n.2., p.240-245, 1982.
- CHESSON, A., STEWART, C.S., DALGARNO, K. et al. Degradation of isolated grass mesophyll, epidermis and fibre cell wall in the rumen and by cellulolytic rumen bacteria in axemic culture. *J. Appl. Bacteriol.*, v.60, n.4, p.327-336, 1986.
- CHESSON, A., FORSBERG, C.W. Polysaccharide degradation by rumen microorganisms. In: HOBSON, P.N. (Ed.) *The rumen microbial ecosystem*. London: Elsevier Applied Science, 1988, p.251-84.
- DENGLER, N.G., DENGLER, R.E., DONNELLY, P.M., et al. Quantitative leaf anatomy of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses (Poaceae): bundle sheath and mesophyll surface area relationships. *Annals of Botany*, v.73, p241-55, 1994.
- ENGELS, F.M., SCHUURMANS, J.L.L. Relationship between structural development of cell walls and degradation of tissues in maize stems. *J. Sci. Food Agric.*, v.59, p.45-51, 1992.
- GORDON, A.J. A comparison of some chemical and phisical properties of alkali lignins from grass and lucerne hays before and after digestion by sheep. *J. Sci. Food Agric.*, v.26, p.1551-59, 1975.
- GRABBER, J.H., JUNG, G.A. In Vitro disappearance of carbohydrates, phenolic acids, and lignin from parenchyma and sclerenchyma cell walls isolated from cocksfoot. *J. Sci. Food Agric.*, v.57, p.315-23, 1991.

- HACKER, J.B., MINSON, D.J. The digestibility of plant parts. *Herb. Abstr.*, v.51, n.9, p.459-482, 1981.
- HANNA, W.W., MONSON, W.G., BURTON, G.W. Histological examination of fresh forages leaves after in vitro digestion. *Crop Sci.*, v.13, n.1, p.98-102, 1973.
- HANNA, W.W., MONSON, W.G., BURTON, G.W. Histological and in vitro digestion study of 1 and 4-week stems and leaves from high and low quality bermudagrass genotypes. *Agron. J.*, v.68, n.2, p.219-22, 1976.
- HATTERSLEY, P.W., BROWNING, A.J. Occurrence of the suberized lamella in leaves of grasses of different photosynthetic types. I. In parenchymatous bundle sheaths and PCR ("Kranz") sheaths. *Protoplasma*, New York, v.109, n.3/4, p.371-401. 1981.
- JUNG, H.G. Forage lignins and their effects on fiber digestibility. *Agron. J.*, v.81, p.33-8, 1989.
- JUNG, H.G., DEETZ, D.A. Cell wall lignification and degradability. In: JUNG, H.G., BUXTON, D.R., HATFIELD, R.D. et al. (Ed) *Forage cell wall structure and digestibility*. Madison: America Society of Agronomy, Crop Sci. Society of America, Soil Sci. Society of America, 1993. p.315-46.
- JUNG, H.G., VOGEL, K.P. Lignification of switchgrass (*Panicum virgatum*) and big bluestem (*Andropogon gerardii* Vitman) plant parts during maturation and its effect on fibre degradability. *J. Sci. Food Agric.*, v.59, p.769-776, 1992.
- LEMPP, B., EZEQUIEL, J.M.B., SANTOS, J.M., et al. Observação da estrutura girder na taxa de digestão dos tecidos em lâminas de *Panicum maximum* Jacq. cv. aruana e vencedor. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 34, 1997, Juiz de Fora. *Anais...* Juiz de Fora, SBZ, 1997. p.12-4.
- LEMPP, B., EZEQUIEL, J.M.B., SANTOS, J.M., et al. Observação da taxa de digestão das células de mesofilo de duas cultivares de *Panicum maximum* Jacq., águas e seca. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 35, 1998, Botucatu. *Anais...* Botucatu, SBZ, 1998. p.269-71.

- MACADAM, J.W., KERLEY, M.S., PIWONKA, E.J. Tiller development influences seasonal change in cell wall digestibility of big bluestem (*Andropogon gerardii*). *J. Sci. Food Agric.*, v.70, p.79-88, 1996.
- MINSON, D.J., WILSON, J.R. Comparative digestibility of tropical and temperate forage- a contrast between grasses and legumes. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, v.46, p.247-9, 1980.
- QUEIROZ, D.S. *Características anatômicas, químicas e digestibilidade "in vitro" de três gramíneas forrageiras*. Viçosa-MG: UFV, 1997. 90p. Dissertação (Doutorado em Zootecnia). Universidade Federal de Viçosa, 1997.
- RODELLA, A.R., AYOUB, J.F., RODELLA, R.C.S.M. Estudo quantitativo de características anatômicas da folha de *Panicum maximum* Jacq. e *Panicum coloratum* L. *Rev. Agric.* v.59, p163-74, 1984.
- SILVA, J.H.S., JOHNSON, W.L., BURNS, J.C. et al. Growth and environment effects on anatomy and quality of temperate and subtropical forage grasses. *Crop Sci.*, v.27, n.6, p.1266-73, 1987.
- STRIJK, P.C. Digestibility of plant fractions from different genotypes and predictability of quality of forage maize in northwest Europe. *Neth. J. Agric. Sci.* v.33, p.56-9, 1985.
- TITGEMEYER, E.C., COCHRAN, R.C., TOWNE, E.G. et al. Elucidation of factors associated with the maturity-related decline in degradability of big bluestem cell wall. *J. Anim. Sci.*, v.74, p.648-657, 1996.
- TWIDWELL, E.K., JOHNSON, K.D., CHERNEY, J.H. et al. Degradation of switchgrass anatomical tissue by rumen microorganisms. *Crop Sci.*, v.30, p.1321-28, 1991.
- WHEELER, J.L., HAMILTON, B.A., HEDGES, D.A. Effects of sodium fertilizer, cultivar, temperature and growth stage on the mineral content and nutritive value of sorghum forage. *Aust. J. Exp. Agric. Anim. Husb.*, v.24, p.565-70, 1984.
- WILKINS, R.J. The potential digestibility of cellulose in grasses and its relationships with chemical and anatomical parameters. *J. Agric. Sci.*, v.78, n.3, p.457-464, 1972.

- WILSON, J.R. Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. II. Anatomy. *Aust. J. Agric. Res.*, v.27, n.3, p.355-364, 1976.
- WILSON, J.R. Organization of forage plant tissues. In: JUNG, H.G., BUXTON, D.R., HATIFIELD, R.D. et al. (Ed) *Forage cell wall structure and digestibility*. Madison: America Society of Agronomy, Crop Sci. Society of America, Soil Sci. Society of America, 1993. p.1-32.
- WILSON, J.R. Cell wall characteristics in relation to forage digestion by ruminants. *J. Agric. Sci.*, v.122, n.2, p.173-182, 1994.
- WILSON, J.R. Structural and anatomical traits of forages influencing their nutritive value for ruminants. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE PRODUÇÃO ANIMAL EM PASTEJO, 1997, Viçosa. *Anais...* Viçosa: UFV, 1997. p.173-208.
- WILSON, J.R., HATIFIELD, R.D. Structural and chemical changes of cell wall types during stem development: consequences for fibre degradation by rumen microflora. *Aust. J. Agric. Res.*, v.48, p.165-80, 1997.
- WILSON, J.R., HATTERSLEY, P.W. Anatomical characteristics and digestibility of leaves of *Panicum* and other grass genera of C<sub>4</sub> photosynthetic pathway. *Aust. J. Agric. Res.*, v.40, n.1, p.125-136, 1989.
- WILSON, J.R. MERTENS, D.R. Cell wall accessibility and cell structure limitations to microbial digestion of forage. *Crop Sci.*, v.35, n.1, p.251-259, 1995.
- WILSON, J.R., ANDERSON, K.L., HACKER, J.B. Dry matter digestibility in vitro of leaf and stem of buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) and related species and its relation to plant morphology and anatomy. *Aust. J. Agric. Res.*, v.40, n.2, p.281-91, 1989a.
- WILSON, J.R. AKIN, D.E., McLEOD, M.N., et al. Particle size reduction of the leaves of a tropical and temperate grass by cattle. II. Relation of anatomical structure to the process of leaf breakdown through chewing and digestion. *Grass and Forage Sci.*, v.44, n.1, p.65-75, 1989b.

WILSON, J.R., BROWN, R.H., WINDHAM, W.R. Influence of leaf anatomy on dry matter digestibility of C<sub>3</sub>, C<sub>4</sub>, and C<sub>3</sub>/C<sub>4</sub> intermediate types of *Panicum* species. *Crop Sci.*, v.23, n.1, p.141-146, 1983.

WILSON, J.R. DEINUM, B. ENGELS, F.M. Temperature effects on anatomy and digestibility of leaf and stem of tropical and temperate forage species. *Neth. J. Agric. Sci.*, v.39, n.1, p.31-48, 1991.

WILSON, J.R., MERTENS, D.R., HATFIELD, R.D. Isolates of cell types from sorghum stems: digestion, cell wall and anatomical characteristics. *J. Sci. Food Agric.*, v.63, p.407-17, 1993.

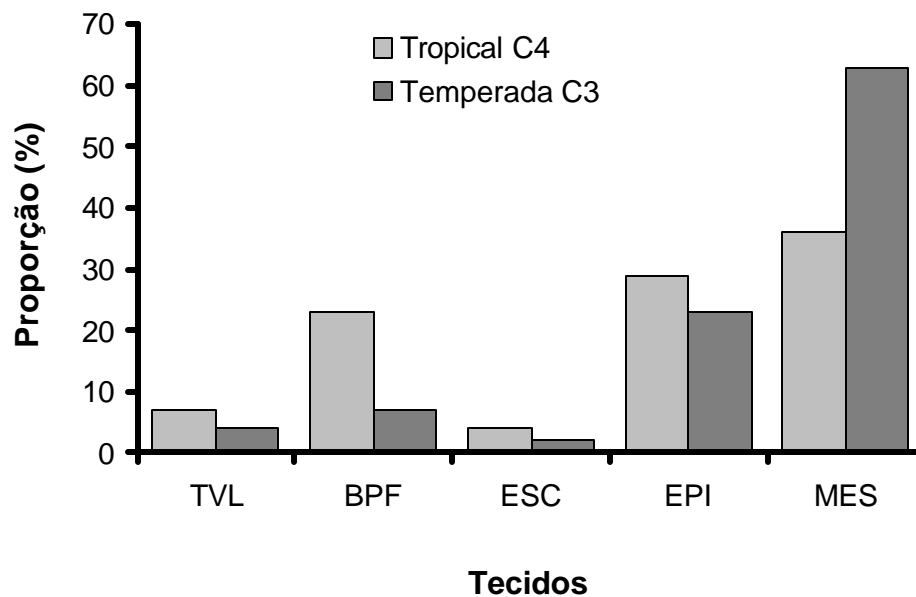


Figura 2- Proporção de tecidos em lâminas foliares de gramíneas de clima tropical C<sub>4</sub> e temperado C<sub>3</sub>. TVL- tecido vascular lignificado; BPF- banha parenquimática dos feixes; ESC- esclerênquima; EPI- epiderme; MES- mesofilo (adaptado de WILSON, 1997).



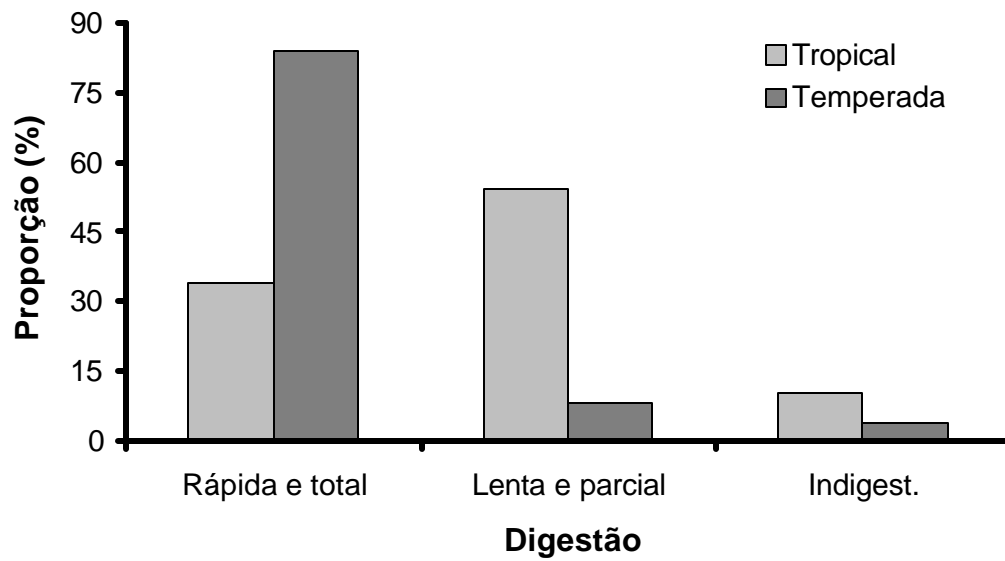


Figura 3- Proporção de tecidos em relação ao seu potencial de digestão.

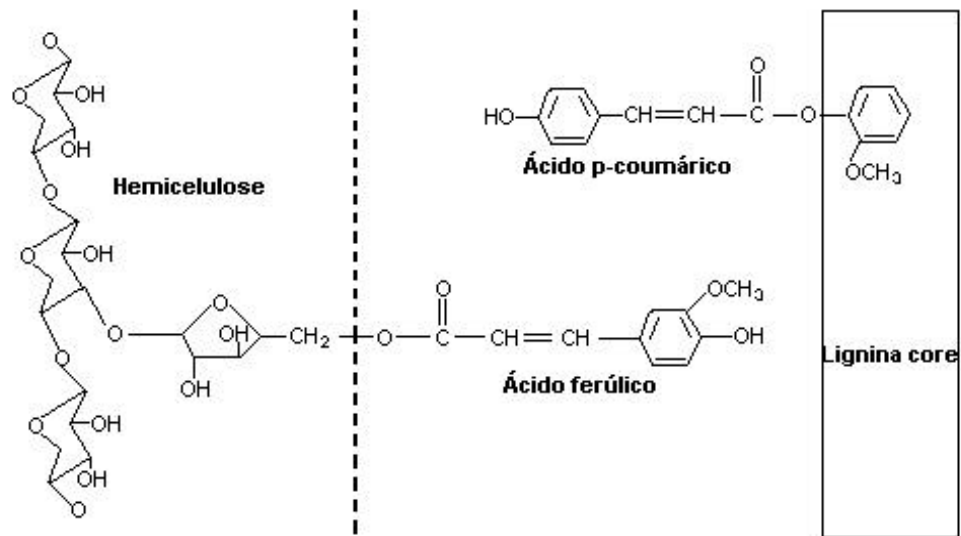


Figura 4- Ligações dos ácidos p-coumárico e ferúlico (lignina “não core”) com outros componentes da parede celular (JUNG, 1989).

Tabela 1- Resposta de tecidos à digestão

FRAÇÃO/ORIGEM	DIGESTÃO RELATIVA DOS TECIDOS <sup>1</sup>		
	Rápida	Lenta e parcial	Não digerido
Folha/ Tropicais	<b>MES e FLO</b>	<b>EPI e BPF</b>	<b>XIL e ESC</b>
Folha/ Temperadas	<b>MES, FLO, EPI e BPF (depende da espécie)</b>	<b>BPF (depende da espécie) e ESC</b>	<b>XIL e BIF</b>

1- MES- mesofilo; FLO- floema; EPI- epiderme; BPF- bainha parenquimática dos feixes; ESC- esclerênquima; XIL- xilema; BIF- bainha interna dos feixes

Fonte: Adaptada de AKIN, 1989.

Tabela 2- Coeficientes de correlação entre entidades nutritivas e a proporção de tecidos

Entidades <sup>†</sup> nutritivas	TECIDOS					Referência
	MES	BPF	TVL	ESC	EPI	
<i>DIVCe (%)</i>	-	-	- 0,55*	- 0,84***	-	1
<i>DIVMS (%)</i>	0,62***	- 0,67***	- 0,53***	- 0,29**	- 0,23**	2
<i>DIVMS (%)</i>	0,09ns	- 0,68***	- 0,57**	- 0,52**	0,41*	3
<i>PC (%)</i>	- 0,42*	0,54**	0,44*	0,63***	- 0,14ns	4
<i>LIG (%)</i>	0,19ns	0,50**	0,52**	0,53***	0,27*	4

\*\*\* (P<0,001); \*\* (P<0,01); \* (P<0,05)

† - *DIVCe*- digestibilidade “in vitro” da celulose; *DIVMS*- digestibilidade “in vitro” da MS; *PC*- parede celular; *LIG*- lignina

1- WILKINS et al., 1972; 2- WILSON et al., 1983; 3- WILSON et al., 1989; 4- QUEIROZ, 1997.

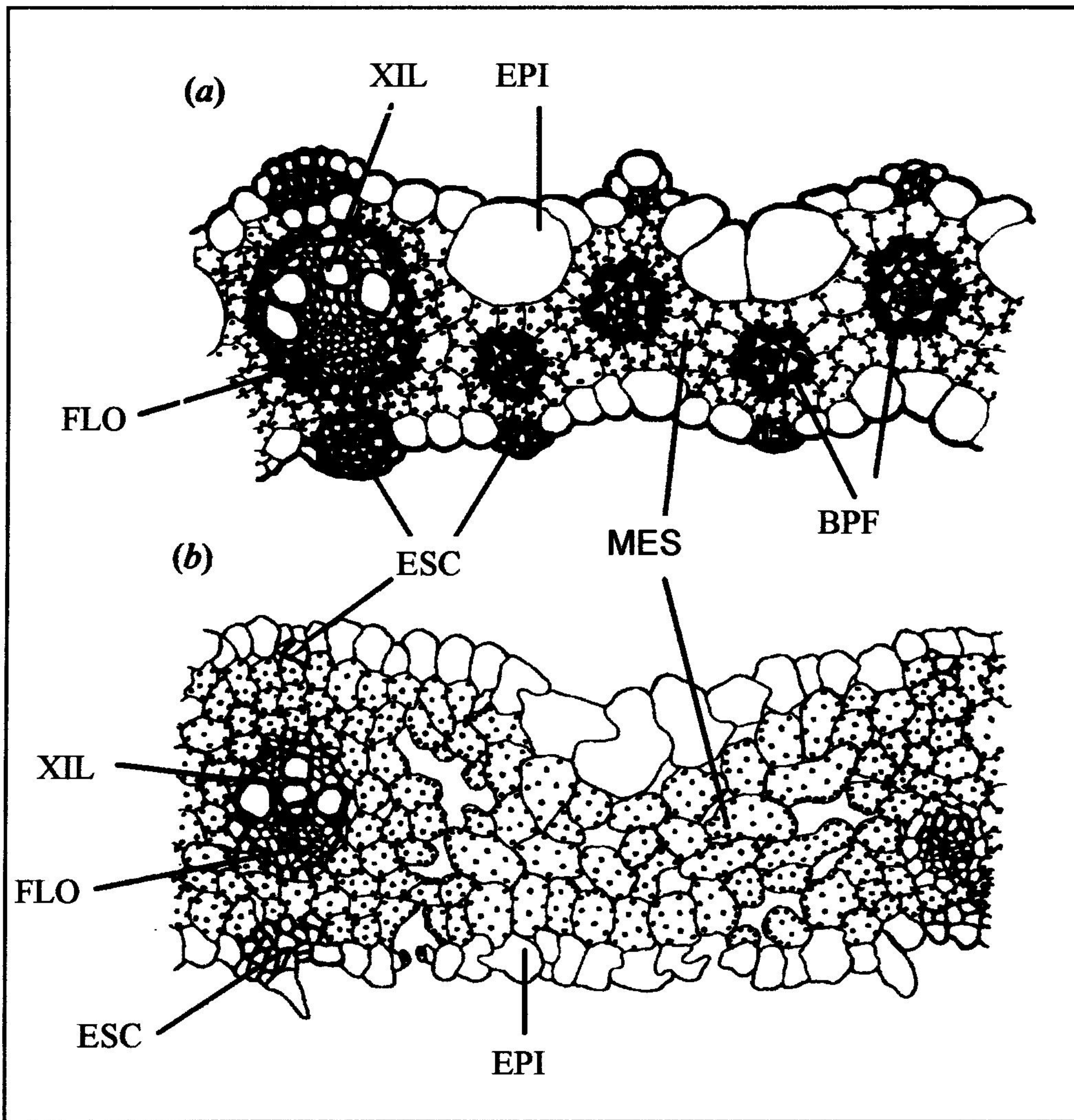
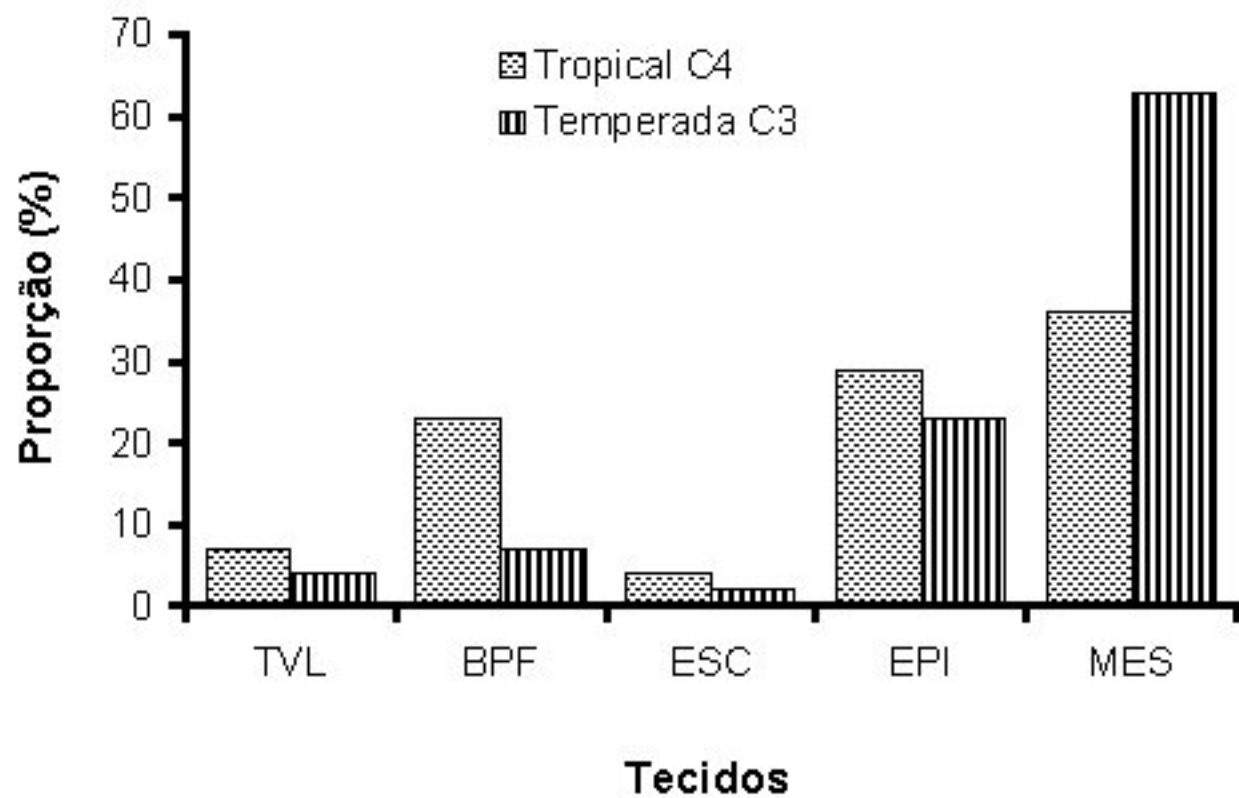
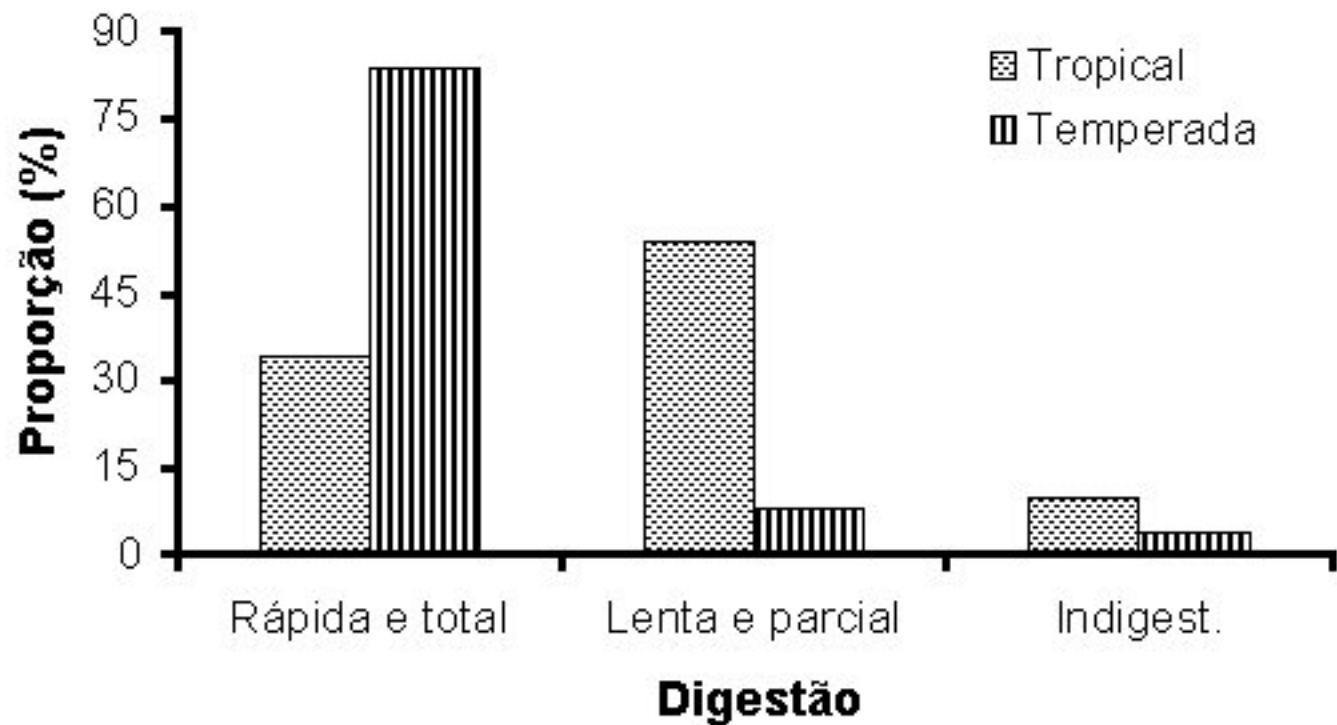
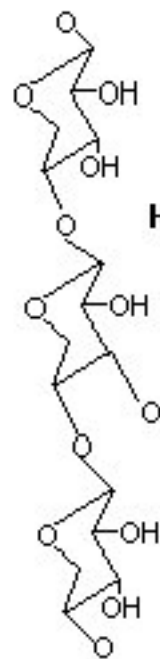


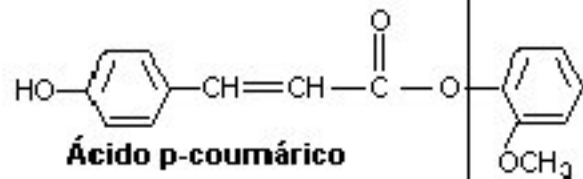
Figura 1- Seções transversais da lâmina foliar. (a): gramínea de clima tropical C<sub>4</sub> e (b): gramínea de clima temperado C<sub>3</sub>. MES - mesofilo; XIL - xilema; FLO - floema; ESC - esclerênquima; EPI - epiderme e BPF - bainha parenquimática dos feixes (adaptada de MINSON e WILSON, 1980).



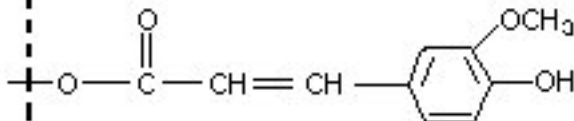




**Hemicelulose**



**Ácido p-coumárico**



**Ácido ferúlico**

**Lignina core**